



HAL
open science

Phénotypage d'une collection d'ignames (*Dioscorea alata* L.) et héritabilité au sens large de déterminants foliaires

Peter Aurélien

► To cite this version:

Peter Aurélien. Phénotypage d'une collection d'ignames (*Dioscorea alata* L.) et héritabilité au sens large de déterminants foliaires. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02345765

HAL Id: dumas-02345765

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02345765>

Submitted on 4 Nov 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



Année universitaire : 2018-2019

Spécialité:

Horticulture

Spécialisation (et option éventuelle) :

SIV (SEPRO)

Mémoire de fin d'études

d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage

de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage

d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Phénotypage d'une collection d'ignames (*Dioscorea alata* L.) et héritabilité au sens large de déterminants foliaires

Par : PETER Aurélien

Soutenu à Angers le 17/07/2019

Devant le jury composé de :

Président : M. LEPRINCE Olivier

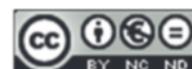
Autres membres du jury : M. SAKR Soulaïman

Maître de stage : M. TOURNEBIZE Régis

Enseignant référent : Mme MACHEREL Marie-Hélène

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
« Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France »
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité

Non Oui si oui : 1 an 5 ans 10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible ⁽¹⁾.

Date et signature du maître de stage ⁽²⁾ :
(ou de l'étudiant-entrepreneur)

A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner).

Droits d'auteur

L'auteur⁽³⁾ Nom Prénom **PETER Aurélien**

autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui Non

Si oui, il autorise

- la diffusion papier du mémoire uniquement⁽⁴⁾
- la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé
- la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

(Facultatif) accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-By-Nc-Nd (voir Guide du mémoire Chap 1.4 page 6)

Date et signature de l'auteur : 18/09/2019

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise

- la diffusion papier du mémoire uniquement⁽⁴⁾
- la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé
- la diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'enseignant :

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3) Auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option)) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé

Remerciements

Je souhaite remercier toute l'équipe de l'INRA Antilles-Guyane et du CIRAD pour leur disponibilité. Plus spécialement merci à mes maîtres de stage Régis Tournebize et à Denis Cornet pour le temps qu'ils m'ont consacré et leur aide pour la bonne réalisation de ce mémoire.

Merci à Agrocampus Ouest pour la qualité de son enseignement, et je voudrais remercier en particulier ma tutrice Marie-Hélène Macherel pour ses conseils avisés et son soutien lors de la phase de rédaction.

Merci à ma famille et mes amis de m'avoir soutenu et encouragé. Merci aux stagiaires que j'ai rencontrés en Guadeloupe pour leur énergie et leur bonne humeur. Merci enfin à mon binôme Boris Tessi qui m'a épaulé pendant 6 mois et avec qui j'ai passé quelques nuits de mesure au milieu de la faune locale.

Table des matières

1	INTRODUCTION	1
1.1	LA PROBLEMATIQUE	1
1.1.1	<i>La famille des Dioscoreaceae</i>	1
1.1.2	<i>Le cycle de culture de l'igname</i>	1
1.1.3	<i>La production mondiale localisée en Afrique</i>	2
1.1.4	<i>La consommation d'igname et les problèmes de diversité génétique</i>	2
1.2	LES EFFETS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE	3
1.3	LES BESOINS HYDRIQUES DE L'IGNAME	4
1.4	LES DETERMINANTS FOLIAIRES	5
1.5	OBJECTIFS	6
2	MATERIEL & METHODES	7
2.1	DISPOSITIF	7
2.1.1	<i>Matériel végétal</i>	7
2.1.2	<i>Dispositif expérimental</i>	7
2.2	MESURE DES PARAMETRES FOLIAIRES	7
2.2.1	<i>Echantillonnage</i>	7
2.2.2	<i>Bilan foliaire</i>	8
2.2.3	<i>Bilan des échanges gazeux</i>	9
2.3	ANALYSE STATISTIQUE DES DONNEES PHENOTYPIQUES	11
2.3.1	<i>Modélisation simple</i>	11
2.3.2	<i>Modélisation mixte et calcul de l'héritabilité au sens large</i>	11
2.3.3	<i>Comparaison des traits et des variétés</i>	11
3	RESULTATS	13
3.1	LA DESCRIPTION DES VALEURS OBSERVEES PAR TRAIT	13
3.2	LES SOURCES DE VARIABILITE DES TRAITS	14
3.2.1	<i>Les sites</i>	14
3.2.2	<i>La phénologie et l'âge physiologique</i>	15
3.2.3	<i>Le génotype, la variabilité mesurée</i>	15
3.2.4	<i>Les effets observateurs et VPD</i>	15
3.2.5	<i>Les autres sources de variabilité</i>	16
3.3	LE MODELE EXPLICATIF ET L'HERITABILITE	17
3.3.1	<i>L'effet des facteurs</i>	17
3.3.2	<i>Les modèles mixtes et l'héritabilité</i>	17
3.4	LES RELATIONS ENTRE LES DETERMINANTS ET LES VARIETES	18
3.4.1	<i>Les corrélations entre les traits foliaires</i>	18
3.4.2	<i>La distribution phénotypique des variétés</i>	19
3.4.3	<i>Le groupement phénotypique et génotypique des variétés</i>	21
4	DISCUSSION	26
4.1	L'ETUDE DES TRAITS PHENOTYPIQUES FOLIAIRES	26
4.1.1	<i>La variabilité des valeurs des traits dans la collection d'ignames</i>	26
4.1.2	<i>Les variables explicatives du modèle mixte</i>	26
4.1.3	<i>L'héritabilité au sens large des déterminants</i>	27

4.1.4	<i>Les corrélations entre les traits</i>	28
4.2	LE PHENOTYPAGE DE LA COLLECTION D'IGNAMES	32
4.2.1	<i>La dispersion des individus</i>	32
4.2.2	<i>Les distances phénotypiques et génotypiques variétales</i>	32
5	CONCLUSION & PERSPECTIVES	34
5.1	CONCLUSION	34
5.2	PERSPECTIVES	35
5.2.1	<i>Les améliorations du dispositif</i>	35
5.2.2	<i>Lier les déterminants foliaires à d'autres caractéristiques phénotypiques</i>	35
5.2.3	<i>La sélection génétique</i>	36
5.2.4	<i>Les prémices du phénotypage haut débit</i>	36
6	BIBLIOGRAPHIE	39
7	SITOGRAPHIE	48

Liste des abréviations

A : Taux de photosynthèse nette

ABA : Acide Abscissique

ACP : Analyse en Composantes Principales

AVP : Actual Vapor Pressure, Pression de Vapeur Actuelle

Bk : Indice Gamma de Baker

Ca : Concentration en CO₂ du milieu extérieur (CO₂ atmosphérique)

Ci : Concentration interne en CO₂

DS : Densité Stomatique

E : Transpiration

h² : Héritabilité au sens large

IS : Indice Stomatique

LA1 : Leaf Area

LDMC : Leaf Dry Matter Content, Pourcentage de masse sèche

Lo : Longueur des ostioles

Ls : Longueur des stomates

LT : Leaf Thickness, épaisseur des feuilles

NN : Nombre de Noeuds

PSII : Photosystème II

RH : Relative humidity, Humidité Relative

ROS : Reactiv Oxygen Species

SLA : Specific Leaf Area, aire spécifique foliaire

SPAD : Indice de Chlorophylle

SVP : Saturate Vapor Pressure, Pression de Vapeur Saturante

TUE : Transpiration Use Efficiency, efficacité d'utilisation de la transpiration

TT : Thermal Time, temps thermique

VPD : Vapor Pressure Deficit, Déficit de Vapeur d'eau

WUE : Water Use Efficiency, efficacité d'utilisation de l'eau

Glossaire

C3 : voie métabolique de fixation du carbone parmi les trois voies de la photosynthèse (les deux autres étant C4 et CAM)

Dendrogramme : diagramme utilisé pour illustrer l'arrangement de groupes générés par un regroupement hiérarchique ou hiérarchisant

Héritabilité (au sens large) : part de la variance phénotypique due au génotype

Tanglegramme : représentation visuelle utilisée pour comparer deux dendrogramme

Ubiquiste : Qui est présent partout à la fois.

Liste des illustrations

TABLEAU 1 : SOMMAIRE DES VALEURS DE CHAQUE TRAIT.....	13
FIGURE 1 : EVOLUTION DES CONDITIONS CLIMATIQUES CONTRASTEES SUR LES DEUX SITES D'EXPERIMENTATION A DUCLOS ET GODET	14
FIGURE 2 : IMPORTANCES RELATIVES DES VARIABLES EXPLICATIVES DES MODELES SIMPLES	17
TABLEAU 2 : HERITABILITE AU SENS LARGE DES 14 TRAITS ETUDIES, D'APRES UN MODELE MIXTE	17
FIGURE 3 : CORRELATION DEUX A DEUX DES TRAITS	18
FIGURE 4 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES SUR LES DIMENSIONS 1 ET 2 (A) ET 3 ET 4 (B) DES 14 TRAITS.....	19
FIGURE 5 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES VARIETES SUR LES SITES DE DUCLOS ET DE GODET SUR LES DIMENSIONS 1 ET 2 (A) ET 3 ET 4 (B)	20
FIGURE 6 : DENDROGRAMME DES VARIETES BASES SUR LEURS DISTANCES PHENOTYPIQUES. LES VARIETES PROVENANT DES SITES DE DUCLOS ET DE GODET SONT IDENTIFIEES SEPAREMENT	22
FIGURE 7 : DENDROGRAMME DES VARIETES BASES SUR LEURS DISTANCES PHENOTYPIQUES	23
FIGURE 8 : TANGLEGRAMME DES DENDROGRAMMES DES DISTANCES PHENOTYPIQUES ENTRE LES VARIETES DE DUCLOS ET DE GODET	24
FIGURE 9 : DISTRIBUTION DES INDICES BK SUR LA BASE DE N = 1000 REPETITIONS DU TEST AVEC LES DENDROGRAMMES PHENOTYPIQUES DE DUCLOS ET GODET	24
FIGURE 10 : TANGLEGRAMME DES DENDROGRAMMES DES DISTANCES PHENOTYPIQUES ET GENOTYPIQUES	25
FIGURE 11 : DISTRIBUTION DES INDICES BK SUR LA BASE DE N = 1000 REPETITIONS DU TEST AVEC LES DENDROGRAMMES PHENOTYPIQUES ET GENOTYPIQUES.....	25
FIGURE 12 : RELATION ENTRE LES VALEURS SPAD ET LE PI	38
FIGURE 13 : RELATION ENTRE LE POTENTIEL HYDRIQUE ET LE PI CORRIGE PAR LES VALEURS SPAD	38

Liste des annexes

FIGURE 1 : LE CYCLE DE CULTURE DE L'IGNAME AUX ANTILLES.....	1
FIGURE 2 : LES REPNSES STOMATIQUES ET NON STOMATIQUES.....	2
FIGURE 3 : LES DIFFERENTS TYPES DE REPNSES AUX STRESS HYDRIQUES DE LA PLANTE POUR EVITER ET TOLERER LE STRESS HYDRIQUE	3
FIGURE 4 : PROCESSUS D'OUVERTURE ET DE FERMETURE DES STOMATES.....	4
TABLEAU 1 : RANDOMISATION DES CULTIVARS DU DISPOSITIF COLZIYANM SEMEES A GODET ET DUCLOS.....	5
FIGURE 5 : LOCALISATION DES DEUX SITES EXPERIMENTAUX D'IGNAME DU DISPOSITIF COLZIYANM EN GUADELOUPE	6
FIGURE 6 : DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX DE DUCLOS ET GODET	7
FIGURE 7 : PHOTOGRAPHIES DE LA PARCELLE DE DUCLOS ET DE LA PARCELLE DE GODET	8
FIGURE 8 : CHOIX DE LA FEUILLE A ECHANTILLONNER SUR L'IGNAME POUR QUE LES STADES PHENOLOGIQUES DES ECHANTILLONS SOIENT PROCHES.....	9
FIGURE 9 : MESURE DE LA SURFACE FOLIAIRE AU PLANIMETRE.....	10
FIGURE 10 : MESURE DU NOMBRE DE NOEUDS SUR LA VARIETE ROUJOL.....	11
FIGURE 11 : LES TROIS ZONES A ECHANTILLONNER AVEC LE SPAD 502+	12
FIGURE 12 : MESURE DE CHLOROPHYLLE AU SPAD.....	13
FIGURE 13 : EMPREINTES STOMATIQUES DE FEUILLE D'IGNAME.....	14
FIGURE 14 : CAPTURE MICROGRAPHIQUE D'UNE EMPREINTE STOMATIQUE ET SCHEMATISATION DES MESURES	15
FIGURE 15 : DISPOSITIF UTILISE POUR MESURER LES ECHANGES GAZEUX AVEC LE LCPRO+ (ADC BIOSCIENTIFIC LTD., HODDEDSON, UK)	16
FIGURE 16 : PINCE SURMONTÉE D'UNE LAMPE ET RELIE AU LCPRO.....	17
FIGURE 17 : COURBES DE REPNSES A LA LUMIERE POUR DIFFERENTES VARIETES D'IGNAME ISSUES D'UNE AUTRE CAMPAGNE DE MESURE	18
TABLEAU 2 : LISTE DES TRAITS OBSERVES AVEC LE METHODE DE MESURE, UNITE, ET MODELE MIXTE UTILISE.....	19
FIGURE 18 : REPRESENTATION QUANTILE-QUANTILE DES RESIDUS POUR VERIFIER LEUR NORMALITE	20
TABLEAU 3 : CARACTERISATION CHIMIQUES ET DISTRIBUTION GRANULOMETRIQUE DES AGREGATS DU SOL OXISOLS (DUCLOS) ET VERTISOL (GODET).....	21
FIGURE 19 : L'EVOLUTION DES EMERGENCES DES SEMENCEAUX AU COURS DU TEMPS SUR LES SITES DE DUCLOS ET GODET	22
FIGURE 20 : MESURES DE LARGEUR DES OSTIOLES DES VARIETES DE DUCLOS ET GODET	23
FIGURE 21 : CORRELATION ENTRE LES MESURE DE TAUX PHOTOSYNTHETIQUE ET CELLES DE CONCENTRATIONS EN CO2 DANS FEUILLE ET LA CHAMBRE DE MESURE	24
FIGURE 22 : CORRELATION ENTRE LE TAUX PHOTOSYNTHETIQUE ET LE DEFICIT DE PRESSION DE VAPEUR DES VARIETES MEASUREES SUR LES DEUX SITES	25
FIGURE 23 : COURBE TYPIQUE D'INDUCTION DE LA FLUORESCENCE.....	28
TABLEAU 4 : LISTE DES PARAMETRES CALCULES DEPUIS LES VALEURS DE FLUORESCENCE OBTENU PAR POCKET PEA SUR UNE DUREE DE 1S	29
FIGURE 24 : FLUORIMETRE (POCKET PEA) EN POSITION DE MESURE	30
TABLEAU 5 : PROTOCOLE DE MESURE FLUORIMETRIQUE AVEC SUIVI DU POTENTIEL HYDRIQUE ET DE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE DES FEUILLES ECHANTILLONNEES	31
FIGURE 25 : MISE EN PLACE DE LA FEUILLE EXCISEE DANS LA CHAMBRE A PRESSION	32

1 Introduction

1.1 La problématique

1.1.1 La famille des Dioscoreaceae

L'igname (*Dioscorea* L.) est une plante tropicale lianescente et monocotylédone C3 de la famille des Dioscoreaceae (Riley *et al.*, 2006 ; Abdulrahaman *et al.*, 2009). L'igname est un nom commun sous lequel se regroupent 500 à 600 (Abdulrahaman *et al.*, 2009) espèces du genre *Dioscorea*. Même si elle est ubiquiste, sa répartition est majoritairement pantropicale et subtropicale (Afrique de l'Ouest, Asie, Caraïbe) du fait de son adaptation à ce climat. L'igname est surtout cultivée à des fins alimentaires (consommation du tubercule) mais elle est également utilisée en pharmacologie (*D. dumetorum*, *D. villosa*, *D. zingiberensis*, ...) et en ornementation (*D. discolor*, *D. elephantipes*, ...)

Parmi les espèces utilisées pour la consommation humaine, les plus économiquement importantes sont des Enantiophyllum : notamment *D. alata* originaire du Sud-Est asiatique, et *D. cayenensis* et *D. rotundata* originaires d'Afrique de l'Ouest (Ayensu, 1972 ; Onwueme, 1978). Ce sont, avec *D. trifida* (originaire de Guyane et du Suriname), les espèces retrouvées dans les cultures de Guadeloupe actuellement. L'igname est une géophyte capable de produire, pour la plupart des espèces, des tubercules souterrains, mais parfois des tubercules aériens à l'aisselle des feuilles (Abdulrahaman *et al.*, 2009).

1.1.2 Le cycle de culture de l'igname

La durée de la phase de croissance (de l'émergence à la sénescence) peut varier entre 6 et 12 mois selon le géotype, le matériel de plantation et les facteurs environnementaux (Cornet *et al.*, 2014, 2015). Cette période de développement peut être divisée en 5 grandes phases (voir Fig. 1 en Annexe). L'igname pousse dans une fenêtre de température comprise entre 12°C et 32.5°C (Onwueme, 1978 ; Marcos *et al.*, 2011). L'igname est sensible à la photopériode : la formation du tubercule est favorisée en jours courts (moins de 12h) alors que c'est le développement des parties aériennes qui le sont en jours longs (plus de 12h) (Coursey 1967 ; Orkwor *et al.*, 1998). Des conditions de culture optimales correspondent à une température de 30°C, 150 cm de pluie répartie sur tout l'année et un photopériodisme long, puis court. Un bon état hydrique de l'igname est essentiel (cf Partie 1.3).

Le cycle végétatif de l'igname, annuel, est en adéquation avec l'alternance des saisons dans les régions intertropicales (Zinsou, 1998). La période de croissance a lieu pendant la saison humide. Elle est suivie par la sénescence de l'appareil aérien et l'entrée en dormance du tubercule qui coïncide en général avec le début de la période sèche (Craufurd *et al.*, 2001). Alors qu'une partie de la récolte est consommée, l'autre est conservée et stockée pour fournir les semenceaux de la culture suivante. Dans les Antilles Françaises, le semenceau dormant est planté au début de la saison sèche ou bien au début de la saison des pluies, entre le mois d'Avril et de Juin (Manuel du Planteur, 2003 ; Cornet *et al.*, 2015). Cela permet un démarrage de la croissance dès les premières périodes de pluie (Vernier et Dansi, 2002). Les dates de plantation sont flexibles et dépendent de la durée de dormance et de la photosensibilité de l'espèce et de la variété. En pratique, on utilise comme semences des petits tubercules entiers. On peut aussi utiliser des morceaux de tubercules dont le poids varie entre 200 et 500 g, bien que les tubercules entiers soient préférés pour leur précocité et leur vigueur (Vernier et Dansi, 2002). Le travail du sol est primordial car les tubercules ont besoin d'un sol meuble, peu résistant à leur pénétration. L'agriculteur Antillais réalise traditionnellement des buttes (0.3-1m) pour favoriser le drainage et faciliter les récoltes (Orkwor et Asiedu, 1988 ; Cornet *et al.*,

2015). La densité de culture varie fortement selon la taille des buttes et des objectifs de l'agriculteur, de 3000-10000 plant.m⁻² en Afrique de l'Ouest contre 20000-30000 plants.m⁻² aux Antilles (Cornet, 2015). L'irrigation et la fertilisation sont anecdotiques à cause de leur indisponibilité ou de leur coût, bien qu'ils aient un effet positif sur la culture (Hgaza, 2012).

Demeurant en zone intertropicale, les agriculteurs guadeloupéens doivent faire face à certaines contraintes telles que la diminution de la fertilité des sols, la pression parasitaire et la pression des plantes adventices qui engendrent des coûts de productions élevés (Barlagne et Blazy, 2011). Il est très difficile d'obtenir des graines à cause de problèmes de non-floraison, de mauvaise synchronisation, de pollinisation et de fécondation (Orkwor *et al.*, 1998), c'est pourquoi l'igname est majoritairement multipliée de manière végétative. L'enchaînement de ces multiplications explique le fait que l'on retrouve des niveaux de polyploidie parmi les espèces du genre *Dioscorea* allant de 2n=18 à 2n=140 et avec trois nombre chromosomiques de base (9, 10 et 12) (Coursey, 1967 ; Hamon *et al.*, 1995). Ces différents niveaux de ploïdie sont une source de variabilité conséquente au sein d'une même espèce et ont des conséquences sur la morphologie des plantes, voire leur rendement final.

1.1.3 La production mondiale localisée en Afrique

Deux espèces représentent plus de 95% de la production mondiale d'igname. On retrouve *D. alata*, cultivée en Guadeloupe et le reste de la zone intertropicale (Cornet *et al.*, 2016), et *D. rotundata*, originaire d'Afrique de l'Ouest. L'igname est surtout cultivée et consommée dans les régions tropicales et intertropicales (Asiedu et Sartie, 2010). En effet, la culture est utilisée par les populations locales comme un produit d'auto-suffisance une ressource de subsistance (Coursey 1967 ; Hamon *et al.*, 1995), riche en amidon et en carbohydrates (Coursey 1967).

Etant la cinquième culture de tubercule la plus importante à l'échelle mondiale (derrière la patate douce) et la deuxième plus importante en Afrique derrière le manioc (Srivastava *et al.*, 2015), la production d'igname suit une augmentation linéaire depuis 1987 : en 30 ans elle a augmenté de 13Mt à 73Mt (FAOSTAT). Si l'Afrique produit près de 95.4% de l'igname mondiale en 2017 (FAOSTAT), elle prédomine en Afrique de l'Ouest qui concentre 90% des cultures d'igname du continent (Coursey, 1967 ; Hamon *et al.*, 1995 ; Orkwor *et al.*, 1998 ; Cornet *et al.*, 2016), et surtout au Nigeria avec 18.2Mt en 2017 (FAOSTAT). En Guadeloupe, l'igname constitue la première culture vivrière. La culture de l'igname y détient une marge de progression considérable de par sa demande à l'étranger croissante et un rendement moyen en Guadeloupe faible par rapport au rendement potentiel.

1.1.4 La consommation d'igname et les problèmes de diversité génétique

Le manque de succès de l'igname provient de la concurrence d'autres cultures de tubercules avec la patate douce (*Ipomoea batatas*) et le manioc (Coursey 1967). Le développement des cultures de rente (café, cacao, banane, palmier, coton) élimine l'igname des zones où elle était déjà peu cultivée. Or, c'est précisément dans de telles zones qu'il y a une probabilité élevée de rencontrer des génotypes originaux. D'autre part, le commerce exerce une forte pression sur le choix du matériel végétal. Pour *D. dumetorum*, on privilégie les variétés associant la chair jaune, l'absence d'amertume et la rareté des racines tuberculaires. Pour les *D. cayensis- rotundata* et les *D. alata*, ce sont les tubercules à chair blanche et de forme régulière qui sont recherchés. Ces contraintes conduisent à un rétrécissement parfois spectaculaire de la gamme variétale et à l'appauvrissement du patrimoine génétique (Dumont *et al.*, 1994).

Bien que *D. alata* soit considéré comme une igname de qualité supérieure, elle est vue comme inférieure aux espèces africaines indigènes à cause des qualités organoleptiques supérieures *D. rotundata* et *D. cayenensis* (Coursey 1967 ; Orkwor *et al.*, 1998). A contrario, l'utilisation de *D. alata* (clone « *Florida* ») par les producteurs en Côte d'Ivoire dans les années soixante-dix a conduit dans de nombreux villages à l'abandon des variétés traditionnelles. Cela peut poser des problèmes d'érosion génétique (Hamon *et al.*, 1995). La méthode de culture d'igname pratiquée en Afrique de l'Ouest accélère l'érosion génétique en supprimant les zones d'habitat des variétés sauvages (et donc à leur disparition) en faveur variétés cultivées (Hamon *et al.*, 1995).

Au vu des menaces d'érosion génétique encourues par l'igname, amenée à être davantage demandée, il est important de protéger la diversité génétique présente et de l'enrichir. La sélection faite par l'INRA s'est appuyée sur une évaluation comparative de clones Antillais, l'introduction de variétés d'Afrique et de Jamaïque et par l'échange de matériel. Elle a ensuite réalisé l'identification de variétés précoces, la création de variétés et leur diffusion, dont de nombreuses variétés de *D. alata* (INRA Antilles-Guyane). *D. alata* fait l'objet de nombreuses recherches car elle présente l'avantage d'être très productive, cultivable sans tuteur et ses tubercules se conservent bien, elle a aussi fait l'objet de sélections contre l'antracnose.

1.2 Les effets du changement climatique

Selon les estimations de Srivastava *et al.* (2012), le scénario avec les augmentations de température les plus importantes et des diminutions extrêmes de précipitations implique une diminution de 33% du rendement du colza d'ici 2050. Les sols ferreux (comme en Guadeloupe) seraient plus sensibles au changement climatique avec une diminution de 48% du rendement de l'igname dans les années 2041-2050. De plus, d'autres prévisions sur moyen et long-terme proposées par Salmoral *et al.* (2019) montrent que les restrictions d'eau dans le futur seront plus sévères, plus fréquentes et plus longues. Les dégâts économiques les plus importants affecteront les cultures déjà sensibles aux différentes sources de stress, qui sont situées dans des conditions stressantes et avec une valeur financière élevée sur le marché alimentaire, cela concerne sans aucun doute la culture de l'igname. La pomme de terre et l'igname doivent faire face en priorité d'abord aux contraintes qui requièrent le développement de variétés plus résistantes aux maladies et aux stress hydriques. Selon Daryanto *et al.* (2017), les légumes et les tubercules ont notamment des besoins en eau plus importants que les céréales, et la variabilité du rendement est également plus importante, d'où l'intérêt de réaliser des travaux de sélection de variétés adaptées aux conditions climatiques locales. En raison du changement climatique, on s'attend aussi à ce qu'il y ait un impact important sur les cultures dans les régions connaissant des instabilités alimentaires, comme pour l'igname (Srivastava *et al.*, 2015). A l'opposé, il est attendu que l'Afrique Sub-Saharienne voit l'augmentation de la demande en nourriture la plus rapide pour toutes les racines et tubercules, largement provoquée par l'augmentation de la population. Selon un scénario proposé par Scott *et al.* (2000), il est projeté que l'utilisation de racines et de tubercules dans les pays en voie de développement augmente de 232 Mt à 635 Mt entre 1993 et 2020, soit une augmentation de 58%. La contribution de l'igname y serait de 27%.

1.3 Les besoins hydriques de l'igname

Certaines espèces végétales sont naturellement adaptées aux stress hydriques par des adaptations morphologiques (tubercule de l'igname comme réserve hydrique, plantes à métabolisme CAM, ...). Le stress hydrique induit toute une gamme d'adaptations physiologiques et biochimiques du métabolisme pour la survie en augmentant la résistance au stress hydrique par deux stratégies : la tolérance à la déshydratation et l'évitement de la déshydratation (Placide *et al.*, 2013). Selon le niveau de stress hydrique, les réponses de la plante évoluent pour éviter les pertes hydriques, d'abord stomatiques, puis avec la mise en jeu d'autres mécanismes (i.e. acide abscissique, aquaporines, solutés, antioxydants, ...) (Fig. 2, 3 et 4 en Annexe). L'évitement de la déshydratation consiste à adapter le cycle de développement de manière à ce qu'il soit réalisé avant l'arrivée des sécheresses, tandis que la tolérance au stress hydrique repose sur le maintien des fonctions métaboliques par ajustement de la structure de la plante (élasticité des parois cellulaires) et de la concentration en éléments protecteurs comme des antioxydants et des solutés (Ding *et al.*, 2018).

Le tubercule développé par l'igname est une adaptation aux températures élevées pour produire des réserves durant les épisodes secs. C'est l'une des seules cultures dans le groupe des racines et tubercules dont la tolérance au stress hydrique sévère est acquise rapidement après sa plantation (Daryanto *et al.*, 2017). En effet, elle est adaptée aux conditions de stress hydriques précoces (sénescence des feuilles, saison sèche, ...) grâce à des propriétés xérophytiques qui lui permet notamment d'absorber de l'eau depuis le tubercule 'mère' (ou 'fille', une fois développée) au cours de la saison sèche (Daryanto *et al.*, 2017 ; Lebot *et al.*, 2009). Si les conditions défavorables se prolongent, les parties aériennes de la plante meurent et l'igname entre en dormance en attendant des conditions environnementales plus propices (Coursey 1967 ; Orkwor *et al.*, 1998). On estime qu'un apport d'eau constant est très important entre les semaines 14 et 20 de croissance (Coursey 1967 ; Orkwor *et al.*, 1998), le moment le plus critique étant celui de l'initiation du tubercule et de la tubérisation qui peut même être retardée en cas de stress hydrique trop sévère (Orkwor *et al.*, 1998). Mais même un stress hydrique important dans les premières phases de croissance où les plantules ont tout juste émergé du sol (passage à l'autotrophie avec peu de réserves) peut conduire à leur mort. De plus, les rendements obtenus pour une même variété sont corrélés positivement à la pluviométrie du lieu de production, le poids du tubercule peut descendre à moins de 1 kg en cas de stress hydrique important (10-15 kg en général) (Coursey, 1967). Les besoins diffèrent d'une espèce à l'autre : *D. cayenensis* pousse presque toute l'année et ne tolère pas de période de plus de 2-3 mois sans épisode pluvieux tandis que *D. rotundata* et *D. alata* doivent avoir au moins avoir 5 mois de pluie (Orkwor *et al.*, 1998) au cours de leurs 6-8 mois de croissance (Coursey 1967).

L'étude de l'igname est d'autant plus importante que le stress hydrique est un enjeu central pour les populations locales où les dates de début et de fin de culture s'alignent avec celles des périodes pluvieuses. En effet il ne s'agit pas d'une culture irriguée et dépend donc entièrement des réserves de la semence de départ et des précipitations (Coursey 1967). Mais l'igname fait partie des cultures traditionnelles orphelines qui souffre du manque de connaissances (dormance, floraison, ...), de par sa récalcitrance (hétérogénéité inter et intra variétale) et son manque de réaction en expérimentation, et du manque de force de recherche (Orkwor *et al.* 1998 ; Cornet *et al.*, 2014). Peu de données expérimentales sont ainsi à ce jour disponibles pour permettre d'étudier l'étendue de la sensibilité de l'igname face au stress

hydrique et au rendement (Daryanto *et al.*, 2017), ce qui complique les réflexions sur les stratégies d'adaptation de la culture face au stress hydrique (Srivastava *et al.*, 2015). Pourtant, on retrouve au sein de l'espèce *D. alata* une grande variabilité morphologique exploitable autant au niveau des tubercules, des tiges que des feuilles (Bressan *et al.*, 2011 ; Girma *et al.*, 2014). Quelques études ont permis de révéler le potentiel de certaines variétés. Les cultivars *D. rotundata* cv. 'Maramara' et cv. 'Chikakwando' sont des ignames déjà utilisées pour leur résistance au stress hydrique (Orkwor *et al.* 1998). Gao *et al.* (2018) ont mis en évidence que la variété *D. nipponica* Makino pouvait survivre 80 jours en conditions de stress hydriques sévères (20-25% de capacité à retenir l'eau). La tolérance est assurée par des réponses physiologiques dont une photosynthèse réduite, une activité des enzymes antioxydantes augmentée et une accumulation de composants de régulation (Gao *et al.*, 2018). Loko *et al.* (2015) ont aussi pu sélectionner 64 cultivars de *D. cayenensis* et de *D. rotundata* face au stress hydrique, sur une population de 426 cultivars.

1.4 Les déterminants foliaires

Notre étude s'est focalisée sur 14 déterminants foliaires (18 initialement, Tab. 2 en Annexe), la corrélation entre ces traits et leur héritabilité au sens large. L'objectif du SLA (Specific Leaf Area) et du LDMC (Leaf Dry Matter Content) est de voir comment les ressources photosynthétiques sont utilisées chez l'igname. Ils sont impliqués dans le compromis au niveau du fonctionnement de la plante entière, entre son efficacité à acquérir de la biomasse (SLA élevées et LDMC faible) et son efficacité à conserver les ressources avec un potentiel hydrique foliaire plus élevé (SLA basses et LDMC élevée) (Pérez-Ramos *et al.*, 2013). Le LDMC ne nécessite pas de mesure de surface, il dépend plus de la structure même des feuilles et moins de leur épaisseur (LT ou leaf thickness) par rapport au SLA. Le LDMC est considéré en tant qu'alternative au SLA et comme meilleur indicateur d'utilisation des ressources, en particulier de conservation (Wilson *et al.* 1999). La mesure de LT permet d'estimer la densité des tissus (d) dans la feuille et l'efficacité de stockage de la feuille. SLA, LDMC et LT sont liés entre eux selon l'équation suivante : $LT \times LDMC \approx \frac{1}{SLA}$ (Wilson, 1999 ; Vile *et al.*, 2005). D'après cette équation, le SLA évolue en fonction du LDMC selon une régression hyperbolique (Garnier *et al.*, 2001). SLA, LDMC et LT sont corrélés à la vitesse relative de croissance « RGR » (Reich *et al.*, 1992). Le SLA est positivement corrélé à la capacité photosynthétique et à la vitesse relative de croissance (RGR, relative growth rate) (Weiher *et al.*, 1999). Plusieurs études montrent aussi que le SLA diminue fortement avec un stress hydrique augmenté (Pérez-Ramos *et al.*, 2013).

Le nombre de nœuds (NN) permet de rendre compte de la quantité de feuilles immatures présentes, qui sont autant de puits que de futures sources de production et de stockage de carbone pour la plante. Un NN faible exprime une élongation lente de la plante, tout comme peut l'être la hauteur des tiges ou la longueur des feuilles chez la pomme de terre par exemple (Deblonde *et al.*, 2001). La mesure de la concentration en chlorophylle (SPAD) renvoie à des valeurs fortement corrélées avec la concentration en azote foliaire. L'azote est un composant essentiel de la feuille qui prévient l'endommagement des membranes cellulaires et augmente l'osmorégulation (Saravia *et al.*, 2016). En cas de stress hydrique, une diminution de sa concentration peut survenir (He et Dijkstra., 2014), ainsi que les lectures SPAD (Saravia *et al.*, 2016 ; Arunyanark *et al.*, 2008). On observe en ce cas une diminution de l'expression des aquaporines au niveau des racines (assimilation d'eau) et une conductance stomatique réduite.

Le dimensionnement de la surface d'échange foliaire (réseau stomatique) est majoritairement lié au génotype. Cependant, un stress hydrique peut modifier la morphologie de la feuille et celle de son réseau stomatique tant par le nombre de stomates par unité de surface (DS) que par leurs dimensions (Porto, 1983). La mesure des échanges gazeux au niveau des feuilles traduit la capacité photosynthétique de l'appareil foliaire et son état de stress hydrique. Ces mesures découlent directement de la morphologie des stomates. Si le VPD (vapor pressure deficit) est élevé, comme lorsque la plante est soumise à un stress hydrique, la transpiration foliaire (E) au niveau des stomates sera élevée tandis que la conductance stomatique (gs) sera faible. En cas de stress hydrique, le taux d'assimilation de CO₂ (A) diminue car moins de CO₂ est assimilé à travers les ostioles des stomates et donc l'activité de la Rubisco diminue (Ding *et al.*, 2018).

1.5 Objectifs

Le stage se place dans le cadre du projet de recherche « Cavalbio » dont l'objectif principal est de contribuer au développement de filières ignames durables en Guadeloupe. Il propose des innovations variétales adaptées au contexte local et aux besoins de l'agriculteur Guadeloupéen. Dans une plus large mesure, les fruits de ce projet seront partagés à l'échelle mondiale, et notamment en Afrique de l'Ouest, pour venir en aide aux populations locales qui ont des forces de recherche plus limitées.

Ce mémoire traitera de la mesure des déterminants foliaires de l'igname. Il s'agit d'estimer la variabilité inter-variétale de ces différents traits, parmi une collection d'ignames, et l'héritabilité au sens large des déterminants pour étudier leur niveau de relation avec le génome.

Cela permet d'orienter les efforts de recherche par la suite vers les mesures dont le déterminisme génétique est fort si l'héritabilité est élevée, ou bien d'adapter les itinéraires culturaux s'il est faible. Les informations recueillies seront également utilisées par d'autres recherches pour avoir une meilleure compréhension de la tolérance au stress hydrique des variétés d'ignames. Ce travail s'appuie sur le bilan foliaire et l'étude des échanges gazeux des feuilles d'une collection d'ignames située en Guadeloupe. Les variétés étudiées sont essentiellement des *D. alata* et se placent, ainsi, dans la continuité des efforts de recherche réalisés jusqu'alors sur cette espèce. Les mesures des différents traits foliaires ont abouti à des modèles de prédictions, des analyses en composantes principales (ACP) et à un arbre variétal basé sur leurs distances phénotypiques (cluster). Pour chacun des traits observés, un calcul d'héritabilité a été fait pour déterminer quelle est la proportion génotypique observée. Les ACP reflètent les corrélations entre les traits et les stratégies morphologiques variées adoptées par les variétés. Le dendrogramme a été croisé, pour les mêmes variétés, avec celui basé sur les distances génotypiques. Le but est de voir si elles sont réparties dans les mêmes groupes selon que l'on considère le génotype ou le phénotype. Les résultats de cette étude sont discutés et mis en perspective par rapport à la littérature, avant d'aboutir sur les perspectives envisageables.

2 Matériel & Méthodes

2.1 Dispositif

2.1.1 Matériel végétal

Nous disposons de 55 génotypes (Tab. 1 en Annexe). Ces variétés appartiennent aux 3 principales espèces d'igname cultivées en Guadeloupe mais comprennent majoritairement des *D. alata*. Elles sont issues des récoltes de l'essai implanté à Duclos, Godet et Roujol de l'année précédente et d'échanges de matériel végétal entre les trois sites. Ces variétés sont rassemblées depuis 2016 au sein d'une collection du dispositif appelé Colziyanm, et certaines appartiennent au CRB-PT (Plantes Tropicales).

2.1.2 Dispositif expérimental

Les essais se sont déroulés sur les stations expérimentales guadeloupéennes de Duclos, à Petit-Bourg (16°120' N, 61°39' O, 125 m asl), et de Godet, à Petit-Canal (16°20' N, 61°30' O, 10 m asl) (Fig. 5 en Annexe). La répartition des 55 génotypes sur la parcelle suit une randomisation complète (Tab. 1 en Annexe). Pour chaque accession à décrire, on plante une parcelle élémentaire de 20 plants, répartis sur 2 billons espacés de 1,0 m (Fig. 6 en Annexe). Les parcelles comportent un total de 8 paires de billons avec 7 génotypes différents sur chacun d'entre elles (sauf sur la dernière paire de billons laissée vide). Chaque plant est espacé de 30 cm sur le billon. Entre chaque lot d'accession, on laisse un espace de 2,0 m (Godet) ou de 1,5 m (Duclos) sur le billon, et un billon de bordure sépare les unités expérimentales. Deux billons sont laissés vide de part et d'autre du champ d'expérimentation pour limiter également les phénomènes de bordure (Fig. 6 en Annexe). Un paillage est appliqué sur l'ensemble de la parcelle à Godet, de la paille de canne est utilisée. A Duclos, du papier Kraft est appliqué sur les billons et dans les sillons pour limiter l'enherbement (Fig. 7 en Annexe). La parcelle de Godet a été irriguée au goutte-à-goutte, deux fois dans la période du 17 au 24 Mai.

La plantation a commencé le 24 Avril à Godet et le 21 Mai à Duclos. Il s'agit d'une plantation échelonnée des variétés, réalisée qu'à partir de la date où 50% des tubercules de la variété ont germé en stockage. Les semenceaux d'environ 100 g sont prélevés sur des tubercules entiers et sains, présentant un début de germination. Entre chaque variété, le matériel de découpe est désinfecté à la javel pour limiter les risques de transmission de virus inter variétaux (i.e. *Cucumi virus*). Les semenceaux sont traités ensuite au savon noir et à l'alcool, par une immersion de 30s dans un mélange (10L d'eau pour 0.5L de savon noir et 0.5L d'alcool) et semés 24h après.

2.2 Mesure des paramètres foliaires

2.2.1 Echantillonnage

2.2.1.1 Période phénologique

L'échantillonnage des différents traits pour une variété est réalisé une seule fois, de préférence entre les jours +17 et +24 suivant la date où 50% des individus (10/20) ont germés dans la parcelle (DO50em). Les dates de début et de fin d'échantillonnage ont été déterminés *a posteriori* en se basant initialement sur un échantillonnage autour de $DO50em = 20 \text{ jours}$ et sur les observations faites sur le terrain. Lors de cette période, les individus de l'ensemble des variétés ont un nombre suffisamment important de feuilles pour que les prélèvements de feuille ôtent moins de 10% des capacités photosynthétique de la plante (Fig. 8 en Annexe).

On peut considérer alors que les variétés ont été mesurées à un stade phénologique proche. La variabilité de l'âge phénologique est ensuite prise en compte (cf Partie 3.2.2). Comme 50% des individus ont germé depuis au moins 17 jours, cela permet d'avoir une population échantillonnable. La période d'une semaine est un compromis entre le besoin d'avoir la période la plus courte possible pour limiter les variations phénologiques et les limites posées par les moyens humains et matériel pour échantillonner et mesurer.

2.2.1.2 Critères de sélection et nombre de répétitions

Pour l'ensemble des mesures, trois feuilles par variété et par site sont à chaque fois échantillonnées. Chacune de ces feuilles appartient à une plante différente de la variété. Pour obtenir des mesures représentatives, l'échantillon a été sélectionné selon les critères suivants (Fig. 8 en Annexe) :

- Feuille saine (pas de maladie, de nécrose, ...)
- Deuxième feuille mature (coloration vert foncé, feuille totalement ouverte) depuis l'apex de la plante
- Feuille non gaufrée

Les effets de bordures ont été évités au mieux en négligeant les premières plantes situées aux extrémités des billons (dans le cas où suffisamment d'autres plantes étaient disponibles). Les mesures non destructives sont généralement réalisées avant les autres pour échantillonner la feuille la plus proche du stade de maturité recherché. Quand cela n'était pas possible, on s'est assuré de sélectionner un apex de la plante où aucune feuille n'a été prélevée.

2.2.2 Bilan foliaire

2.2.2.1 SLA, LDMC & LT

3 feuilles par variété ont été collectées le matin, enveloppées dans du papier absorbant humidifié à l'intérieur d'un sac plastique, puis placées dans une glacière. Les feuilles sont individualisées et mesurées séparément pour le LDMC et le SLA. On a dans l'ordre la mesure de la masse fraîche (M_f) à la balance de précision, puis la mesure de la surface (LA1) au planimètre (Fig. 9 en Annexe). L'échantillon est ensuite mis à l'étuve dans du papier kraft à 60°C pendant 3 jours (Dwyer *et al.*, 2014). Les feuilles sont à nouveau pesées pour obtenir la masse sèche (M_s). La teneur en matière sèche foliaire (LDMC, leaf dry matter content) est estimée par $LDMC = \frac{M_s}{M_f}$ pour chaque échantillon, tandis que le SLA correspond à $SLA = \frac{LA1}{M_s}$.

L'épaisseur des feuilles prélevées (LT) est mesurée avec un pied à coulisse à Vernier (précision de 0.02mm). La lecture de la mesure est réalisée directement sur l'outil, lorsque la feuille est serrée par la pince. Depuis l'apex, on compte aussi le nombre de nœuds (NN) rencontrés. Le premier étant celui dont les feuilles ou folioles se différencient des primordium de l'apex jusqu'au nœud comportant la deuxième feuille mature (inclus dans le comptage) (Fig. 10 en Annexe).

2.2.2.2 SPAD

Le chlorophylle-mètre SPAD-502+ est un outil de mesure non destructif (Konica Minolta). Il détermine la quantité relative de chlorophylle dans la feuille en mesurant l'absorption à deux longueurs d'onde différentes (rouge 600-700nm et proche infra-rouge >700nm). Il permet de calculer des valeurs SPAD qui sont corrélées à la quantité de chlorophylle présente dans la feuille sans avoir à l'extraire (Arunyanark *et al.*, 2008). Comme

la teneur en chlorophylle peut varier au sein d'une même feuille, les feuilles échantillonnées ont été mesurées trois fois à des positions différentes (Fig. 11 en Annexe). On a ensuite calculé la moyenne des trois lectures SPAD pour chaque feuille. Lors de la lecture, il faut s'assurer que la feuille soit bien à l'ombre (avec une ombrelle par exemple) et il faut éviter de pincer les nervures et les bords (Fig. 12 en Annexe).

2.2.3 Bilan des échanges gazeux

2.2.3.1 Structure de la surface d'échanges gazeux – Les stomates

Précautions d'échantillonnage

On prend soin de sélectionner des feuilles de taille proche pour pouvoir les comparer. Les feuilles sont ensuite protégées de la dessiccation en les entourant d'un papier humide et d'un sachet plastique transporté dans une glacière jusqu'au laboratoire. Les feuilles restent à l'obscurité au cours du transport, les stomates restent donc fermés. La collecte se déroule dans la matinée avant 9h de manière à ce que les stomates soient encore tous ouverts à ce moment-là.

Réalisation des empreintes stomatiques

- (1) Nettoyer la lame à l'alcool
- (2) Vaporiser de la colle adhésive médicale (Hollister medical adhesive). Etaler la colle à l'aide d'une lame de rasoir. On déplace le rasoir sur la lame dans un sens puis dans l'autre, jusqu'à deux ou trois fois. Après cette étape il ne doit plus y avoir de colle liquide mais juste un film invisible
- (3) Lorsqu'on ne voit apparaître qu'une fine couche invisible de colle, couper la feuille d'une surface d'1 cm² et la face abaxiale (face inférieure de la feuille) sur la lame. Chez *D. alata* les stomates ne sont présents que sur cette face (Ayensu, 1972). Eviter de prélever là où se situent des veines larges. La coupe est réalisée à la moitié de la longueur de la feuille et dans le premier tiers en partant de la nervure centrale
- (4) Appliquer une pression forte sur la lame avec son pouce durant 20 à 60 secondes
- (5) Vérifier avec l'ongle que la feuille adhère correctement à la lame
- (6) Enlever délicatement le mésophylle à l'ongle sous un flux constant d'eau pour laisser apparaître les cellules épidermiques et les stomates (Fig. 13 en Annexe)
- (7) On vérifie au microscope si la préparation est suffisamment propre. S'il reste beaucoup de cellules du mésophylle, on peut passer son doigt sur la lame sous un flux d'eau constant pour faciliter le nettoyage de l'épiderme.

Observation des coupes au microscope : Mesure des surfaces et comptage stomatique

Les lames sont observées les unes après les autres au microscope avec le grossissement x400. L'observation donne lieu à des prises de photomicrographies (10 photos par échantillon). Au total 60 images sont disponibles pour chaque génotype (Fig. 14a en Annexe). L'acquisition des photos se fait au moyen du logiciel ZEN (CarlZeiss Microscopy GmbH, version 2.3 blue edition, 2011). On sélectionne la meilleure image (netteté, représentativité de la variété, ouverture des stomates) sur les 10 photos d'une coupe. Le logiciel ZEN permet de convertir directement nombres de pixels en unités métriques pour obtenir l'échelle des captures micrographiques. On vérifie la calibration au moyen d'une lame Thoma. La longueur des stomates (Ls) et des ostioles (Lo) ainsi que leur largeur (ls et lo respectivement) sont mesurées à l'aide du logiciel d'analyse d'image « ImageJ ». On compte

aussi le nombre de cellules épidermiques ($Nb_{Cellule}$) et de stomates ($Nb_{Stomate}$) entiers sur l'image. La surface des stomates (As) et des ostioles (Ao) est obtenue par un tracé d'ellipse. La mesure des dimensions des ostioles est réalisée de la même manière que celle des stomates (Fig. 14 en Annexe). Les ostioles ne sont cependant pas toujours ouverts sur les captures et peuvent perturber les mesures. On note alors pour chaque capture observée si les stomates sont ouverts, fermés ou à moitié. On calcule la densité stomatique (DS) et l'indice stomatique (IS) donnés par les formules suivantes (Abdulrahman *et al.*, 2009) :

$$DS = \frac{Nb_{Stomate}}{Surface_{Image}} \times 10^6 \quad IS = \frac{Nb_{Stomate}}{Nb_{Stomate} + Nb_{Cellule}} \times 100$$

2.2.3.2 Mesure des échanges gazeux

Toutes les mesures s'effectuent uniquement le matin de 7h à 10h. Cet intervalle de temps ne peut pas être dépassé car il faut s'assurer d'avoir des conditions extérieures stables tout au long de la prise de mesures, notamment au niveau de la température et de l'humidité (Pistache). Les sessions de mesure doivent être interrompues dès que les valeurs de gs s'annulent, ce qui correspond à la fermeture des stomates et donc à une réduction importante des échanges gazeux.

À l'aide d'un analyseur d'échange gazeux à infrarouge ADC LCpro+ (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK) (Fig. 15 et 16 en Annexe), les mesures sont réalisées avec l'humidité et la concentration en CO₂ ambiante. D'après des séries de mesure test et des valeurs des années précédentes (Fig. 17 en Annexe), on choisit de régler la séquence de mesure sur une température de 30°C, avec une luminosité saturante de 1400 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. L'humidité relative (RH) est variable mais généralement stable sur une même série d'un jour (environ à 80%). L'appareil va mesurer l'assimilation nette de CO₂ en fonction de la concentration interne de la feuille en CO₂. Les facteurs d'intérêt retournés par l'appareil sont la photosynthèse nette (A), la transpiration foliaire (E) et la conductance stomatique (g). On calcule aussi l'efficacité de l'utilisation de la transpiration (TUE) donnée par la relation $TUE = \frac{A}{E}$.

Avant leur analyse, les données de l'échange gazeux sont filtrées pour discriminer les valeurs aberrantes (physiologiquement impossibles). On supprime les mesures dont le Q_{leaf} était différent de 1217 (associée à la valeur de 1400 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ appliquée), dont la température dépasse 35°C (perturbe les mesures), et dont la photosynthèse nette est nulle. On calcule le rapport entre la concentration interne de CO₂ dans la feuille (c_i) et la concentration externe de CO₂ dans la chambre de mesure (c_a) : $\frac{c_i}{c_a}$. D'après Sage (1994), $\frac{c_i}{c_a}$ ne peut pas être supérieur à 0.73 (en raison de l'assimilation de CO₂ par l'activité photosynthétique), ni inférieure à 0.5 (les C3 comme l'igname ne peuvent pas être aussi efficaces) (Dale et Stephen, 1963 ; Berry et Downton, 1982 ; Farquahr et Sharkey, 1982). Le VPD (Vapor Pressure Deficit) est la perte de vapeur d'eau au niveau de la feuille de par le phénomène d'évapotranspiration. Il sera également utilisé lors de la modélisation comme effet fixe (cf Partie 3.2.4). Il se calcule à partir de la Pression de Vapeur Saturante (SVP) et Actuelle (AVP) et de RH (Sadler et Evans, 1989 ; Murray, 1967) :

$$VPD = SVP - AVP = \frac{100 - RH}{100} \times SVP$$

$$\text{avec } RH = \frac{AVP}{SVP} \times 100 = \frac{eref+e}{SVP} \times 100 \text{ et } SVP = 610.78 \times e^{\frac{T_{Leaf}}{T_{Leaf} + 238.3} \times 17.2694} \times 10^{-3}$$

T_{Leaf} : température de la feuille. $eref$: humidité atmosphérique. e : humidité dans la feuille.

2.3 Analyse statistique des données phénotypiques

2.3.1 Modélisation simple

Les données ont été traitées par le logiciel de traitement statistique R. La version employée est R 3.5.5. Les valeurs aberrantes ont été limitées par le calcul de la distance de Mahalanobis avec les distributions de hauteur et de poids. Le seuil de cette distance a été mis à 10, un compromis pour supprimer les valeurs trop extrêmes sans perdre trop de mesures. Dans un premier temps, nous avons réalisé des Anovas pour chaque déterminant à partir d'un modèle linéaire simple afin d'étudier les effets des facteurs considérés. Ils permettent de justifier l'utilisation de certains facteurs dans la modélisation mixte (cf Partie 2.3.2). Des histogrammes, les tests de Shapiro-Wilk et de Bartlett (non communiqués) ainsi que des QQ-plots (Fig. 18 en annexe) sont utilisés pour vérifier les hypothèses de normalité des résidus et d'homoscédasticité.

2.3.2 Modélisation mixte et calcul de l'héritabilité au sens large

A l'aide du package *lme4* disponible sur R, chaque trait est intégré dans un modèle à effets mixtes (effets aléatoires entre parenthèses) (Tab. 2 en Annexe) :

$$\text{Trait} \sim \text{TT} + (1 | \text{Site}) + (\text{Site} | \text{Variété})$$

Le temps thermique (TT) permet de prendre en compte la différence d'âge phénologique entre les échantillons (cf Partie 3.2.2.2). Les facteurs Observateur et VPD (Perte de Vapeur) sont ajoutés en tant qu'effets fixes pour certaines modélisations dans le cas où elles constituent des variables explicatives intéressantes. Le génotype est considéré comme un effet aléatoire pour obtenir les composants des variances de tous les traits. Le modèle comporte l'effet Variété emboîté dans l'effet Site comme l'ensemble des génotypes se trouvent systématiquement dans chacun des sites. Ce faisant, nous calculons alors quelle est la part de variance phénotypique d'origine génétique par le calcul d'héritabilité au sens large h^2 :

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_e^2}{N}}$$

, avec σ_g^2 la variance du génotype et σ_e^2 la variance résiduelle, divisée par le nombre de degrés de liberté N. N est la moyenne du nombre de répétitions n de chaque variété.

2.3.3 Comparaison des traits et des variétés

L'ensemble des valeurs obtenues est ensuite corrigé par leur modélisation respective. D'autre part cela permet de prédire des valeurs pour les données manquantes sur l'un des deux sites et d'avoir un jeu de données plus complet. Ce jeu de données complété est normalisé, puis utilisé pour réaliser des comparaisons multiples et une ACP. Les mesures des déterminants ont servi à former des groupes de génotypes dans un dendrogramme, selon leur distance phénotypique calculée selon la méthode « euclidienne » (Mardia *et al.*, 1979) grâce à la librairie *factoextra* du logiciel R. Un tanglegramme permet de comparer les classifications phénotypiques selon les deux sites d'expérimentation, un autre compare les distances phénotypiques aux distances génotypiques (obtenues par les travaux précédents). Les dendrogrammes ont été réalisés avec les librairies *pvclust* (Suzuki et Shimodori, 2006) et *dendextend*. L'alignement des arbres pour le tanglegramme a été amélioré par la fonction *untangle* avec la méthode la plus précise : « step2side ».

Le nombre de groupes k optimal est déterminé à partir de la librairie *Nclust*, qui se base sur 30 indices différents. On obtient $k = 3$, sélectionnés par 10 indices. D'autres méthodes existent mais leur utilisation dépasse les limites du stage. Pour vérifier si les arbres ont des architectures différentes, on permute les variétés d'un des deux dendrogrammes 1000 fois pour avoir une distribution sous l'hypothèse nulle de l'indice B_k (indice de Gamma de Baker, Baker, 1974). B_k est la mesure de la similitude entre deux dendrogrammes. Pour chaque paire de variété, il définit le niveau de corrélation entre les deux dendrogrammes du plus petit nœud pour lesquelles les deux variétés restent combinées. Le calcul est influencé uniquement par la position relative de la branche par rapport aux autres. Même si les variétés sont parfaitement alignées, l'indice B_k peut varier car les arbres ont des topologies différentes.

3 Résultats

3.1 La description des valeurs observées par trait

Tableau 1 : Sommaire des valeurs de chaque trait. 18 traits sont examinés : aire spécifique foliaire (SLA), Pourcentage de masse sèche (LDMC), Surface foliaire (LA1), Indice de concentration en chlorophylle (SPAD), Taux d'assimilation de CO₂, transpiration ϵ , efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE), conductance stomatique (gs), longueur largeur et aire des stomates (Ls, ls, et As resp.) et des ostioles (Lo, lo et Ao resp.), Indice stomatique (IS), densité stomatique (DS), Nombre de nœuds depuis l'apex jusqu'à la deuxième feuille mature (NN), épaisseur de la feuille (LT). Nb = nombre de valeurs, Min = valeur minimale, Max = Valeur maximale, Etendue = Différence entre Max et Min, SE = erreur standard, CI 95% = Intervalle de confiance à 95%, V = Variance, SD = Ecart-type, CV = coefficient de variation. Source : A. Peter

Trait	Unité	Nb	Min	Max	Etendue	Moyenne	SE	CI 95%	V	SD	CV
SLA	cm.g ⁻¹	268	10,71	35,68	24,97	21,26	0,32	0,63	27,06	5,20	24,47
LDMC	%	268	0,10	0,27	0,17	0,18	2,25E-03	4,43E-03	1,36E-03	3,69E-02	20,43
LA1	cm ²	268	7,32	85,67	78,34	32,37	1,04	2,04	288,21	16,98	52,44
SPAD	NA	411	15,30	65,40	50,10	37,61	0,41	0,81	69,57	8,34	22,18
A	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	495	0,95	23,33	22,38	12,65	0,20	0,39	19,63	4,43	35,04
E	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	495	0,48	4,45	3,97	2,66	3,47E-02	6,82E-02	0,60	0,77	29,00
TUE	$\frac{\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}}{\text{H}_2\text{O}}$	495	0,38	9,15	8,77	4,83	0,06	0,12	1,81	1,34	27,82
gs	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	495	40,00	1330,00	1290,00	530,69	13,38	26,29	88595,07	297,65	56,09
Ls	μm	489	15,83	40,86	25,03	25,96	0,22	0,43	23,60	4,86	18,71
ls	μm	489	7,90	28,15	20,25	16,81	0,20	0,39	19,61	4,43	26,34
As	μm^2	489	130,75	912,48	781,73	395,16	8,17	16,06	32649,75	180,69	45,73
Lo	μm	489	8,09	21,87	13,78	13,50	0,12	0,23	6,76	2,60	19,26
lo	μm	489	2,80	12,68	9,89	7,03	0,09	0,17	3,58	1,89	26,91
Ao	μm^2	489	19,31	220,68	201,37	87,57	1,78	3,50	1551,44	39,39	44,98
IS	%	489	8,89	37,14	28,25	22,74	0,22	0,43	23,22	4,82	21,19
DS	mm-2	489	50,44	353,10	302,65	170,69	2,62	5,16	3366,38	58,02	33,99
NN	NA	255	3,00	15,00	12,00	9,42	0,15	0,30	6,07	2,46	26,16
LT	mm	255	0,20	0,60	0,40	0,36	4,75E-03	9,36E-03	5,76E-03	7,59E-02	20,80

Le tableau 1 présente les principales valeurs statistiques de chacun des traits. La variabilité des traits n'est pas homogène, on peut observer des coefficients de variation faibles comme Ls (19%) et d'autres beaucoup plus importants comme la conductance stomatique gs (56%) et l'aire des stomates As (46%). Les valeurs de gs sont très dispersées et c'est pourquoi il est impératif de normaliser toutes les valeurs pour l'analyse multivariée, sinon les variations de gs auront beaucoup plus de poids que les autres traits.

3.2 Les sources de variabilité des traits

3.2.1 Les sites

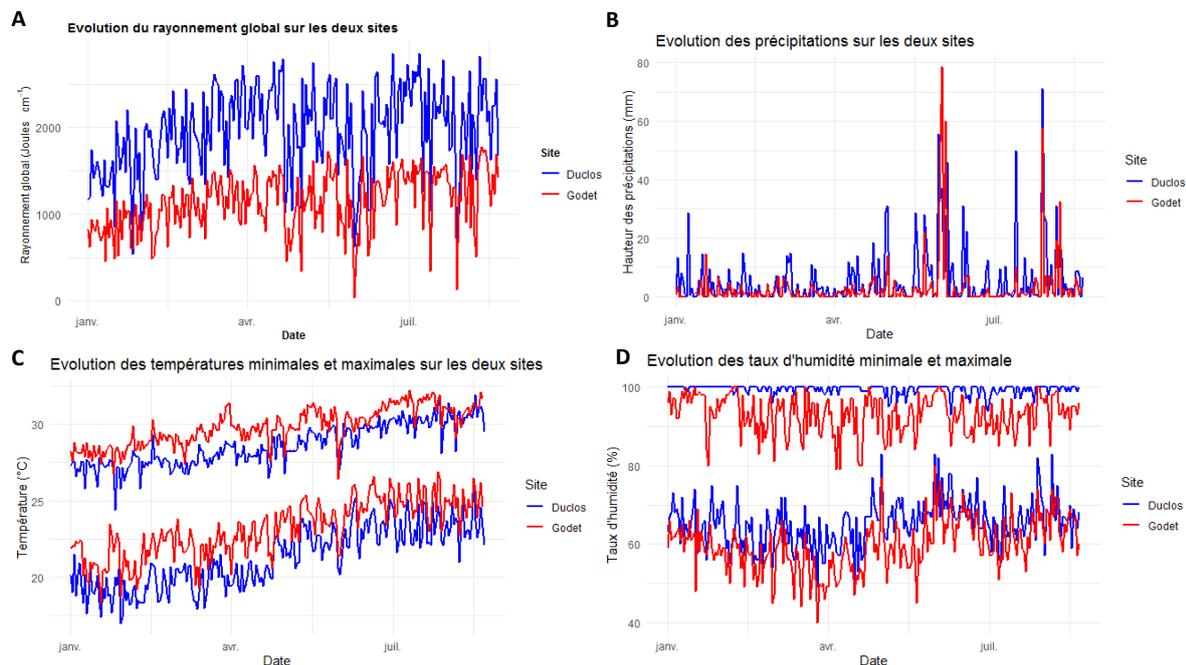


Figure 1 : Evolution des conditions climatiques contrastées sur les deux sites d'expérimentation à Duclos (rouge) et Godet (bleu). Le rayonnement global (a), les précipitations (b), les températures maximales et minimales (c) et les taux d'humidité minimales et maximales (d) journalières sont représentées sur la période du 01/01/2019 au 01/08/2019. Les informations sont recueillies depuis la base de données Climatik (INRA). Source : A. Peter

Les deux sites présentent des caractéristiques pédologiques contrastées (Tab. 3 en Annexe). Le site de Duclos présente des sols ferrallitiques (oxisols alluviaux) profonds, caractéristique des régions chaudes et humides. Ces sols sont faiblement acides avec une capacité d'échange cationique relativement élevée. Celui de Godet présente des vertisols légèrement basiques avec un contenu en azote faible mais une capacité d'échange cationique et une concentration en Ca^{2+} très élevée. Mais la parcelle de Godet est enrichie en matière organique par le paillage de canne, contrairement à Duclos (papier kraft). Les caractéristiques climatiques de la Grande Terre (station de Godet) et de la Basse Terre (Duclos) sont elles aussi contrastées (Fig. 1). Les conditions climatiques en Basse-Terre sont plutôt humides (87.7%) et les températures relativement fraîches (25.8°C) par rapport à celles mesurées en Grande-Terre (27.1°C et 79.5%). Le site de Duclos se situe dans une région de transition climatique entre la Guadeloupe sèche (moins de 1300 mm par an) et la Guadeloupe très humide. Dans cette zone intermédiaire, les précipitations annuelles sont d'environ 2500 mm répartis régulièrement tout au long de l'année à Duclos, contre 1200 mm à Godet (Climatik, INRA). Le rayonnement global est aussi plus important sur Duclos que sur Godet (Fig. 1).

Le champ d'expérimentation n'a été mis en place que très tard par rapport au cycle de culture ce qui a réduit le nombre de données et de variétés disponibles, et cela a aussi empêché la répétition des mesures à des âges phénologiques et des conditions environnementales différentes pour observer une éventuelle évolution des valeurs des traits. D'autre part, sur Duclos, l'eau des pluies ne parvient pas à s'évacuer et la parcelle était régulièrement gorgée d'eau ce qui peut influencer la croissance des variétés.

3.2.2 La phénologie et l'âge physiologique

3.2.2.1 Le calcul du nombre de jours après 50% d'émergence

La germination des tubercules mères et l'émergence des semenceaux (Fig. 19 en Annexe) est échelonnée dans le temps. On a estimé pour chaque échantillon la date où 50% d'émergence (em50) de la variété est atteint puis le DO50em : le nombre de jours écoulés entre em50 et la date d'échantillonnage. Pour un âge physiologique proche, il faut que les écarts de DO50em soient donc faibles. Le DO50em est utilisé pour calculer le temps thermique utilisé dans les modélisations mixtes.

3.2.2.2 Le Temps thermique, un indicateur de l'âge physiologique

Le temps thermique est un facteur environnemental qui caractérise le mieux les influences des conditions climatiques sur la croissance de la plante (Marcos *et al.*, 2009). Son estimation nous permet de voir s'il y a une différence d'âge physiologique au sein de nos échantillons. On inclut ce paramètre dans les modélisations pour réduire les écarts de valeur entre les variétés échantillonnées à des âges physiologiques différents. Le temps thermique est calculé sur la période que le DO50em, selon la méthode de Marcos *et al.* (2009) en prenant $T_{\min}=12^{\circ}\text{C}$, $T_0=20^{\circ}\text{C}$ et $T_{\max}=32.5^{\circ}\text{C}$.

3.2.3 Le génotype, la variabilité mesurée

La distance génétique entre les variétés est évidemment une source de variabilité. Il s'agit de la source de variabilité dont nous voulons quantifier l'étendue.

3.2.4 Les effets observateurs et VPD

Les relevés ont été réalisés en binôme, par un autre stagiaire et moi-même. De nombreux traits mesurés n'ont pas été influencés par la personne qui a effectué la mesure, d'après les Anovas réalisées (non communiquées). En revanche, quelques traits sont davantage impactés, il s'agit de ceux liés au dimensionnement des stomates (Ls, Lo, ls, lo, As, et Ao). En effet ils ont été réalisés par des tracés manuels sur ImageJ et comportent en eux-mêmes une source de variabilité importante. ls, lo, As, et Ao sont en outre directement dépendants du degré d'ouverture des stomates (fermé, ouvert, ou mi-ouvert) (Yoshida *et al.*, 1976). Mais les stomates n'étaient pas tous ouverts sur les photos et l'estimation de leur degré d'ouverture repose alors aussi sur l'appréciation de l'observateur. Ainsi il y a un décalage entre les mesures des deux opérateurs comme par exemple pour lo (Fig. 20 en Annexe), où l'effet observateur explique à lui seul 50% de la variabilité du trait. Nous avons donc choisi de ne pas intégrer les mesures ls, lo, As, et Ao dans le reste des analyses et de fixer l'effet observateur dans le modèle mixte de Ls et Lo.

Le VPD (déficit de vapeur), est calculé à partir des mesures d'échanges gazeux (cf Partie 2.2.3.2). Il existe une relation linéaire entre $\frac{ci}{ca}$ et A en l'absence de déficit hydrique (VPD faible), mais cela ne se vérifie plus lorsque le VPD augmente (Fig. 21 en annexe) comme A varie linéairement par rapport au VPD (Fig. 22 en Annexe). Donc les observations d'échanges gazeux à des VPD différents ne sont pas comparables et son effet est donc fixé dans le modèle mixte.

3.2.5 Les autres sources de variabilité

D'autres erreurs, non prises en compte dans les modélisations, augmentent la variance des résidus du modèle mixte :

- Echantillonnage non aléatoire. Pour les mesures destructives, le nombre de plantes échantillonnables est réduit (parfois juste assez pour avoir 3 répétitions). Il n'est donc pas possible de garantir le caractère aléatoire de l'échantillonnage.
- L'âge de la feuille échantillonnée peut varier. La valeur de A par exemple varie en fonction de cet âge Montero (1997)
- Erreur de mesure par l'opérateur lors de la lecture ou de la manipulation
- Perte de turgescence des échantillons lors de leur transport au laboratoire
- Compétition possible entre les différents individus, de par leur réseau racinaire important et par poids important des semenceaux (100g) (Berthaud *et al.*, 1998).
- Hétérogénéité des semences (Cornet *et al.*, 2014)
- Effets intra-site non mesurés. L'absence de répétitions d'unités expérimentales sur un même site affaiblit le modèle et augmente la variance résiduelle comme on ne peut pas expliquer les variations pédoclimatiques entre les variétés d'un site (e.g. gradient de potentiel matriciel)

3.3 Le modèle explicatif et l'héritabilité

3.3.1 L'effet des facteurs

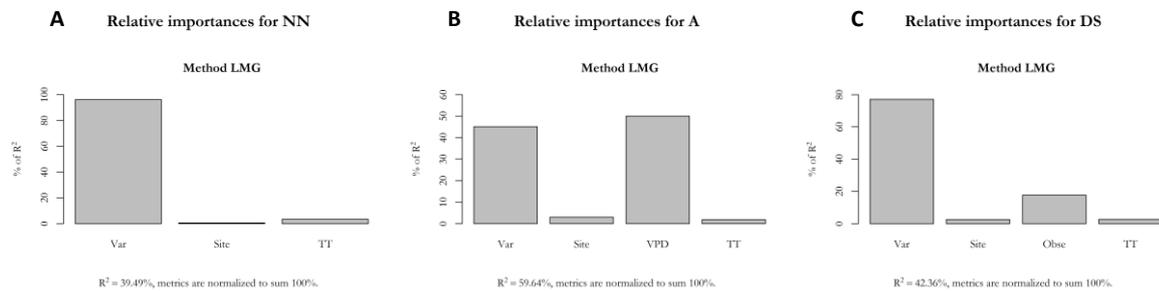


Figure 2 : Importances relatives des variables explicatives des modèles simples. L'outil de mesure utilisé est le lmg, recommandé par les auteurs de la librairie relaimpo utilisé. Lmg permet de décomposer les variances explicatives du modèle en parts de contribution non négatives. Généralement la modélisation s'est basée sur les variétés (Var), le site (Site), et le temps thermique (TT) comme effets fixes (a et d). Pour le taux d'assimilation de CO₂ (A), la conductance stomatique (gs), la transpiration E, et l'efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE) la différence de vapeur (VPD) a été aussi fixé (b), alors que pour le dimensionnement des stomates on a fixé l'observateur (Obse) (c).

Les Anovas obtenues à partir des régressions linéaires simples permettent l'identification de l'effet des facteurs sur chacune des variables, en vérifiant les hypothèses d'homoscédasticité et de normalité des résidus (Fig. en 18 en Annexe). Cela a permis de préciser le modèle en ajoutant d'autres variables explicatives (VPD et Observateur) (Fig. 2). On voit que les facteurs expliquent une certaine partie de la variabilité du modèle et que dans la part d'explication de la variable le génotype est généralement le composant le plus important (Fig. 2a et c). Les facteurs supplémentaires ont un intérêt comme ils ont un effet souvent plus important que le génotype (Fig. 2b). Sur l'ensemble des modèles, aucun effet site conséquence n'est visible.

3.3.2 Les modèles mixtes et l'héritabilité

Les mesures ont été modélisées avec des modèles mixtes (Tab. En Annexe). Les modèles mixtes sont bien adaptés aux données emboîtées, (Site|Variété), car ils permettent d'incorporer explicitement les corrélations intra-groupes via l'utilisation d'effets aléatoires et fournissent une estimation jointe des paramètres de régression (Davidian et Giltinan, 2003).

Le calcul d'héritabilité au sens large h^2 permet de savoir quelle proportion du trait observé est expliqué par le fond génétique. Le tableau 2 comprend les valeurs d'héritabilité des 14 traits dans l'ordre croissant. On voit que les traits morphologiques de la feuille (LDMC, SLA, LT, NN) ont les h^2 les plus faibles, surtout le LDMC (pourcentage de masse sèche) et le SLA (aire spécifique foliaire) (0.58 et 0.65 respectivement). Cependant la surface foliaire (LA1) est un trait bien héritable (0.92), le h^2 bas du SLA proviendrait donc de la masse sèche Ms ($SLA = \frac{LA1}{Ms}$). Les autres traits sont tous à plus de 75% héritables, les valeurs les plus élevées étant attribuées aux longueurs des stomates et des ostioles, Ls et Lo (0.98).

Tableau 2 : Héritabilité au sens large des 14 traits étudiés, d'après un modèle mixte (Tab. 2 en Annexe). Aire spécifique foliaire (SLA), Pourcentage de masse sèche (LDMC), Surface foliaire (LA1), Indice de concentration en chlorophylle (SPAD), Taux d'assimilation de CO₂, transpiration E, efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE), conductance stomatique (gs), longueur largeur et aire des stomates (Ls, ls, et As resp.) et des ostioles (Lo, lo et Ao resp.), Indice stomatique (IS), densité stomatique (DS), Nombre de nœuds depuis l'apex jusqu'à la deuxième feuille mature (NN), épaisseur de la feuille (LT).

Source : A. Peter

Trait	LDMC	SLA	LT	SPAD	NN	TUE	IS	A	gs	DS	LA1	E	Ls	Lo
H ²	0,58	0,65	0,72	0,72	0,74	0,76	0,77	0,81	0,86	0,87	0,92	0,94	0,98	0,98

3.4 Les Relations entre les déterminants et les variétés

3.4.1 Les corrélations entre les traits foliaires

A partir des modèles mixtes, les valeurs ont été prédites afin de simuler des valeurs pour des combinaisons de traits absents. En effet, certaines variétés n'ont pas été phénotypées pour tous les traits et d'autres avaient des valeurs non exploitables qui ont été filtrées en amont des analyses. Avoir un jeu de données complet est nécessaire pour pouvoir réaliser des ACP et des dendrogrammes, et donc prédire les valeurs des données manquantes permet de représenter le maximum de variétés.

Les corrélations deux à deux des 14 traits montrent des relations fortes entre des traits proches (structure de la feuille, réseau stomatique, échanges gazeux), tandis que certains traits semblent ne corrélérer à aucun autre (Fig. 3). On observe une répartition claire des traits sur les deux premières dimensions de l'ACP (Fig 4a) avec le SLA et le LDMC qui composent la majorité de Dim2 (33% chacun) tandis que plusieurs traits (Ls et Lo surtout avec 21% et 18% respectivement) composent Dim1. Il y a encore davantage de traits qui sont corrélés à Dim3, la plus grande valeur étant attribuée à E (25%) (Fig. 4b). Enfin, Dim4 est essentiellement corrélé à A (assimilation de CO₂) (38%) et de manière moins importante au TUE (efficacité d'utilisation de la transpiration), LA1, NN (Nombre de nœuds) et Lo (≥10%). Les interprétations des corrélations seront faites en discussion pour éviter les redondances.

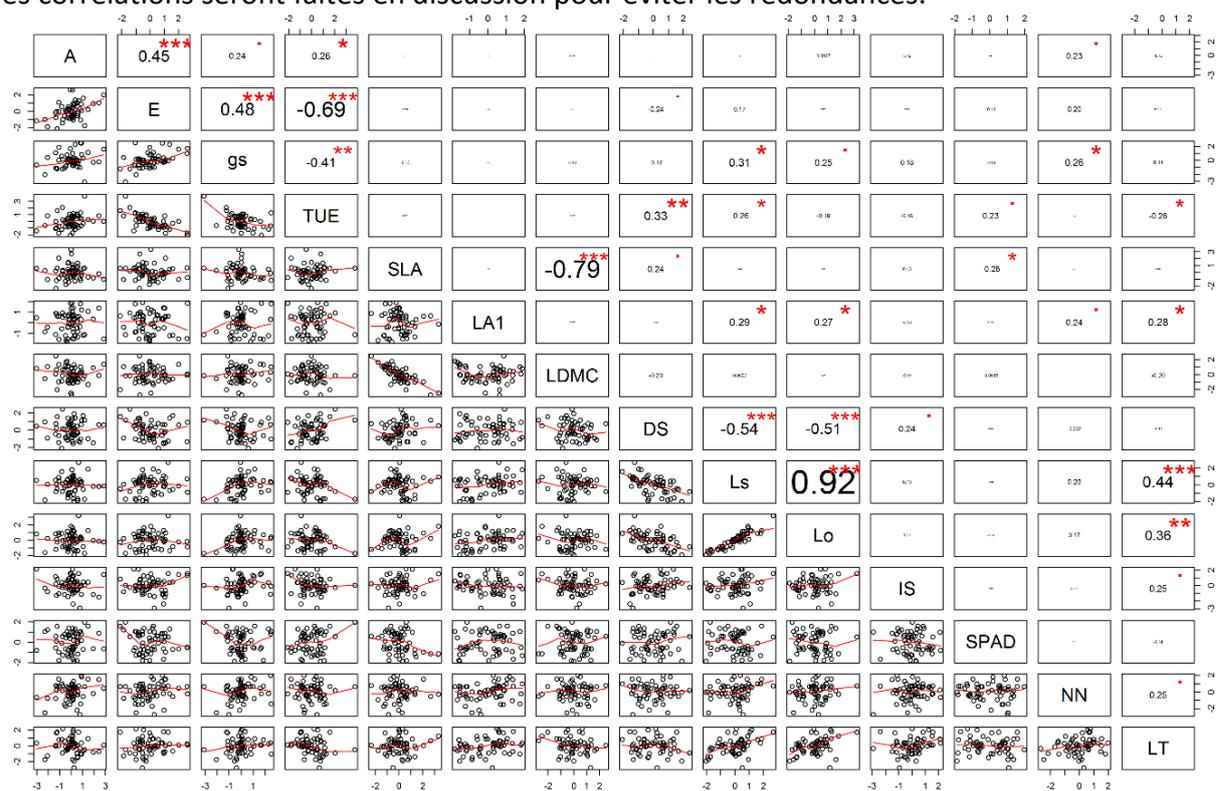


Figure 3 : Corrélation deux à deux des traits. Dans le triangle inférieur sont représentés le nuage de points des traits deux à deux et en rouge la courbe de modélisation. Le triangle supérieur comporte les coefficients de Pearson. Plus la valeur est proche de 1 ou -1, plus forte est la corrélation positive ou négative entre les deux traits. A noter que les corrélations SLA-SPAD et TUE-gs sont bien négatives mais difficilement lisibles. *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, ' P < 0.1. 14 traits sont examinés : aire spécifique foliaire (SLA), Pourcentage de masse sèche (LDMC), Surface foliaire (LA1), Indice de concentration en chlorophylle (SPAD), Taux d'assimilation de CO₂, transpiration E, efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE), conductance stomatique (gs), longueur large et aire des stomates (Ls, ls, et As resp.) et des ostioles (Lo, lo et Ao resp.), Indice stomatique (IS), densité stomatique (DS), Nombre de nœuds depuis l'apex jusqu'à la deuxième feuille mature (NN), épaisseur de la feuille (LT). Source : A. Peter

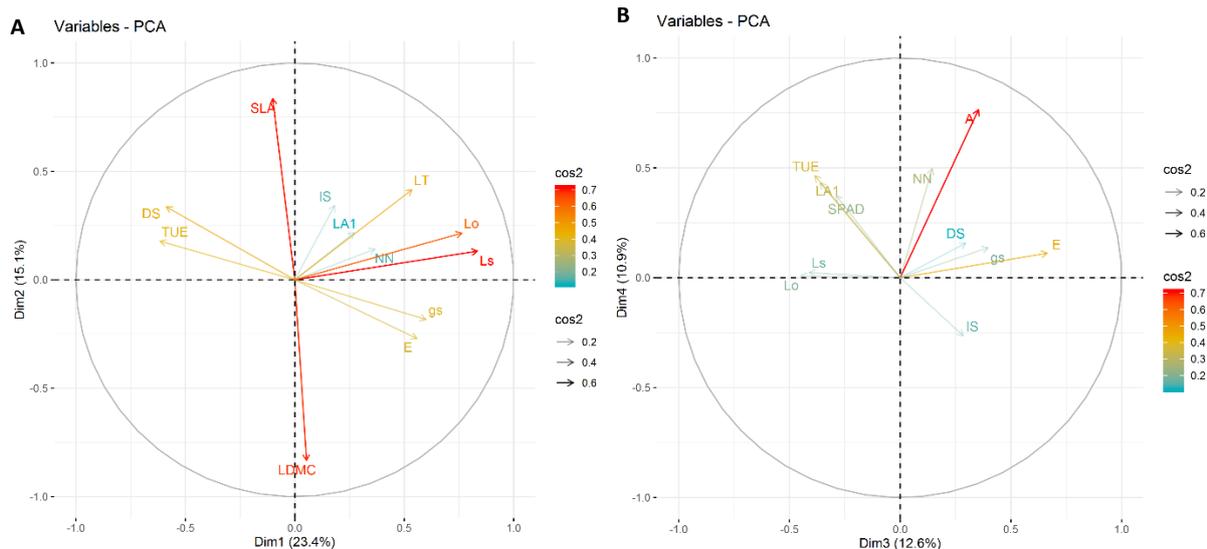


Figure 4 : Analyse en composantes principales sur les dimensions 1 et 2 (a) et 3 et 4 (b) des 14 traits. Les flèches sont colorées et opacifiées selon leur niveau d'importance (\cos^2). Les traits dont le \cos^2 est inférieur à 0.1 sont retirés pour améliorer la visibilité. Les 4 dimensions cumulent 62% de l'inertie totale. 14 traits sont examinés : aire spécifique foliaire (SLA), Pourcentage de masse sèche (LDMC), Surface foliaire (LA1), Indice de concentration en chlorophylle (SPAD), Taux d'assimilation de CO_2 , transpiration E, efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE), conductance stomatique (gs), longueur largeur et aire des stomates (Ls, ls, et As resp.) et des ostioles (Lo, lo et Ao resp.), Indice stomatique (IS), densité stomatique (DS), Nombre de nœuds depuis l'apex jusqu'à la deuxième feuille mature (NN), épaisseur de la feuille (LT).

Source : A. Peter

3.4.2 La distribution phénotypique des variétés

Les Figures 5a et 4b représentent l'ACP des individus sur Duclos et Godet. Il y a une séparation entre les variétés des deux sites dont les variétés se répartissent différemment le long des dimensions, mais les distances observées pour une même variété sont dues au hasard (Fig. 2 et cf Partie 3.3.1). Pour voir si les sites sont significativement différents l'un de l'autre on peut aussi utiliser cette figure. Les ellipses de confiance à 95% ne se recoupent pas mais sont très proches. En effet il n'y a pas d'effet site d'après les modèles mixtes utilisés.

3.4.3 Le groupement phénotypique et génotypique des variétés

3.4.3.1 La catégorisation phénotypique des variétés

La Figure 6 permet de classifier les variétés selon leurs distances phénotypiques. Certaines sont isolées des autres comme par exemple les variété A21 et Pacala de Godet (G_A21, et G_Pacala respectivement). Tandis que d'autres semblent plus proches (i.e. D_A14, G_14, D_14M et G_Divin). On remarque que des variétés d'un même site ont tendance à être plus proches sur les dernières hauteurs du dendrogramme (Fig. 6 et 7). Des variétés comme Manlankon et Peter peuvent être reliées directement au même nœud si elles proviennent de Godet, mais elles sont très éloignées si elles proviennent de Duclos, même si cela ne se vérifie pour d'autres variétés comme A14. C'est pourquoi on s'intéressera également à la comparaison des dendrogrammes (tanglegramme) réalisée en séparant les sites (Fig. 8).

La méthode de décision du nombre de groupes a permis de déterminer que $k = 3$ est la valeur optimale (Fig 6a). Cependant, ce nombre est trop faible pour former des groupes intéressants, comme deux groupes sur les trois ne contiennent qu'une seule variété (G_A21 et G_Pacala). Le nombre de groupes a été augmenté arbitrairement à $k = 10$ pour pallier ce problème. 6 groupes ne représentent qu'une variété, la répartition du reste des variétés est hétérogène dans les 4 derniers groupes. On voit alors que, contrairement à ce qui a été avancé précédemment, des mêmes variétés des deux sites sont ensemble dans les 4 groupes restants, et que la variété Sinoua (Fig. 6b groupe vert foncé) de Godet et Duclos peut constituer à elle seule un groupe. Cela correspond davantage avec les résultats de la modélisations mixtes sur l'absence d'effet site. Enfin, il subsiste un groupe majoritaire, marqué par des rapprochements entre variétés d'un même site.

Au lieu de rechercher les variétés qui se différencient le plus depuis le nœud principal, on peut au contraire partir du bas du dendrogramme. La Figure 7 montre les variétés dont les distances phénotypiques ne sont pas significatives (p -value > 0.95) et peuvent être intégrées dans le même groupe (encadré rouge). Cette fois-ci on identifie des groupes qui comportent davantage les deux sites d'une variété (e.g. INRAX154, Dou, Pyramide).

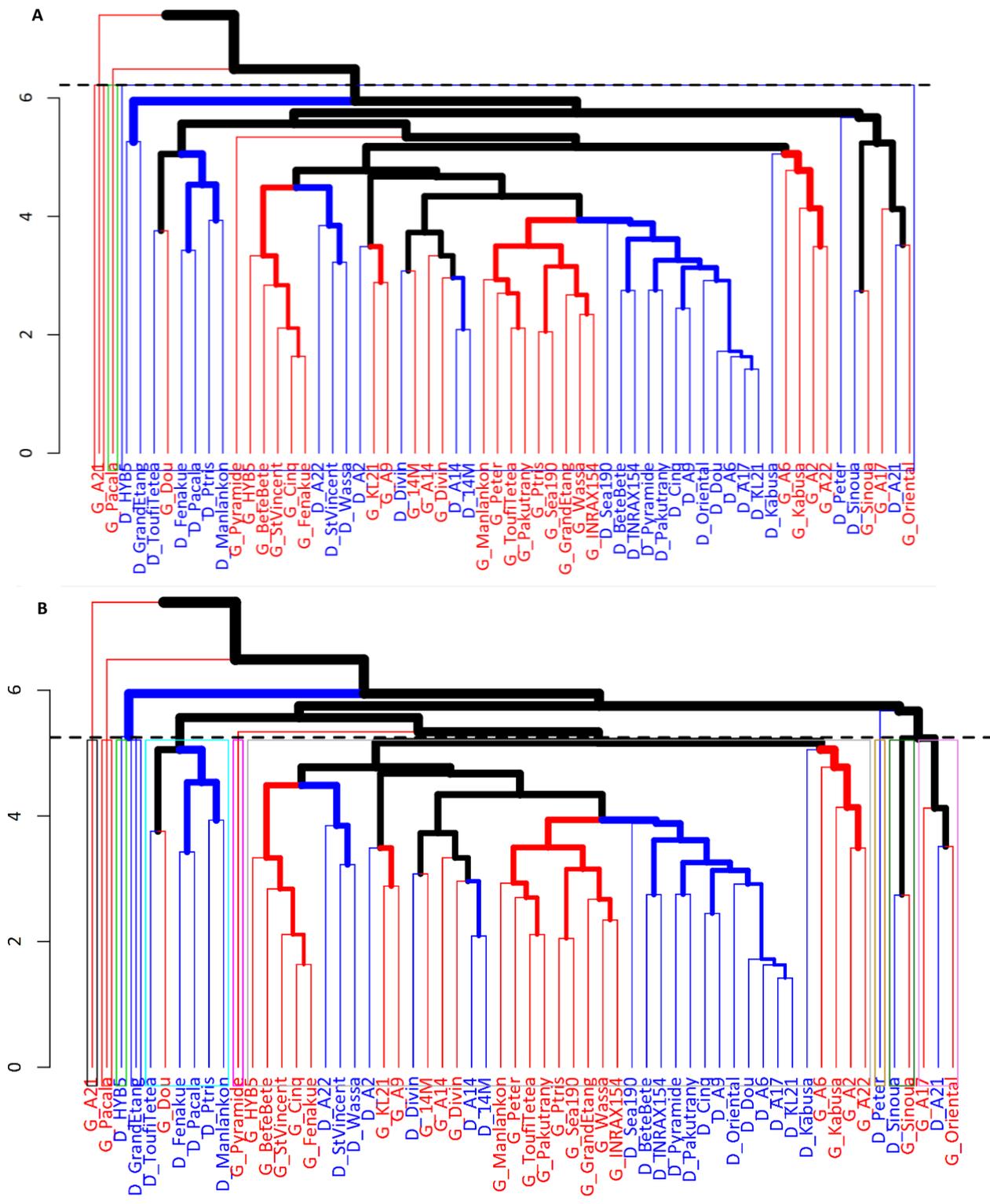


Figure 6 : Dendrogramme des variétés basés sur leurs distances phénotypiques. Les variétés provenant des sites de Duclos (bleu) et de Godet (rouge) sont identifiées séparément. Le calcul de distance se base sur la méthode euclidienne et le clustering par la méthode « average ». Des groupes sont réalisés et leur nombre est défini par la compilation de plusieurs indices de satisfaction. L'identification de 3 groupes maximise les distances inter-groupes et minimise les distances intra-groupes (a). Une visualisation du dendrogramme avec 10 groupes différents est aussi proposée (b). La hauteur utilisée pour délimiter les groupes est représentée par des traits horizontaux noirs. Source : A. Peter

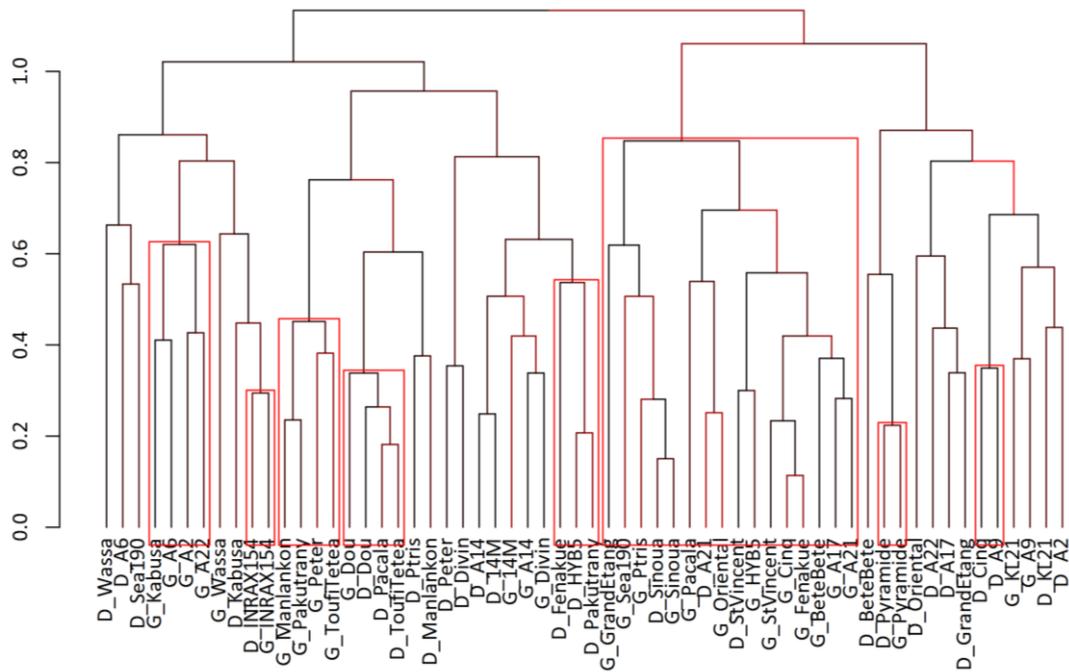


Figure 7 : Dendrogramme des variétés basés sur leurs distances phénotypiques. Les branches sont colorées selon la p-value du test de distance. Lorsque la p-value > 0.95, il n'y a pas de différence significative entre les deux variétés, ce qui est une autre manière de les associer dans un cluster (rouge). La distance phénotypique a été calculée selon la méthode euclidienne et le clustering par la méthode « average ». Source : A. Peter

Un tangrogramme est la représentation de deux dendrogrammes qui se font face, dont les labels identiques sont connectés de part et d'autre par des lignes. Il est utilisé pour comparer deux méthodes de clustering et parfois en biologie pour comparer des arbres phylogénétiques. Ici, il sert à comparer deux sites, selon la variété (Fig. 8). Le tangrogramme qui oppose le dendrogramme des deux sites est présenté Figure 8. Malgré l'utilisation d'outil de *untangling* (désemmêlement), les variétés sont très peu alignées de part et d'autre. Le taux de non-alignement (0-1) est de 28% et presque tous les nœuds d'un dendrogramme représentent une combinaison de variétés non présente sur l'autre dendrogramme (branches en pointillés). On voit néanmoins un alignement entre les sites pour les variétés Sinoua, Pacala, Fenakue, et Kabusa, et qu'un nœud comporte la même combinaison de variétés de part et d'autre : A22 et A2. On regarde la proximité des deux dendrogrammes par rapport à leur topologie (Fig. 9). L'indice Bk est presque nul (~0.003), on ne peut donc pas rejeter l'hypothèse de non-similitude entre les deux arbres avec une précision de 95% (dans l'intervalle de confiance).

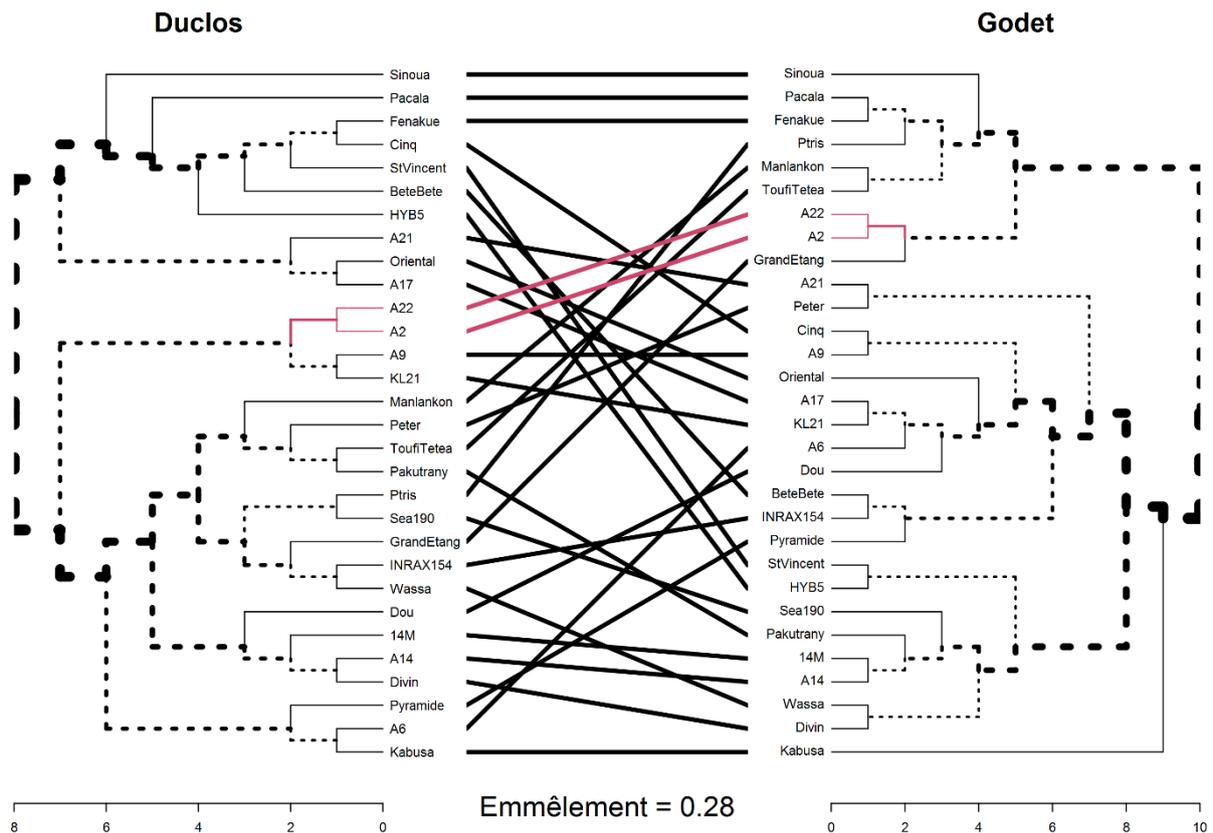


Figure 8 : Tanglegram des dendrogrammes des distances phénotypiques entre les variétés de Duclos (gauche) et de Godet (droite). Les méthodes de calculs de distance (euclidienne) et de clustering (average) sont les mêmes pour chacun des dendrogrammes. Les variétés sont présentes sur les deux sites et reliées par des lignes, rouges quand elles correspondent au même embranchement de chaque côté. On distingue en pointillé les nœuds uniques, dont les combinaisons de variétés sont différentes par rapport à l'autre dendrogramme. Les deux tanglegrammes ont un nombre de variétés différentes car certaines variétés ne sont pas présentes sur le dendrogramme génétique.

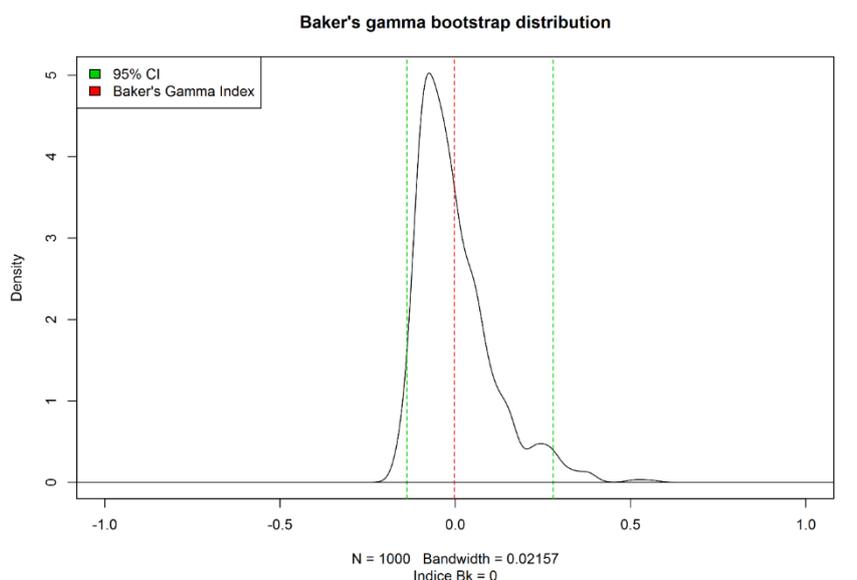


Figure 9 : Distribution des indices B_k sur la base de $N = 1000$ répétitions du test avec les dendrogrammes phénotypiques de Duclos et Godet. L'indice B_k (rouge) est situé à l'intérieur de l'intervalle de confiance à 95% (vert) de l'hypothèse nulle (non-similarité des dendrogrammes). L'hypothèse n'est pas rejetée. Source : A. Peter

3.4.3.2 Les Interactions génotype – phénotype

Les deux tanglegrammes (Fig. 8 et Fig. 10) ont un nombre de variétés différentes car certaines variétés ne sont pas présentes sur le dendrogramme génotypique (Fig. 10 à droite). Le tanglegramme qui oppose phénotype et génotype (Fig. 10) montre des éloignements de topologie moins importants. Cela est en partie dû au fait que moins de variétés sont représentées par à l'autre tanglegramme. Il y a un alignement entre génotype et phénotype pour la variété Pacala. Néanmoins un seul nœud comporte la même combinaison de variétés et ne correspond pas à celui repérer avec le tanglegramme phénotypique (Fig. 8), il s'agit de Dou et ToufiTetea. De plus l'indice Bk est de 0.4, on rejette l'hypothèse de non-similarité entre les deux arbres avec une précision de 95% (Fig. 11). Les deux arbres ont donc une topologie similaire.

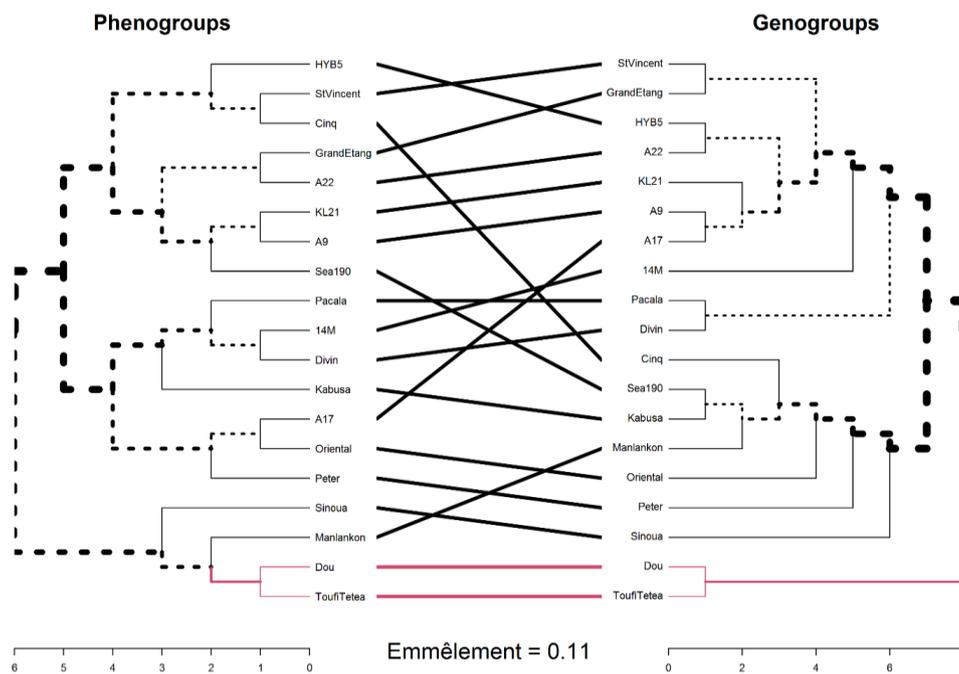


Figure 10 : Tanglegramme des dendrogrammes des distances phénotypiques (gauche) et génotypiques (droite). Les méthodes de calculs de distance (euclidienne) et de clustering (average) sont les mêmes pour chacun des dendrogrammes. Les variétés sont reliées par des lignes, rouges quand elles correspondent au même embranchement de chaque côté. On distingue en pointillé les nœuds uniques, dont les combinaisons de variétés sont différentes par rapport à l'autre dendrogramme. Source : A. Peter

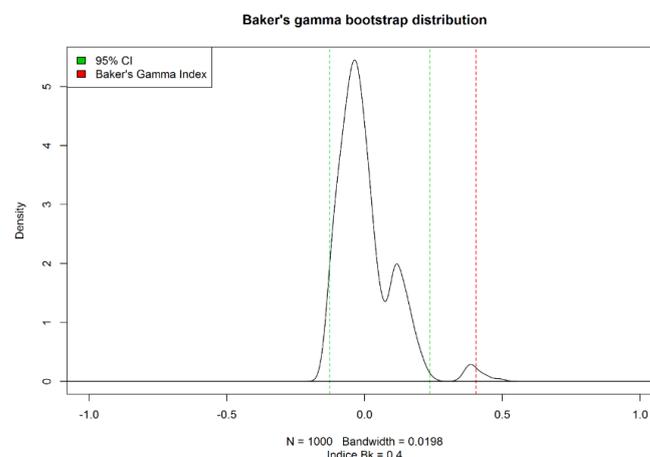


Figure 11 : Distribution des indices Bk sur la base de N = 1000 répétitions du test avec les dendrogrammes phénotypiques et génotypiques. L'indice de Bk (rouge) est situé en-dehors de l'intervalle de confiance à 95% (vert) de l'hypothèse nulle (non-similarité des dendrogrammes). L'hypothèse nulle est rejetée. Source : A. Peter

4 Discussion

4.1 L'étude des traits phénotypiques foliaires

4.1.1 La variabilité des valeurs des traits dans la collection d'ignames

On propose de comparer les valeurs trouvées dans la littérature pour les différents traits. Selon Berthaud *et al.* (1998), la photosynthèse nette de *D. alata* (A) est de $13.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ avec une lumière saturante, ce qui est effectivement le cas dans notre étude avec une moyenne de $12.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Tab. 1). De même, *gs* (conductance stomatique) a été trouvé à une valeur de $295.67 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ chez *D. alata*, nettement en-deçà des valeurs trouvées ($530.69 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en moyenne), et des lectures SPAD de 34.40 qui sont proches de nos valeurs (37.61 en moyenne) (Hgaza *et al.*, 2009). La valeur du LDMC (18% de la masse totale est sèche) est proche de celle obtenue par Ellong *et al.* (2015) pour *D. alata* (24-25%). Un dimensionnement des stomates a été fait par Abdulrahman *et al.* (2009) chez plusieurs espèces de *Dioscorea*. Ils ont trouvé pour *D. alata* un *Ls* de $0.74 \mu\text{m}$, un *DS* de $10.57 \text{ stomates} \cdot \text{mm}^{-2}$ et un *IS* de 28% (longueur des stomates, densité et indice stomatique resp.). On retrouve bien un *IS* proche (23% en moyenne) mais nos valeurs de *DS* et de *Ls* en sont éloignées ($171 \text{ stomates} \cdot \text{mm}^{-2}$ et $26 \mu\text{m}$ en moyenne resp.). En revanche elles correspondent aux valeurs trouvées par Ugborogho *et al.* (1993) avec un *DS* de $177 \text{ stomates} \cdot \text{mm}^{-2}$ et un *Ls* de $32 \mu\text{m}$. Il est intéressant de remarquer que pour l'ensemble des traits, l'étendue des valeurs est relativement importante et laisse voir la variabilité potentielle entre les variétés (Tab. 1).

4.1.2 Les variables explicatives du modèle mixte

Les Anovas issues des régressions linéaires ne montrent pas d'effet du site ou de l'âge phénologique, ce que l'on aurait pu penser (Fig. 2). Les variations observées entre les individus d'un site à l'autre (Fig. 5, 6, 7, et 10) ne sont pas explicables par l'effet site, d'autant plus qu'il a tout de même été fixé dans les modèles mixtes (Tab. 2 en Annexe). En revanche ce fait est contredit à plusieurs reprises dans les résultats. On retrouve des variétés groupées ensemble selon leur site sur les branches basses des dendrogrammes (Fig. 6) et l'indice *Bk* ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle de non-similitude entre les sites à 95% de confiance. Mais si on augmente le nombre de groupes de $k = 3$ à $k = 10$ (Fig. 6b) il n'y a plus de différences entre sites clair. Grouper les variétés depuis les branches terminales montre également une proximité pour une même variété sur les deux sites. On peut envisager que la méthode de classification des variétés doit être approfondie pour faire des groupes représentatifs et comparables avec les Anovas. D'un autre côté on peut envisager qu'il existe des variations à l'intérieur même du site, qui n'ont pas été prises en compte dans le modèle (e.g. pas de répétitions de blocs). Même en considérant la variance entre les sites, une variabilité environnementale locale peut expliquer pourquoi on observe des différences pour une même variété d'un site à l'autre. Par exemple il a été observé sur Duclos des phénomènes de rétention d'eau aux premiers et derniers rangs de la parcelle qui peuvent influencer positivement ou négativement la croissance de la plante. Pour appuyer cette hypothèse il faudrait réaliser d'autres Anovas en séparant les sites et calculer la part de variance expliquée par les facteurs billons et rang.

Il y a bien un effet de l'observateur sur les mesures des stomates, il s'agit en effet d'une mesure manuelle peu précise et dépendante de l'opérateur. Cet effet Observateur permet d'expliquer une grande part de la variabilité observée et le considérer comme un effet fixe permet d'améliorer la précision du calcul d'héritabilité. De la même manière, l'effet VPD (déficit de vapeur) est conséquent sur les traits de l'échange gazeux (Fig. 21 et 22) et permet

de corriger les valeurs obtenues. La modélisation mixte nous permet donc ici de réduire la variabilité des déterminants foliaires qui ne seraient pas d'origine génotypique.

4.1.3 L'héritabilité au sens large des déterminants

Les valeurs d'héritabilité au sens large reflètent la part de variance due à la génétique totale (Tab. 2). On a pu observer que la variété a un effet conséquent sur l'explication de la variance des traits. Il s'agit généralement du facteur dont l'effet est le plus important et c'est ce que l'on retrouve dans le calcul de l'héritabilité au sens large h^2 (Tab. 2). Les valeurs les plus basses sont liées à la surface, l'épaisseur et la masse foliaire (LDMC = 0.58, SLA = 0.65 et LT = 0.72). Ces valeurs corroborent avec d'autres valeurs trouvées chez la pomme de terre par Ozturk et Yildirim (2014), dont le h^2 de la largeur et la longueur de la feuille étaient de 0.69 et 0.71 respectivement. En revanche la surface LA1 est bien plus héritable (0.92), ce qui laisse penser que la surface de la feuille est un caractère hautement induit par le génome tandis que les caractères liés à la masse sèche sont plus variables. Le problème de la caractérisation du SLA est qu'il est très variable d'une répétition à l'autre et grandement influencé par l'épaisseur de la feuille. On recommande en général plutôt la mesure du LDMC, plus indépendante du LT (Wilson *et al.*, 1999). Le coefficient de variation (CV) du LDMC est en effet de 20% contre 24% pour le SLA (Tab. 1). Il aurait fallu suivre la valeur LT des feuilles mesurées pour le SLA et le LDMC afin de fixer son effet dans les modélisations et diminuer ainsi la variabilité des traits.

Certaines valeurs d'héritabilité sont supérieures à celles de la littérature pour d'autres espèces. L'héritabilité de SPAD et de LA1 (0.72 et 0.92 resp.) est supérieure à celle obtenue par Robinson *et al.* (2012) (0.41 et 0.25 resp.) chez des *Populus*. La mesure de NN (Nombre de Nœuds) est particulière et non représentée dans la bibliographie. Comme elle peut correspondre également à un nombre de feuille, on pourrait la comparer avec des mesures du nombre de feuilles total d'autres articles. L'héritabilité de ce trait est de 68.60 pour des *Coriandrum sativum* (Awas *et al.*, 2015), proche de celle trouvée pour NN (0.74).

Les traits liés aux stomates sont généralement bien conservés dans le génome selon Abdulrahaman *et al.* (2009) comme par exemple DS qui est un bon outil pour caractériser les espèces de *Dioscorea*. On retrouve ainsi une héritabilité de 0.87 pour DS et de 0.98 pour Ls et Lo, des valeurs supérieures à celles trouvées chez le blé (52 et 96 resp.) (Riaz et Chowdhry, 2003). L'héritabilité de IS est relativement élevée (0.77), il s'agit en effet d'un trait taxonomique fiable car il est indépendant des changements de taille des cellules épidermiques apportées par les facteurs environnementaux (Abdulrahaman *et al.*, 2009). La variance des déterminants des échanges gazeux est en grande partie d'origine génotypique ($h^2 > 0.75$). Cela signifie donc que la manière dont l'igname va photosynthétiser (A) et transpirer (E) dépend en grande partie de sa variété. Cela valide aussi l'explication de près de 60% de la variance totale de A par l'effet conjoint de la variété et du VPD (déficit de vapeur) dans l'Anova (Tab. 2).

Il est plus intéressant d'étudier des traits dont le h^2 est élevé lors des travaux de sélection. Si l'on souhaite réaliser des croisements entre des variétés, on aura variabilité phénotypique des hybrides moins importante comme une grande partie sera due au génotype. Ainsi des traits comme le SLA et le LDMC sont trop variables et doivent être écartés ou bien corrigés (LT) pour être exploitables en sélection. *A contrario*, Ls et Lo sont très conservés par le génotype et donc davantage utilisables.

4.1.4 Les corrélations entre les traits

La comparaison des traits deux à deux révèle des corrélations significatives entre les traits liés à la structure foliaire, entre ceux qui correspondent au dimensionnement stomatique, et entre ceux qui sont associés à l'activité photosynthétique.

4.1.4.1 Les structures foliaires (SLA, LDMC et LT)

Le long de l'axe Dim2 (Fig. 4a), les variables SLA (aire spécifique foliaire) et LDMC (part de masse sèche) sont anti-corrélées et les plus explicatives (33% chacun). Cette corrélation négative se retrouve dans la comparaison 2 à 2 (Fig. 3) avec un coefficient de -0.79 ($P < 0.001$) et a été retrouvée chez des centaines d'espèces (Wilson *et al.*, 1999 ; Evans, 1989). Sur les deux figures (Fig. 4a et b), il n'y a pas de corrélations significatives SLA-LT ou LDMC-LT. Le même résultat a été obtenu pour des herbacées par Garnier et Laurent (1994), mais Ishida *et al.* (2008) ont trouvé une corrélation négative significative SLA-LT chez des angiospermes de même que Wilson *et al.* (1994) chez l'eucalyptus. SLA et LDMC ne sont pas non plus corrélés significativement avec d'autres traits foliaires (Fig. 3 et 4). On voit que la dimension 2 caractérise la stratégie de la plante selon un compromis entre l'acquisition rapide ou bien la conservation des nutriments : la feuille peut s'étendre, ou bien au contraire stocker les ressources et limiter son expansion. Elle marque le contraste entre des grandes feuilles épaisses qui interceptent plus de lumière (SLA élevé) avec peu de matière sèche et peu denses (LDMC faible), et des feuilles qui stockent de la biomasse, plus denses (LDMC élevé) (Garnier et Laurent, 1997). Des résultats similaires ont été obtenus sur des angiospermes par Ishida *et al.* (2008).

Le SLA est le facteur le plus important qui explique les variations du taux de croissance relative (RGR) selon Poorter et Van der Werf (1998). Il est connu que les plantes avec un SLA faible ont besoin d'un investissement de carbone important pour la construction de leurs feuilles (Garnier et Laurent, 1994 ; Garnier *et al.*, 1997 ; Wilson *et al.*, 1999 ; Eamus *et al.*, 1998) et imposent une résistance à la diffusion de CO₂ dans la feuille importante (Vitousek *et al.*, 1990), ce qui diminue la capacité photosynthétique. Mais cela contribue au contraire à la résistance des feuilles (épaisseur LT élevée) (Ishida *et al.*, 2006). Les plantes qui ont poussé avec beaucoup de lumière accumulent plus de photoassimilats par unité de feuille, ce qui augmente la capacité photosynthétique mais qui en même temps diminue le SLA et augmente LT (Poorter et Van der Werf, 1998). Cette influence de l'environnement sur le SLA et le LDMC est visible à travers leur valeur d'héritabilité comme la variance résiduelle représente presque la moitié de la variance totale du trait (Tab. 1). Cependant nous avons affirmé auparavant l'absence d'effet site (cf Partie 4.1.2), cette variabilité est due au hasard ou bien imputable à des effets intra-site.

L'augmentation de la densité survient lorsque la proportion de tissus composés de cellules épaisses (sclérenchymes, tissus vasculaires, ...) est grande par rapport à la proportion de tissus dont les cellules sont plus fines (mésophylle, ...). Il s'agit donc aussi d'un compromis entre la productivité ou la persistance d'une plante, comme décrite par Reich (1992). En effet, un investissement dans les tissus d'assimilation (mésophylle) doit permettre une photosynthèse potentielle élevée. A l'inverse on aura une conservation plus importante des feuilles mais elles auront une photosynthèse potentielle inférieure (Reich, 1992). Typiquement, les plantes avec une SLA élevée reflètent un retour attendu sur les ressources capturées précédemment, les feuilles sont productives (Poorter & Van der Werf, 1998) mais ont aussi une longévité plus faible (Ishida *et al.*, 2008 ; Eamus *et al.*, 1998). Ainsi Ishida *et al.* (2008) ont montré une corrélation positive entre SLA et A (assimilation de CO₂) significative

($P < 0.001$). Ces plantes fonctionnent donc mieux dans des environnements riches en ressources. Au contraire les plantes avec une SLA faible fonctionnent mieux dans des environnements où la rétention des ressources capturées est la priorité (Wilson *et al.*, 1999). Leur potentiel hydrique foliaire est également plus élevé et peut être associé à une meilleure capacité pour décaler la déshydratation des tissus des feuilles larges (Pérez-Ramos *et al.*, 2013). Ces feuilles ont généralement des cellules petites et plus épaisses (Pérez-Ramos *et al.*, 2013 ; Garnier et Laurent, 1994), ce qui permet à la plante de réduire l'utilisation d'eau et éviter la perte de turgescence à des potentiels édaphiques inférieures. Par ailleurs, les travaux d'Eamus *et al.* (1998) posent le fait qu'il y a un investissement d'azote plus important dans les plantes à courtes durée de vie (SLA élevé) pour pouvoir supporter un taux de photosynthèse maximal plus important sur un pas de temps plus faible, ce qui a été observé par Ishida *et al.* (2008) et Garnier et Laurent (1994). Garnier et Laurent (1994) ont notamment observé une corrélation positive entre la concentration en azote et le SLA. Il existe cependant une corrélation négative significative (-0.26 , $P < 0.05$) (Fig. 3) SLA-SPAD dans notre étude. Or le SPAD est un indice de la concentration en chlorophylle positivement et linéairement corrélé à la concentration azotée foliaire. Cela va à l'encontre des autres articles, on peut supposer qu'une feuille avec une très grande surface n'arrive pas à garder une concentration aussi élevée qu'une petite feuille. Une densité stomatique élevée (DS) est aussi corrélée avec le SLA (0.24 , $P < 0.1$) (Fig. 3), un nombre élevé de stomates par unité de surface pourrait donc contribuer à la stratégie de production des variétés avec un SLA élevé. Au contraire, Xu et Zhou (2008) ont trouvé une corrélation négative significative SLA-DS et ont suggéré l'existence d'un équilibre entre la surface foliaire et les stomates en lien avec le nombre de cellules de garde. On remarque aussi une corrélation LA1-LT (Fig. 4a), retrouvée dans la comparaison deux à deux (0.28 , $P < 0.05$) (Fig. 3).

4.1.4.2 Les stomates

La comparaison deux à deux des traits stomatiques (Fig. 3) montre une corrélation significative élevée entre L_s et L_o (longueur des stomates et ostioles) (0.92 , $P < 0.001$), ces deux traits sont en effet étroitement liés et peu différenciés l'un par rapport à l'autre (Fig. 4a). L_s est moins variable que L_o (Tab. 1) car la mesure des stomates se fait sur des longueurs plus grandes que celles des ostioles. Donc se contenter de mesurer L_s suffit, d'autant plus que L_o est moins fiable car il dépend directement du degré d'ouverture du stomate et de l'appréciation de l'observateur (Fig. 2). La dimension 1 de l'ACP traduit davantage le dimensionnement du réseau stomatique en lien avec la transpiration foliaire, avec en valeurs positives E , g_s , L_s et L_o , LT , $LA1$, et NN , et en négatives DS et TUE (Fig. 4a). On distingue deux types de feuilles aux stratégies différentes : la multiplication des échanges gazeux par de nombreux stomates (DS) avec une grande transpiration (E) et un épaissement foliaire (LT), et une autre plante qui optimise sa transpiration (E) par un réseau de grands stomates (L_s et L_o) peu nombreux. Yoshida *et al.* (1976) expliquent que la résistance stomatique (r_s , inverse de la conductance stomatique g_s) est contrôlée par le degré d'ouverture des stomates chez l'orge mais aussi par DS : si DS augmente, r_s diminue (g_s augmente), E et A augmentent. De même, d'après la formule de r_s (Renner, 1910), r_s diminue (g_s augmente) lorsque DS et le rayon ($\approx L_s$) augmentent. On observe le même phénomène dans notre étude avec une corrélation DS - g_s négative (Fig. 4a), DS - E négative (-0.24 , $P < 0.1$), g_s - E positive (0.48 , $P < 0.001$), et E - A positive (0.45 , $P < 0.001$) (Fig. 3 et 4a et 4b). g_s est positivement corrélée au L_s (0.31 , $P < 0.05$) dans notre étude mais il n'y a pas de corrélations significatives DS - g_s (Fig. 3) qui sont tantôt corrélés positivement (Fig. 4a), tantôt négativement selon les dimensions de

l'ACP (Fig. 4b). Cette absence de relation a aussi été relevé par Nagarajah (1975) chez le coton. La corrélation positive g_s -E vient du fait que lorsque les stomates sont ouverts, il y a des échanges gazeux et notamment de la vapeur d'eau perdue par la feuille, il s'agit de la transpiration E.

DS est significativement anti-corrélée avec L_s et L_o (-0.54 et -0.51 resp., $P < 0.001$), comme observé par Zhang *et al.* (2004) chez le *Platanus acerifolia*. Cela peut s'expliquer simplement comme un compromis entre avoir de nombreux petits stomates ou bien quelques grands stomates pour une même surface (Xu et Zhou, 2008 ; Ceulemans *et al.*, 1995 ; Lecoecur *et al.*, 1995). Selon Yoshida *et al.* (1976), si l'on met de côté la structure du mésophylle, l'activité chlorophyllienne et le système de transport, DS est l'un des traits les plus importants pour améliorer l'assimilation de CO_2 (A). DS peut être utilisé pour sélectionner des plantes à haute capacité photosynthétique, comme A peut être contrôlé à travers les changements de DS ou de g_s si le stomate est largement ouvert. Zhao *et al.* (2015) ont montré également chez le maïs que DS est négativement et significativement corrélé à A et E, alors qu'il est positivement corrélé à A et g_s selon Xu et Zhou (2008) chez des herbacées. De fait, la flexibilité de DS peut être associée à A et au WUE (Water Use Efficiency), DS et IS peuvent être affectés par l'extension des cellules, qui dépendent du développement de la feuille, de son âge et sa position (Xu et Zhou, 2008). Xu et Zhou (2008) ont trouvé une corrélation de DS avec le potentiel hydrique qui se rapprochait d'une courbe en cloche, contrairement à IS (relation linéaire), ce qui met en évidence un compromis. Il doit exister une valeur de potentiel hydrique pour laquelle DS est maximale, au-dessus, la plante a un état hydrique satisfaisant et a peut-être besoin d'une quantité moins importante de stomates, en-dessous la plante est en stress hydrique et limiterait les pertes hydriques avec un nombre important de stomates.

On remarque également une corrélation positive TUE-DS (0.33, $P < 0.01$) et négative L_s (et L_o)-TUE (-0.26, $P < 0.05$) (Fig. 3 et 4a). Cela se justifie par le fait que TUE est le rapport entre A et E et que DS est anti-corrélé à E (Fig. 4a), donc positivement à TUE. D'une autre manière, Plus il y a de stomates par unité de surface, plus il y a de points d'échanges gazeux disponibles, de transpiration sans qu'il y ait pour autant plus de photosynthèse et donc le TUE est plus bas. On peut interpréter de la même manière la corrélation positive TUE-A (0.26, $P < 0.05$) (Fig. 4b). L'anti-corrélation pour TUE- g_s (-0.41, $P < 0.01$) et TUE-E (-0.69, $P < 0.001$) (Fig. 3 et 4a) s'explique de la même manière avec le rapport A/E. Il n'y a pas de corrélations significatives pour L_s -A ou L_s -E (Fig. 3) et les deux relations semblent anti-corrélées sur l'axe 3 (Fig. 4b), on peut supposer néanmoins que de grands stomates sont moins réactifs par rapport au pertes de vapeur d'eau (VPD) que de petits stomates, d'où l'anti-corrélation (peu significative) constatée. L_s (et L_o) est positivement corrélé LA1 (0.29, $P < 0.05$), ce qui s'explique par le fait que LA1 est une variable qui dépend de l'extension des cellules dont les cellules de garde du stomate. Des stomates plus grands peuvent donc impliquer une surface foliaire plus grande. L_s (et L_o) est corrélé aussi à LT (0.44, $P < 0.001$), des grands stomates impliquent des chambres sous-stomatiques plus importantes, tant en largeur qu'en hauteur et donc une épaisseur de la feuille plus importante. L'autre interprétation serait que des stomates plus grands, et donc moins nombreux (compromis) provoquent un épaissement foliaire qui s'ajuste à des capacités photosynthétiques potentiellement restreintes par cette conformation.

4.1.4.3 L'activité photosynthétique

Les dimensions 3 et 4 comportent davantage d'informations sur les activités photosynthétiques de la feuille, notamment A qui explique l'essentiel de Dim 4 (38%). Sur Dim3 sont opposées les feuilles, grandes (LA1) avec de grands stomates (Ls), une utilisation de la transpiration efficace (TUE) et une concentration élevée en chlorophylle (SPAD) ; et de l'autre côté les feuilles qui concentrent plus de stomates par unité de surface (DS) et par cellules (IS), transpirent plus (E) mais ont une activité photosynthétique plus élevée (A) (Fig. 4b). Ici on peut envisager que la dimension 4 est caractérisée par la capacité de la plante à photosynthétiser et à s'étendre.

Dim3 et Dim4 ne représentent que 23% de la variance totale et au vu du poids des traits dans l'ACP (cos², Fig. 4) on se limite à traiter A, TUE, NN, E, LA1 et SPAD. Il y a ainsi une corrélation positive pour A-E (0.45, $P < 0.001$), la photosynthèse nécessite d'assimiler du CO₂ extérieur et de libérer l'O₂ produit à travers les stomates. Ceux-ci doivent donc rester ouverts pour que l'échange se réalise, ce qui provoque dans le même temps une libération de vapeur d'eau, la transpiration foliaire. On observe sur l'ACP (Fig. 4b) des corrélations positives entre LA1, SPAD, et TUE. Il existe en effet des corrélations négatives entre l'azote (corrélé au SPAD) et le volume de tissus sclérenchyme – tissus vasculaires par unité de surface. Une concentration importante d'azote peut être liée à une surface élevée lorsque la stratégie de la plante est de construire des feuilles rapidement, avec un taux photosynthétique élevé au cours de leur longévité courte. Ces trois traits semblent anti-corrélés à IS. Cependant IS ne montre que peu de corrélations significatives lors de la comparaison deux à deux avec les autres traits (Fig. 3). Cela est surprenant comme on pourrait s'attendre à une corrélation positive forte entre IS et DS (d'autant plus que la surface observée est restée constante), ce qui avait bien été observé par Shahinnia *et al.* (2016) chez le blé. Bien que les équipes d'Ishida *et al.* (2008) et d'Eamus *et al.* (1998) aient trouvé une corrélation positive SPAD-A, ce n'est pas le cas dans cette expérience, comme il n'y a pas non plus de corrélation positive entre SPAD-gs (contrairement à Ishida *et al.*, 2008).

4.2 Le phénotypage de la collection d'ignames

4.2.1 La dispersion des individus

La carte des facteurs pour les variétés (Fig. 5a et b) montre que les variétés des deux sites sont à peine distinctes sur les quatre premières dimensions avec un intervalle de confiance à 95% (ellipses séparées). De plus, l'hypothèse de l'effet site a déjà été infirmée précédemment par les modèles mixtes (Fig. 2). Les écarts visibles entre sites pour une même variété correspondent au hasard ou bien à des effets intra-sites comme énoncé précédemment (cf Partie 4.1.2). Sur l'axe 2, on voit que la variété Sinoua a une SLA nettement supérieure aux autres (Fig 3a et 4a). Elle a donc une stratégie d'extension et d'acquisition des ressources comme vu précédemment. De même, de nombreuses variétés (de Godet) se situent dans les négatives sur l'axe 1 (A21, Pacala, ...) et sont donc caractérisées par un réseau stomatique dense. La variété Toufi Tetea se situe à l'autre extrême, ce qui trahit chez elle une épaisseur foliaire importante et un réseau stomatique moins dense composé de stomates de grande taille qui assurent une bonne conductance stomatique. Sur les dimensions 3 et 4, la répartition change et d'autres variétés se différencient de la majorité. Ainsi les variétés A9 et A2 (de Duclos du moins) sont fortement corrélées au taux de photosynthèse (Fig 3b et 4b). Cependant on ne remarque pas un SLA inférieur pour les variétés avec un A élevé (Fig 5a et 5b), bien qu'il existe des stratégies SLA bas-A élevé, plus performants que des SLA haut-A élevé (Poorter et Van der Werf, 1998 ; Sims et Percy, 1994). Kabusa a une faible valeur sur Dim3 et sur Dim2, elle limite sa transpiration et augmente sa LDMC, potentiellement face à des contraintes hydriques.

Certaines variétés sont dans les valeurs positives sur Dim 3 comme HYB5 et Fenakue. Elles sont caractérisées par une transpiration plus élevée (E), sans qu'il y ait pour autant une activité photosynthétique plus élevée (A). On peut supposer que ces variétés-là sont encore moins performantes en conditions de stress hydrique (ce qui reste à confirmer). Au contraire des variétés comme Peter ou Pacala sont anti-corrélées à A et ont donc une activité photosynthétique moins élevée. Bien que DS et A soient corrélés positivement (Fig. 4b), la variété Pacala a un DS élevé mais un A très faible. Cela montre que DS n'est pas un indice fiable pour expliquer les différences inter-variétales. Un groupement de variétés (A2, A6, Toufi Tetea, ...), est corrélé aux SPAD, LA1 et TUE. Ces variétés ont donc des plus grandes surfaces dont les feuilles sont riches en chlorophylle avec une bonne utilisation de la transpiration pour assimiler le CO₂.

4.2.2 Les distances phénotypiques et génotypiques variétales

4.2.2.1 La hiérarchisation des variétés selon leurs distances phénotypiques

Des dendrogrammes ont déjà été réalisés chez l'igname par Ugborogho *et al.* (1993) en se basant sur Ls, la largeur des stomates et DS. Ils sont arrivés à la séparation en deux groupes de *D. alata*, trois pour *D. cayenensis* et quatre pour *D. rotundata*. La séparation de groupes des *D. alata* était sur un nombre d'individus nettement restreint (6) par rapport à la nôtre qui repose principalement sur cette espèce.

La hiérarchisation des variétés est contrastée et de nombreuses variétés isolées sont situées à une distance phénotypique grande par rapport au reste des variétés qui forment un large groupe de variétés beaucoup plus proches (Fig. 6 et 7). Ainsi les variétés Sinoua et Pacala de Godet forment des groupes isolés (Fig. 6) et on observe qu'elles sont très éloignées des autres sur les ACP (Fig. 4a et b). Sinoua est une variété avec un SLA élevé par rapport aux autres (à Duclos comme Godet) et Pacala se distingue par une activité photosynthétique

réduite et un réseau stomatique dense pour la variété présente sur Godet, tandis que la variété de Duclos est clairement à l'opposée. En effet, des effets site se dégagent sur les dendrogrammes et sont visibles au moyen du tanglegramme (Fig. 8). Même si les variétés de Sinoua et de Pacala sont alignées entre Duclos et Godet, la topologie du dendrogramme diffère tout de même d'un site à l'autre. Les topologies des deux arbres (Fig. 8) sont d'ailleurs presque totalement différentes (combinaison unique représentée en pointillé sur la figure) et va dans le sens de l'indice Bk (Fig. 9), excepté pour la combinaison A22 – A2. En effet, ces deux variétés sont proches entre elles d'un site à l'autre (Fig. 6), ce qui est observable sur l'ACP (Fig. 3a et b) (sauf sur Duclos sur Dim3 et 4). Des correspondances entre les dendrogrammes et les ACP ne sont pas forcément évidentes comme par exemple avec la variété Peter dont les points sont presque situés au même endroit sur l'ACP (Fig. 4a) tandis que, selon le site, la variété appartient à des groupes différents et distants (Fig. 6 et 8). Encore une fois cette différence ne s'explique pas du point de vue du modèle mixte et met en jeu d'autres sources de variabilités (cf Partie 3.2.5) discutés en Partie 4.1.2.

En isolant les groupes non pas par leurs différences, mais par leurs ressemblances, on peut aussi définir des groupes qui seront proches phénotypiquement, et potentiellement génotypiquement (Fig. 7). Donc il ne serait pas nécessaire de concentrer les efforts de recherche sur l'ensemble des variétés au sein d'un de ces groupes. On a par exemple un groupe composé à nouveau de A2 et A22 mais aussi de A6 et de Kabusa, toutes de Godet. Employer une seule des quatre variétés suffirait à représenter l'ensemble du groupe. On a aussi deux groupes composés d'une seule variété sur les deux sites : Pyramide et INRAX154. Ces deux variétés ont une variabilité faible par rapport aux autres. Ce sont donc des variétés qu'on peut utiliser lors de la sélection pour avoir des mesures plus homogènes. Dans le cas où des effets intra-sites se confirment et qu'il existe un effet important de l'environnement sur les mesures, cette variété peut aussi servir d'espèce contrôle car elle serait indépendante des conditions environnementales. Il faudrait cependant refaire des expérimentations avec des blocs dans le site pour vérifier la faible variabilité de la variété.

4.2.2.2 Du phénotype au génotype

Du point de vue de la sélection, il est intéressant que la collection d'igname comporte des individus aux phénotypes contrastés, car cela peut être dû à des variations du génome (Fig. 2). Avec plus de travaux de « hierarchical clustering », il serait éventuellement possible d'obtenir davantage de groupes avec des distances significatives les uns par rapport aux autres. Bien que l'indice Bk indique des similitudes entre les deux dendrogrammes (Fig. 11), il faut tenir compte du calcul qui s'est basé sur un nombre réduit de variétés. En outre, plus les dendrogrammes sont simples (peu d'individus), plus il y a de ressemblances généralement. Finalement, il n'y a pas de grosses correspondances entre les distances phénotypiques et génotypiques. Cela est intéressant d'un point de vue de la sélection. En effet, si des variétés sont peu alignées entre leur phénotype et leur génotype, cela signifie que le phénotype peut varier de manière importante car il dépend de l'expression de quelques gènes seulement. Les variétés qui ont peu de différences ou qui sont alignées dépendent d'un ensemble de gènes répartis en des endroits différents du génome, ce qui complique les travaux de sélection. Par exemple pour le stress hydrique, il a été possible par Saad *et al.* (2014) de regrouper sept espèces d'orge en quatre groupes. Ils ont mesuré des indices liés au stress hydrique dans différentes conditions avec des niveaux de stress hydrique différents. Ils ont ainsi pu définir des variétés qui ont un rendement élevé sans stress hydrique ou bien avec, celles qui ont un rendement élevé dans toutes les conditions et celles où le rendement est toujours faible.

5 Conclusion & Perspectives

5.1 Conclusion

L'étude de l'héritabilité et de la variabilité des traits foliaires au sein de la collection d'ignames utilisée nous permet d'arriver à différentes conclusions. Les modèles mixtes montrent qu'il n'y a pas (ou peu) d'effet site ou d'âge phénologique sur l'ensemble des traits étudiés, contrairement à ce qu'on pourrait penser. SLA, LDMC et LT sont les moins héritables de l'étude ($h^2 \leq 75\%$) alors que d'autres traits comme la longueur des stomates est hautement héréditaire ($h^2 = 98\%$). Il existe des corrélations fortes entre la capacité photosynthétique de la feuille, la conductance stomatique et la transpiration. Il existe une opposition marquée entre les traits SLA et LDMC, révélant deux stratégies foliaires très différentes. Avec une SLA élevée la feuille favorise son expansion et l'interception de la lumière pour avoir une activité photosynthétique élevée. Si SLA est faible, la feuille favorise l'accumulation de biomasse et la limitation de sa transpiration en limitant la conductance stomatique. Les traits utilisés permettent de calculer des distances phénotypiques entre les variétés. Peu de groupes ont pu être identifiés soit parce que les distances phénotypiques n'étaient pas assez grandes et/ou parce que la méthode de clustering doit être affinée.

Le phénotypage de la population d'ignames, nous permet de développer différents points. Il existe une variabilité phénotypique au sein de la collection d'ignames, alors que certaines variétés se distinguent nettement des autres, un grand ensemble de variété semble proche phénotypiquement. La question reste ouverte pour savoir ces distances sont suffisamment grandes pour servir de base à des processus de sélection et de croisement génétiques. Cette base d'hierarchisation des variétés apporte cependant une indication aux chercheurs sur le comportement des différents génotypes. Les variétés n'ont pas de traits qui réagissent différemment selon les conditions environnementales d'après les modèles mixtes. Cette affirmation pose problème si l'on veut examiner par exemple la réponse de l'igname face à un stress hydrique à partir de ces mêmes traits. Il se peut que les conditions environnementales soient encore trop proches, malgré les différences pédoclimatiques entre les sites ou bien que le dispositif utilisé ne permette pas d'avoir plus de précision sur les effets intervenant à l'intérieur d'un même site. Ainsi certaines variétés conservent les mêmes valeurs pour les traits alors qu'elles sont différentes d'autres. La classification des variétés de *D. alata* affiche une hiérarchisation différente selon que l'on se base sur les distances phénotypiques ou génotypiques. Des variétés proches génotypiquement peuvent donc être très éloignées phénotypiquement, ce qui montre que quelques variations dans le génome peuvent être à l'origine d'une grande part de la variabilité phénotypique.

5.2 Perspectives

Différentes mesures sont envisageables pour poursuivre cette étude, notamment pour améliorer la compréhension des mécanismes de tolérance au stress hydrique des différentes variétés d'igname.

5.2.1 Les améliorations du dispositif

Il serait intéressant de prendre en compte d'autres sources de variabilité. En effet, le taux photosynthétique de la canopée de toute la culture dépend de la photosynthèse des feuilles individuelles (Padhan *et al.*, 2018), ce qui explique notre démarche de mesurer de feuilles individuelles, mais d'autres facteurs de la plante entrent aussi en jeu comme la position et l'âge de la feuille, les phénomènes de puits, d'ombrage mutuel, et des facteurs environnementaux comme la lumière, la température, la nutrition et la disponibilité en eau (Srivastava *et al.*, 2012b ; Placide *et al.*, 2013 ; Padhan *et al.*, 2018). Un suivi par exemple des stocks d'eau dans les sols avec des sondes Theresa et TDR aurait permis d'avoir plus de précisions sur le statut hydrique des parcelles. Lier LT aux mesures de SLA et de LDMC serait utile pour corriger les valeurs en fixant l'épaisseur de la feuille. On peut aussi étudier l'effet de la ploïdisation sur l'héritabilité des traits. Il faut cependant rester prudent dans cette approche, comme la ploïdisation fait partie de la variance génotypique la valeur de l'héritabilité va diminuer lors de la fixation de ce facteur dans le modèle mixte. Le dispositif gagnerait à inclure des effets blocs à l'intérieur du site. Cela était réalisé les années précédentes lorsque la collection d'ignames était plus petite. Avec la collection d'ignames actuelle, les moyens à mettre en place doivent être plus importants tant d'un point de vue matériel, logistique, que de main-d'œuvre.

5.2.2 Lier les déterminants foliaires à d'autres caractéristiques phénotypiques

5.2.2.1 Les solutés

Au cours du stress hydrique, l'ajustement osmotique et l'accumulation de solutés compatibles cellulaires sont connus pour avoir un rôle dans l'adaptation de la plante à la déshydratation, surtout grâce au maintien de la turgescence (avec l'extensibilité de la membrane cellulaire) de la protection de fonctions cellulaires spécifiques par des solutés définis. L'accumulation de solutés est proportionnelle au taux de réduction du statut hydrique de la plante, selon le génotype. Il est souvent lié au rendement des cultures soumises à un stress hydrique. L'ajustement osmotique permet une perte supplémentaire de potentiel hydrique sans qu'il y ait une perte de turgescence. Cet ajustement osmotique permet de maintenir le volume des chloroplastes et éviter l'inhibition de la photosynthèse (Smirnov *et al.*, 1993).

5.2.2.2 Les traits architecturaux

L'architecture (nombre de racines primaires, l'angle foliaire, ...) permet de rendre compte de l'impact du stress hydrique sur la santé de la plante, le maintien de ses structures et de sa croissance. Un génotype sensible au stress hydrique subira des dégradations de son état physiologique plus rapidement et de manière plus intense. Même avant d'atteindre ce stade, sa manière de répondre face à la contrainte sera différente d'une variété à l'autre et pourra être caractéristique d'une certaine stratégie et/ou de caractéristiques endogènes favorisant la résistance au stress hydrique ou non.

5.2.2.3 Le rendement

Dans la plupart des études sur l'igname, le principal facteur étudié est le rendement du tubercule, il serait intéressant de pouvoir étudier également les tubercules par rapport au stress hydrique, comme il a été fait pour *D. alata* et *D. rotundata* Poir. (Diby *et al.*, 2009). En effet, la rétention d'eau induite par la feuille est corrélée avec la production foliaire, le rendement de matière sèche racinaire, la production de racine fraîche, et le pourcentage de matière sèche racinaire (Lenis *et al.*, 2006). De plus, Placide *et al.* (2013) avancent que la diminution de la croissance des tubercules en conditions de stress hydrique peut être attribué aux effets directs sur la croissance des tubercules et la photosynthèse. Il a été montré depuis longtemps que les ignames sont des plantes exigeantes en eau et que les rendements obtenus pour une même variété en différents lieux sont corrélés positivement à la pluviométrie du lieu de rendement (INRA Antilles-Guyane), et influencés par les dates de plantation et du climat (Cornet *et al.*, 2014). Le stress subi inhibe fortement la croissance des feuilles et la tige des plantes, ce qui a des effets négatifs sur le rendement potentiel de la culture. Mais cela dépend de la durée, de l'intensité du stress hydrique et du génotype considéré (Placide *et al.*, 2013).

5.2.3 La sélection génétique

Certains traits sont reconnus par Sreeman *et al.* (2018) pour être introgressés dans les plantes cultivées pour l'adaptation au stress hydrique : une meilleure architecture des racines pour l'assimilation de l'eau, sa conservation en évitant la transpiration, améliorer l'assimilation de carbone associée avec la capacité de carboxylation et la conductance du mésophylle (Sreeman *et al.*, 2018). La stratégie de sélection des cultivars ici (breeding) doit tenir compte à la fois de l'économie d'eau à réaliser par l'igname mais aussi de sa croissance qui est freinée par des consommations d'eau inférieures. C'est pourquoi, comme il est observé pour la pomme de terre (Spitters *et al.*, 1990), il faut s'attendre à ce que les cultivars sélectionnés en conditions de stress hydrique (car ils optimisaient l'utilisation des ressources) soient moins performants en conditions optimales que d'autres cultivars qui auront un rendement supérieur.

5.2.4 Les prémices du phénotypage haut débit

Beaucoup de mesures physiologiques différentes sont possibles d'où la nécessité de développer le phénotypage haut débit afin de limiter le temps de travail des techniciens sur chaque activité, automatiser les mesures par une meilleure compréhension de la biologie de la plante et pour accentuer les efforts sur les traits les plus intéressants au regard de cette étude. Cela permettra de limiter le phénotypage manuel tout en accumulant un grand nombre de mesures et entrer dans un système de « Big Data ». Les microphotographies des stomates pourront servir de jeu de données pour traiter les images automatiquement par *machine learning* et ainsi à gagner du temps sur le phénotypage des variétés. Ainsi le stage s'inscrit en parallèle d'autres travaux qui vont dans le même sens, comme par exemple le recueil d'images multispectrales pour caractériser l'état de la culture par photographie.

Ce mémoire et le travail qui a été effectué par le stagiaire n'est qu'un ébauche et une préparation au phénotypage haut débit futur de l'igname. Si les prévisions établies sur cette culture se confirment, il est plus que jamais important de concentrer les efforts sur ce tubercule et de mettre les moyens en œuvre, tant à l'échelle du champ, qu'en amont, dans la stratégie de sélection des variétés, pour adapter l'igname au climat potentiellement plus sec et des périodes de sécheresse plus intenses et plus fréquentes tout en maintenant son rendement (Srivastava *et al.*, 2012). Une meilleure compréhension de la plante, de son cycle et de ses particularités physiologiques est donc essentielle pour mettre en marche cette transition, et ce, à l'échelle globale qui dépasse les enjeux Guadeloupéens. En effet, bien que les efforts de recherches et les sites d'expérimentation se situent dans les Caraïbes en Guadeloupe, le climat local est plutôt favorable à la culture d'igname et les sécheresses sont moins vigoureuses que sur d'autres territoires. La mission de Cavalbio est donc non seulement de pouvoir proposer aux agriculteurs locaux des solutions variétales innovantes, mais aussi et surtout de pouvoir propager ces informations à travers le monde et notamment aux populations d'Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire, ...) qui en sont les principaux producteurs et consommateurs du globe (FAOSTAT).

La fluorescence, une mesure de la tolérance au stress hydrique

Pour relier ces traits au stress hydrique, un autre protocole a été envisagé. Il s'agit du relevé de la fluorescence foliaire et la mesure de paramètres liés au photosystème II (Tab. 4 en Annexe). Ils permettent de déterminer l'indice photosynthétique (PI), au travers d'un protocole détaillé (Tab. 5 en Annexe) et une indication sur la vitalité sur la plante. Il est notamment connu pour varier selon l'intensité du stress hydrique. Des premiers résultats sont disponibles (Fig. 12 et 13) et donneront suite à d'autres expérimentations afin de calculer l'indice du facteur stress hydrique DFI (Drought Factor Index) (Synthèse en annexe).

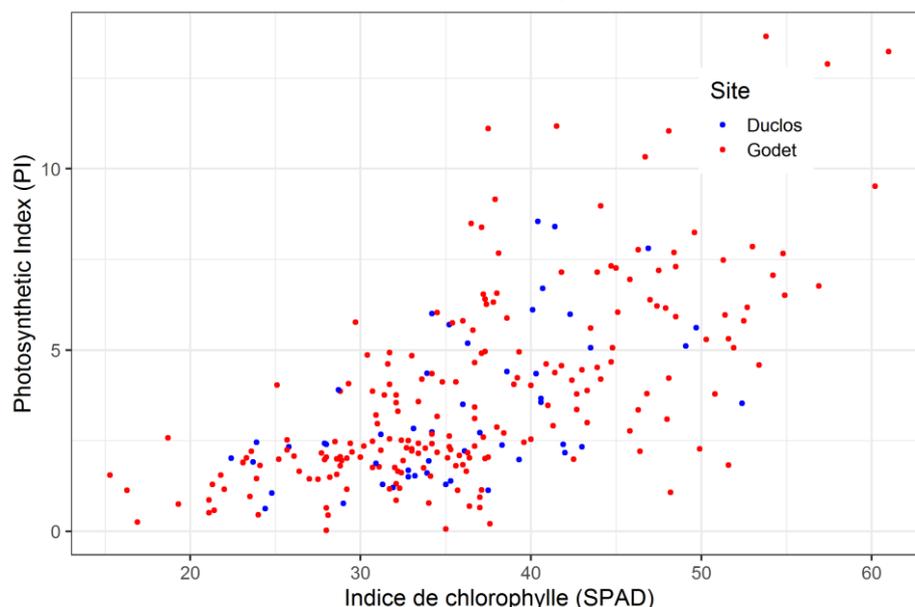


Figure 12 : Relation entre les valeurs SPAD et le PI. Les valeurs sont colorées selon leur appartenance à Duclos (bleu) ou à Godet (rouge). Source : A. Peter

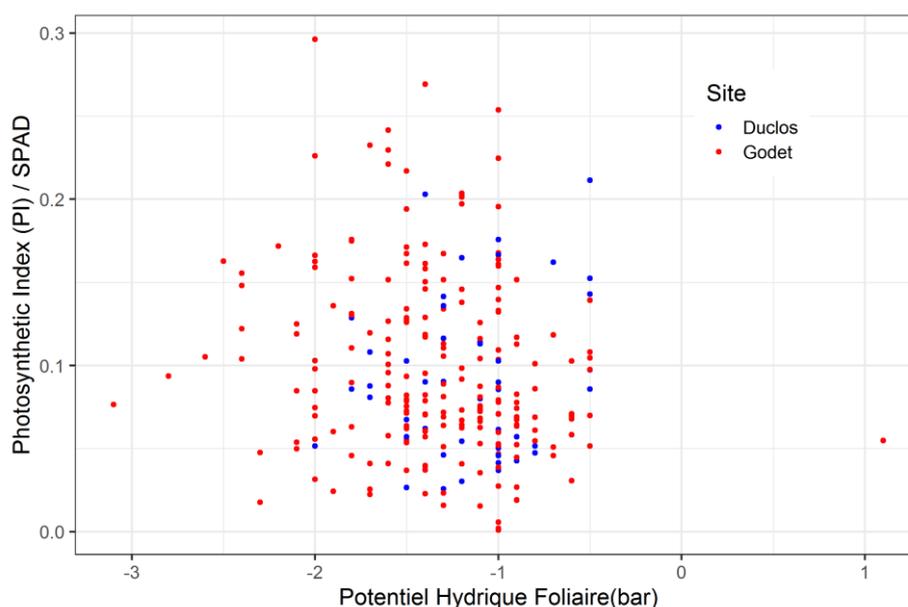


Figure 13 : Relation entre le potentiel hydrique et le PI corrigé par les valeurs SPAD. Les valeurs sont colorées selon leur appartenance à Duclos (bleu) ou à Godet (rouge). La valeur de la corrélation de Pearson est significative et de -0.161 ($P < 0.01$). Source : A. Peter

6 Bibliographie

ABDULRAHAMAN, A.A., EGBEDO, F.O. et OLADELE, F.A., 2009. Stomatal complex types, stomatal density, and the stomatal index in some species of dioscorea. *Archives of Biological Sciences*. 2009. Vol. 61, n° 4, pp. 847-851. DOI 10.2298/ABS0904847A.

ARUNYANARK, A., JOGLOY, S., AKKASAENG, C., VORASOOT, N., KESMALA, T., NAGESWARA RAO, R. C., WRIGHT, G. C. et PATANOTHAI, A., 2008. Chlorophyll Stability is an Indicator of Drought Tolerance in Peanut. *Journal of Agronomy and Crop Science*. avril 2008. Vol. 194, n° 2, pp. 113-125. DOI 10.1111/j.1439-037X.2008.00299.x.

ASHRAF, Muhammad, 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. janvier 2004. Vol. 199, n° 5, pp. 361-376. DOI 10.1078/0367-2530-00165.

ASIEDU, Robert et SARTIE, Alieu, 2010. Crops that feed the World 1. Yams: Yams for income and food security. *Food Security*. décembre 2010. Vol. 2, n° 4, pp. 305-315. DOI 10.1007/s12571-010-0085-0.

AWAS, Geremew, MEKBIB, Firew et AYANA, Amsalu, 2015. Variability, Heritability and Genetic Advance for Some Yield and Yield Related Traits and Oil Content in Ethiopian Coriander (*Coriandrum sativum* L.) Genotypes. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*. 1 mars 2015. Vol. 9, n° 3, pp. 116-125. DOI 10.3923/ijpb.2015.116.125.

AYENSU, E.S., 1972. Discorales. Part VI of Anatomy of the Monocotyledons. C.R. Meltcafe (edit.). *Clarendon Press*. Oxford, 1972.

BAKER, Frank B., 1974. Stability of Two Hierarchical Grouping Techniques Case 1: Sensitivity to Data Errors. *Journal of the American Statistical Association*. juin 1974. Vol. 69, n° 346, pp. 440. DOI 10.2307/2285675.

BAKER, Neil R. (éd.), 1994. *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. Oxford : Bios Scientific Publ. Environmental plant biology series. ISBN 978-1-872748-03-0.

BALESTRINI, R., CHITARRA, W., ANTONIOU, C., RUOCCO, M. et FOTOPOULOS, V., 2018. Improvement of plant performance under water deficit with the employment of biological and chemical priming agents. *The Journal of Agricultural Science*. juillet 2018. Vol. 156, n° 5, pp. 680-688. DOI 10.1017/S0021859618000126.

BARLAGNE, C. et BLAZY, JM., 2011. Caractérisation des systèmes de production d'igname en Guadeloupe et étude des déterminants des choix variétaux des agriculteurs. In : *CIRAD*. Schoelcher, France. 8 juillet 2011. pp. 14

BERRY, J. A. et DOWNTON, W. J. S., 1982. Environmental regulation of photosynthesis. 1982.

BERTHAUD, Julien, BRICAS, N. et MARCHAND, J.L. (éd.), 1998. *L'igname, plante séculaire et culture d'avenir : actes du séminaire international*. Paris : CIRAD. ISBN 978-2-87614-313-5. Centre IRD de Bondy

BLUM, Abraham, 2017. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production: Osmotic adjustment and plant production. *Plant, Cell & Environment*. janvier 2017. Vol. 40, n° 1, pp. 4-10. DOI 10.1111/pce.12800.

BRESSAN, Eduardo de Andrade, BRINER NETO, Thiago, ZUCCHI, Maria Imaculada, RABELLO, Ronaldo

- José et VEASEY, Elizabeth Ann, 2011. Morphological variation and isozyme diversity in *Dioscorea alata* L. landraces from Vale do Ribeira, Brazil. *Scientia Agricola*. août 2011. Vol. 68, n° 4, pp. 494-502. DOI 10.1590/S0103-90162011000400016.
- BRESTIC, Marian et ZIVCAK, Marek, 2013. PSII Fluorescence Techniques for Measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plants: Protocols and Applications. In : *Molecular Stress Physiology of Plants*. pp. 87-131. ISBN 978-81-322-0806-8.
- CEULEMANS, R., PRAET, L. et JIANG, X. N., 1995. Effects of CO₂ enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist*. septembre 1995. Vol. 131, n° 1, pp. 99-107. DOI 10.1111/j.1469-8137.1995.tb03059.x.
- CHAVES, M. M., FLEXAS, J. et PINHEIRO, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. février 2009. Vol. 103, n° 4, pp. 551-560. DOI 10.1093/aob/mcn125.
- CORNET D., D., SIERRA, J., TOURNEBIZE, R., GABRIELLE, B. et LEWIS, F.I., 2016. Bayesian network modeling of early growth stages explains yam interplant yield variability and allows for agronomic improvements in West Africa. *European Journal of Agronomy*. 2016. N° 75, pp. 80-88. DOI <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.01.009>.
- CORNET, D., 2015. Influence des premiers stades de croissance sur la variabilité du rendement parcellaire de deux espèces d'igname (*Dioscorea* spp.) cultivées en Afrique de l'Ouest. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement. (Thèse de doctorat)
- CORNET, Denis, SIERRA, Jorge, TOURNEBIZE, Régis et NEY, Bertrand, 2014. Yams (*Dioscorea* spp.) plant size hierarchy and yield variability: Emergence time is critical.
- COURSEY, D. G., 1981. The interactions of yam and man. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*. 1981. Vol. 28, n° 1, pp. 5-21. DOI 10.3406/jatba.1981.3829.
- CRAUFURD, Peter Q., SUMMERFIELD, R., ASIEDU, Robert et PRASAD, P., 2001. Dormancy in yams. 2001. DOI <https://doi.org/10.1017/S001447970100206X>.
- DARYANTO, S., WANG, L. et JACINTHE, Pierre-André, 2017. Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*. janvier 2017. Vol. 179, pp. 18-33. DOI 10.1016/j.agwat.2016.04.022.
- DAVIDIAN, Marie et GILTINAN, David M., 2003. Nonlinear models for repeated measurement data: An overview and update. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. décembre 2003. Vol. 8, n° 4, pp. 387-419. DOI 10.1198/1085711032697.
- DEBLONDE, P.M.K. et LEDENT, J.F., 2001. Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars. *European Journal of Agronomy*. janvier 2001. Vol. 14, n° 1, pp. 31-41. DOI 10.1016/S1161-0301(00)00081-2.
- DIBY, Lucien, HGAZA, V.K., TIE, Bi, ASSA, A, CARSKY, R, GIRARDIN, Olivier et FROSSARD, Emmanuel, 2009. Productivity of yams (*Dioscorea* spp.) as affected by soil fertility. *Journal of Animal & Plant Sciences*. 1 janvier 2009. Vol. 5, pp. 494-506.
- DING, Lei, LU, Zhifeng, GAO, Limin, GUO, Shiwei et SHEN, Qirong, 2018. Is Nitrogen a Key Determinant of Water Transport and Photosynthesis in Higher Plants Upon Drought Stress? *Frontiers in Plant Science*. 22 août 2018. Vol. 9. DOI 10.3389/fpls.2018.01143.

- DWYER, John M., HOBBS, Richard J. et MAYFIELD, Margaret M., 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*. février 2014. Vol. 95, n° 2, pp. 399-410. DOI 10.1890/13-0412.1.
- EAMUS, Derek et PRICHARD, Helen, 1998. A cost-benefit analysis of leaves of four Australian savanna species. *Tree Physiology*. septembre 1998. Vol. 18, n° 8_9, pp. 537-545. DOI 10.1093/treephys/18.8-9.537.
- ELLONG, E.N., BILLARD, C., PÉTRO, D., ADENET, S. et ROCHEFORT, 2015. Physicochemical, nutritional and sensorial qualities of Boutou Yam (*Dioscorea alata*) varieties. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*. 25 avril 2015. Vol. 3, n° 2, pp. 138-150. DOI 10.18006/2015.3(2).138.150.
- EVANS, Jonathan St. B. T., 1989. 4. Concepts and Inference. *Mind & Language*. mars 1989. Vol. 4, n° 1-2, pp. 29-34. DOI 10.1111/j.1468-0017.1989.tb00237.x.
- FAROOQ, M., WAHID, A., KOBAYASHI, N., FUJITA, D. et BASRA, S. M. A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*. mars 2009. Vol. 29, n° 1, pp. 185-212. DOI 10.1051/agro:2008021.
- FARQUHAR, G D et SHARKEY, T D, 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*. juin 1982. Vol. 33, n° 1, pp. 317-345. DOI 10.1146/annurev.pp.33.060182.001533.
- GAO, Runmei, SHI, Xiaodong, MA, Zilong, LI, Yong et WEN, Jinming, 2018. Physiological responses to drought in three provenances of *Discorea nipponica* Makino. *Journal of Applied Botany and Food Quality*. 30 octobre 2018. Vol. 91, pp. 261-270. DOI 10.5073/jabfq.2018.091.034.
- GARNIER, E. et LAURENT, G., 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*. décembre 1994. Vol. 128, n° 4, pp. 725-736. DOI 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04036.x.
- GARNIER, E., CORDONNIER, P., GUILLERM, J.-L. et SONIÉ, L., 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*. 1 août 1997. Vol. 111, n° 4, pp. 490-498. DOI 10.1007/s004420050262.
- GARNIER, E., LAURENT, G., BELLMANN, A., DEBAIN, S., BERTHELIER, P., DUCOUT, B., ROUMET, C. et NAVAS, M.-L., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*. 21 décembre 2001. Vol. 152, n° 1, pp. 69-83. DOI 10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x.
- GIARDI, M. T., CONA, A., GEIKEN, B., KUČERA, T., MASOJÍDEK, J. et MATTOO, A. K., 1996. Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta*. 1 mai 1996. Vol. 199, n° 1, pp. 118-125. DOI 10.1007/BF00196888.
- GIRMA, Gezahegn, HYMA, Katie E., ASIEDU, Robert, MITCHELL, Sharon E., GEDIL, Melaku et SPILLANE, Charles, 2014. Next-generation sequencing based genotyping, cytometry and phenotyping for understanding diversity and evolution of guinea yams. *Theoretical and Applied Genetics*. août 2014. Vol. 127, n° 8, pp. 1783-1794. DOI 10.1007/s00122-014-2339-2.
- HAMON, P., DUMONT, R., ZOUNDJIHEKPON, J., TIO-TOURÉ, B. et HAMON, Serge, 1995. *Les ignames sauvages d'Afrique de l'ouest : caractéristiques morphologiques = Wild yams in West Africa : morphological characteristics*. Paris : ORSTOM. Didactiques. ISBN 978-2-7099-1288-4. Centre IRD de Bondy
- HE, Mingzhu et DIJKSTRA, Feike A., 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a meta-

analysis. *New Phytologist*. décembre 2014. Vol. 204, n° 4, pp. 924-931. DOI 10.1111/nph.12952.

HGAZA, V., DIBY, L., AKÉ, S. et FROSSARD, E., 2009. Leaf growth and photosynthetic capacity as affected by leaf position, plant nutritional status and growth stage in *Dioscorea alata* L. *Journal of Animal and Plant Sciences*. 1 janvier 2009. Vol. 5, pp. 483-493.

HUGHES, Jon, HEPWORTH, Christopher, DUTTON, Chris, DUNN, Jessica A., HUNT, Lee, STEPHENS, Jennifer, WAUGH, Robbie, CAMERON, Duncan D. et GRAY, Julie E., 2017. Reducing Stomatal Density in Barley Improves Drought Tolerance without Impacting on Yield. *Plant Physiology*. juin 2017. Vol. 174, n° 2, pp. 776-787. DOI 10.1104/pp.16.01844.

ISHIDA, Atsushi, NAKANO, Takashi, YAZAKI, Kenichi, MATSUKI, Sawako, KOIKE, Nobuya, LAUENSTEIN, Diego L., SHIMIZU, Michiru et YAMASHITA, Naoko, 2008. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*. mai 2008. Vol. 156, n° 1, pp. 193-202. DOI 10.1007/s00442-008-0965-6.

KALAJI, Hazem M., SCHANSKER, Gert, BRESTIC, Marian, BUSSOTTI, Filippo, CALATAYUD, Angeles, FERRONI, Lorenzo, GOLTSEV, Vasilij, GUIDI, Lucia, JAJOO, Anjana, LI, Pengmin, LOSCIALE, Pasquale, MISHRA, Vinod K., MISRA, Amarendra N., NEBAUER, Sergio G., PANCALDI, Simonetta, PENELLA, Consuelo, POLLASTRINI, Martina, SURESH, Kancherla, TAMBUSSI, Eduardo, YANNICCARI, Marcos, ZIVCAK, Marek, CETNER, Magdalena D., SAMBORSKA, Izabela A., STIRBET, Alexandrina, OLISOVSKA, Katarina, KUNDERLIKOVA, Kristyna, SHELONZEK, Henry, RUSINOWSKI, Szymon et BAĞA, Wojciech, 2017. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*. avril 2017. Vol. 132, n° 1, pp. 13-66. DOI 10.1007/s11120-016-0318-y.

KICHEVA, M.I., TSONEV, T.D. et POPOVA, L.P., 1994. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica*. 1994. N° 30, pp. 107-116.

LEBOT, V., 2009. Tropical root and tuber crops : cassava, sweet potato, yams and aroids.. Wallingford : CABI.

LECOEUR, J., WERY, J., TURC, O. et TARDIEU, F., 1995. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *Journal of Experimental Botany*. 1995. Vol. 46, n° 9, pp. 1093-1101. DOI 10.1093/jxb/46.9.1093.

LENIS, J.I., CALLE, F., JARAMILLO, G., PEREZ, J.C., CEBALLOS, H. et COCK, J.H., 2006. Leaf retention and cassava productivity. *Field Crops Research*. février 2006. Vol. 95, n° 2-3, pp. 126-134. DOI 10.1016/j.fcr.2005.02.007.

LOKO, Y. L., ADJATIN, A., DANSI, A., VODOUHÈ, R. et SANNI, A., 2015. Participatory evaluation of Guinea yam *Dioscorea cayenensis* L. and *D. rotundata* Poir. complex landraces from Benin and agromorphological characterization of cultivars tolerant to drought, high soil moisture and chips storage insects. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1 décembre 2015. Vol. 62, n° 8, pp. 1181-1192. DOI 10.1007/s10722-015-0221-y.

MAHERALI, H., REID, C. D., POLLEY, H. W., JOHNSON, H. B. et JACKSON, R. B., 2002. Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃/C₄ grassland. *Plant, Cell and Environment*. avril 2002. Vol. 25, n° 4, pp. 557-566. DOI 10.1046/j.1365-3040.2002.00832.x.

MARCOS, J., LACOINTE, A., TOURNEBIZE, R., BONHOMME, R. et SIERRA, J., 2009. Water yam (*Dioscorea alata* L.) development as affected by photoperiod and temperature: Experiment and modeling. *Field Crops Research*. avril 2009. Vol. 111, n° 3, pp. 262-268. DOI 10.1016/j.fcr.2009.01.002.

- MARCOS, Javier, CORNET, Denis, BUSSIÈRE, F et SIERRA, Jorge, 2011. Water yam (*Dioscorea alata* L.) growth and yield as affected by the planting date: Experiment and modelling. *European Journal of Agronomy*. 1 mai 2011. Vol. 34, pp. 247-256. DOI 10.1016/j.eja.2011.02.002.
- MARDIA, K.V., KENT, J.T. et BIBBY, J.M., 1982. Multivariate Analysis. *Biometrical Journal*. 1982. Vol. 24, n° 5, pp. 502-502. DOI 10.1002/bimj.4710240520.
- MISHRA, Kumud Bandhu, IANNACONE, Rina, PETROZZA, Angelo, MISHRA, Anamika, ARMENTANO, Nadia, LA VECCHIA, Giovanna, TRTÍLEK, Martin, CELLINI, Francesco et NEDBAL, Ladislav, 2012. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. *Plant Science*. janvier 2012. Vol. 182, pp. 79-86. DOI 10.1016/j.plantsci.2011.03.022.
- MOSS, D.N. et RAWLINS, S., 1963. Concentration of Carbon Dioxide inside Leaves. *Nature*. 1963. Vol. 197, pp. 1320-1321.
- MOUSTAKAS, M., OUZOUNIDOU, G. et LANNOYE, R., 1993. Rapid Screening for Aluminum Tolerance in Cereals by Use of the Chlorophyll Fluorescence Test. *Plant Breeding*. décembre 1993. Vol. 111, n° 4, pp. 343-346. DOI 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00653.x.
- MURPHY, R. F., IMAM, A., HUGHES, A. E., MCGUCKEN, M. J., BUCHANAN, K. D., CONLON, J. M. et ELMORE, D. T., 1976a. Avoidance of strongly chaotropic eluents for immunoaffinity chromatography by chemical modification of immobilized ligand. *Biochimica Et Biophysica Acta*. 20 janvier 1976. Vol. 420, n° 1, pp. 87-96. DOI 10.1016/0005-2795(76)90347-0.
- MURPHY, R. F., IMAM, A., HUGHES, A. E., MCGUCKEN, M. J., BUCHANAN, K. D., CONLON, J. M. et ELMORE, D. T., 1976b. Avoidance of strongly chaotropic eluents for immunoaffinity chromatography by chemical modification of immobilized ligand. *Biochimica Et Biophysica Acta*. 20 janvier 1976. Vol. 420, n° 1, pp. 87-96. DOI 10.1016/0005-2795(76)90347-0.
- MURRAY, F. W., 1967. On the Computation of Saturation Vapor Pressure. *Journal of Applied Meteorology*. février 1967. Vol. 6, n° 1, pp. 203-204. DOI 10.1175/1520-0450(1967)006<0203:OTCOSV>2.0.CO;2.
- NAGARAJAH, S., 1975. The Relation between Photosynthesis and Stomatal Resistance of Each Leaf Surface in Cotton Leaves. *Physiologia Plantarum*. mai 1975. Vol. 34, n° 1, pp. 62-66. DOI 10.1111/j.1399-3054.1975.tb01857.x.
- NOGGLE, G. Ray et FRITZ, George J., 1976. *Introductory plant physiology*. Englewood Cliffs, N.J. : Prentice-Hall. ISBN 978-0-13-502187-3. In 16 libraries. xiv, 688. Plant Physiological Phenomena. Plant physiology.
- ONWUEME, I.C., 1978. The Tropical Tuber Crops—Yams, Cassava, Sweet Potato and Cocoyams. *Scientific Research Publishing*. 1978. pp. 3-97.
- ORKWOR, G. C., ASIEDU, Robert et EKANAYAKE, I. J., 1998. *Food yams: advances in research*. ISBN 978-978-131-100-0.
- OUKARROUM, Abdallah, SCHANSKER, Gert et STRASSER, Reto J., 2009. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl *a* fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiologia Plantarum*. octobre 2009. Vol. 137, n° 2, pp. 188-199. DOI 10.1111/j.1399-3054.2009.01273.x.
- OVIDE-ETIENNE, Guy et RAMASSAMY, Maurice, 2003. *L'igname, manuel du Planteur : Poto mitan des*

cultures vivrières.

OZTURK, Gulsum et YILDIRIM, Zihin, 2014. Heritability Estimates of Some Quantitative Traits in Potatoes. *Turkish Journal Of Field Crops*. 1 février 2014. Vol. 19, n° 2, pp. 262. DOI 10.17557/tjfc.66538.

PADHAN, B. et PANDA, D., 2018. Variation of photosynthetic characteristics and yield in wild and cultivated species of yams (*Dioscorea* spp.) from Koraput, India. *Photosynthetica*. décembre 2018. Vol. 56, n° 4, pp. 1010-1018. DOI 10.1007/s11099-018-0823-7.

PAPAGEORGIU, George Christos et GOVINDJEE (éd.), 2004. *Chlorophyll a Fluorescence : A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht : Springer Netherlands. Advances in Photosynthesis and Respiration. ISBN 978-1-4020-3217-2.

PÉREZ-RAMOS, Ignacio M., VOLAIRE, Florence, FATTET, Matthias, BLANCHARD, Alain et ROUMET, Catherine, 2013. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany*. mars 2013. Vol. 87, pp. 126-136. DOI 10.1016/j.envexpbot.2012.09.004.

Physiologie et morphogenèse de l'igname (*Dioscorea* spp.), 1998. In : *Colloque - CIRAD. L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Séminaire international*. pp. 213-222.

PIRASTEH-ANOSHEH, Hadi, SAED-MOUCHESHI, Armin, PAKNIYAT, Hassan et PESSARAKLI, Mohammad, 2016. Stomatal responses to drought stress. In : *Water Stress and Crop Plants*. Chichester, UK : John Wiley & Sons, Ltd. pp. 24-40. ISBN 978-1-119-05445-0.

POORTER, Hendrik, ADRIE et WERF, Van Der, 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In : *In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI, editors. Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Leiden: Backhuys. pp 309. 1998. pp. 336.*

PORTO, M., 1983. Physiological mechanisms of drought tolerance in Cassava (*Manihot esculenta* crantz). 1 janvier 1983.

R, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienne, Autriche : R Core Team.

REICH, P. B., WALTERS, M. B. et ELLSWORTH, D. S., 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs*. février 1992. Vol. 62, n° 3, pp. 365-392. DOI 10.2307/2937116.

RENNER, O., 1910. Beiträge zur Physik der Transpiration. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*. avril 1910. Vol. 100, n° 4, pp. 451-548. DOI 10.1016/S0367-1615(17)32803-3.

RIAZ, Razia et CHOWDHRY, Muhammad Aslam, 2003. Estimation of Variation and Heritability of Some Physio-morphic Traits of Wheat under Drought Condition. *Asian Journal of Plant Sciences*. 2003.

RILEY, CK, ADEBAYO, SA, WHEATLEY, AO et ASEMOTA, HN, 2006. Fundamental and derived properties of yam (*Dioscorea*spp.) starch powders and implications in tablet and capsule formulation. *Starch/Stärke*. 2006. N° 58, pp. 418-424.

ROBINSON, Kathryn M., INGVARSSON, Pär K., JANSSON, Stefan et ALBRECHTSEN, Benedicte R., 2012. Genetic Variation in Functional Traits Influences Arthropod Community Composition in Aspen (*Populus tremula* L.). *PLoS ONE*. 25 mai 2012. Vol. 7, n° 5, pp. e37679. DOI 10.1371/journal.pone.0037679.

ROSEMA, A, VERHOEF, W, SCHROOTE, J et SNEL, J, 1991. Simulating fluorescence light-canopy interaction in support of laser-induced fluorescence measurements. *Remote Sensing of Environment*. août 1991. Vol. 37, n° 2, pp. 117-130. DOI 10.1016/0034-4257(91)90023-Y.

RUKUNDO, Placide, HUSSEIN, Shimelis, MARK, Laing et DAPHROSE, Gahakwa, 2013. Physiological mechanisms and conventional breeding of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) to drought-tolerance. *African Journal of Agricultural Research*. 16 mai 2013. Vol. 8, n° 18, pp. 1837-1846. DOI 10.5897/AJAR12.1795.

SAAD, F.F., WADAN, A., MOHAMED, A.A. et ISMAEIL, H.A., 2014. Effective Selection Criteria For Evaluating Some Barley Crosses For Water Stress Tolerance. *Advance in Agriculture and Biology*. 20 mars 2014. Vol. 1, n° 3, pp. 112-123. DOI 10.15192/PSCP.AAB.2014.1.3.112123.

SAGE, Rowan F., 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. *Photosynthesis Research*. mars 1994. Vol. 39, n° 3, pp. 351-368. DOI 10.1007/BF00014591.

SALMORAL, G., REY, D., RUDD, A., MARGON, P. et HOLMAN, I., 2019. A Probabilistic Risk Assessment of the National Economic Impacts of Regulatory Drought Management on Irrigated Agriculture. *Earth's Future*. février 2019. Vol. 7, n° 2, pp. 178-196. DOI 10.1029/2018EF001092.

SARAVIA, David, FARFÁN-VIGNOLO, Evelyn Roxana, GUTIÉRREZ, Raymundo, MENDIBURU, Felipe De, SCHAFLEITNER, Roland, BONIERBALE, Merideth et KHAN, M. Awais, 2016. Yield and Physiological Response of Potatoes Indicate Different Strategies to Cope with Drought Stress and Nitrogen Fertilization. *American Journal of Potato Research*. 1 juin 2016. Vol. 93, n° 3, pp. 288-295. DOI 10.1007/s12230-016-9505-9.

SCHANSKER, Gert, TÓTH, Szilvia Z. et STRASSER, Reto J., 2005. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Biochimica Et Biophysica Acta*. 17 février 2005. Vol. 1706, n° 3, pp. 250-261. DOI 10.1016/j.bbabi.2004.11.006.

SCHOLANDER, P. F., BRADSTREET, E. D., HEMMINGSEN, E. A. et HAMMEL, H. T., 1965. Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*. 16 avril 1965. Vol. 148, n° 3668, pp. 339-346. DOI 10.1126/science.148.3668.339.

SCHREIBER, U., BILGER, W. et NEUBAUER, C., 1995. Chlorophyll Fluorescence as a Nonintrusive Indicator for Rapid Assessment of In Vivo Photosynthesis. In : *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. pp. 49-70. Springer Study Edition. ISBN 978-3-642-79354-7.

SCOTT, G.J., ROSEGRANT, M.W. et RINGLER, C., 2000. *Roots and tubers for the 21st century: trends, projections, and policy options*. Washington, D.C. : Lima, Peru : International Food Policy Research Institute ; Centro Internacional de la Papa. Food, agriculture, and the environment discussion paper, 31. ISBN 978-0-89629-635-0.

SHAHINNIA, Fahimeh, LE ROY, Julien, LABORDE, Benjamin, SZNAJDER, Beata, KALAMBETTU, Priyanka, MAHJOURIMAJD, Saba, TILBROOK, Joanne et FLEURY, Delphine, 2016. Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments. *BMC Plant Biology*. décembre 2016. Vol. 16, n° 1. DOI 10.1186/s12870-016-0838-9.

SIMS, D. A. et PEARCY, R. W., 1994. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance - I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment*. août 1994. Vol. 17, n° 8, pp. 881-887. DOI 10.1111/j.1365-

3040.1994.tb00317.x.

SMIRNOFF, Nicholas, 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*. septembre 1993. Vol. 125, n° 1, pp. 27-58. DOI 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03863.x.

SPITTERS, C. J. T. et SCHAPENDONK, A. H. C. M., 1990. Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. *Plant and Soil*. avril 1990. Vol. 123, n° 2, pp. 193-203. DOI 10.1007/BF00011268.

SREEMAN, Sheshshayee M., VIJAYARAGHAVAREDDY, Preethi, SREEVATHSA, Rohini, RAJENDRAREDDY, Sowmya, ARAKESH, Smitharani, BHARTI, Pooja, DHARMAPPA, Prathibha et SOOLANAYAKANAHALLY, Raju, 2018. Introgression of Physiological Traits for a Comprehensive Improvement of Drought Adaptation in Crop Plants. *Frontiers in Chemistry*. 10 avril 2018. Vol. 6.

SRIVASTAVA, K., GAISER, T., PAETH, H. et EWERT, F., 2012. The impact of climate change on Yam (*Dioscorea alata*) yield in the savanna zone of West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 15 juin 2012. Vol. 153, pp. 57-64. DOI 10.1016/j.agee.2012.03.004.

SRIVASTAVA, Pratap, RAGHUBANSHI, Akhilesh Singh, SINGH, Rishikesh et TRIPATHI, Sachchida Nand, 2015. Soil carbon efflux and sequestration as a function of relative availability of inorganic N pools in dry tropical agroecosystem. *Applied Soil Ecology*. novembre 2015. Vol. 96, pp. 1-6. DOI 10.1016/j.apsoil.2015.04.019.

Suzuki R. and Shimodaira, 2006. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. - PubMed - NCBI. *Bioinformatics*. 2006. Vol. 22, n° 12, pp. 1540-1542.

TARDIEU, F. et DREYER, E., 1997. Régulation des échanges gazeux par les plantes soumises à la sécheresse. In L'eau dans l'espace rural. Production végétale et qualité de l'eau. *INRA (Editions)*. 1997. pp. 41-59.

VERNIER, Philippe et DANSI, Alexandre, 2002. Participatory assessment and farmers knowledge on yam varieties (*D. Rotundata* & *D. Cayenensis*) in Benin. *Potential of root crops for food and industrial resources : Twelfth Symposium of the International Society for Tropical Root Crops (ISTRIC), Sep. 10-16, 2000, Tsukuba, Japan*. 2002

VILE, Denis, GARNIER, éRic, SHIPLEY, Bill, LAURENT, Gérard, NAVAS, Marie-Laure, ROUMET, Catherine, LAVOREL, Sandra, DÍAZ, Sandra, HODGSON, John G., LLORET, Francisco, MIDGLEY, Guy F., POORTER, Hendrik, RUTHERFORD, Mike C., WILSON, Peter J. et WRIGHT, Ian J., 2005. Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Annals of Botany*. 1 novembre 2005. Vol. 96, n° 6, pp. 1129-1136. DOI 10.1093/aob/mci264.

VITOUSEK, Peter M., FIELD, Christopher B. et MATSON, Pamela A., 1990. Variation in foliar $\delta^{13}C$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? *Oecologia*. 1 octobre 1990. Vol. 84, n° 3, pp. 362-370. DOI 10.1007/BF00329760.

WEIHER, Evan, WERF, Adrie, THOMPSON, Ken, RODERICK, Michael, GARNIER, Eric et ERIKSSON, Ove, 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*. octobre 1999. Vol. 10, n° 5, pp. 609-620. DOI 10.2307/3237076.

WILSON, P. J., 1994. Contributions of the leaves and axillary shoots to rooting in *Eucalyptus granáis* Hill ex Maid, stem cuttings. *Journal of Horticultural Science*. janvier 1994. Vol. 69, n° 6, pp. 999-1007. DOI 10.1080/00221589.1994.11516538.

WILSON, P.J., THOMPSON, K. et HODGSON, J.G., 1999. Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies on JSTOR. *The New Phytologist*. 1999. Vol. 143, n° 1, pp. 155-162.

WONG, S.C., COWAN, I.R. et FARQUHAR, G.D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity | *Nature*. *Nature*. 1979. N° 282, pp. 424-426.

XU, Z. et ZHOU, G., 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*. 4 juillet 2008. Vol. 59, n° 12, pp. 3317-3325. DOI 10.1093/jxb/ern185.

YADOLLAHI, A., ARZANI, K., EBADI, A., WIRTHENSOHN, M. et KARIMI, S., 2011. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Scientia Horticulturae*. juin 2011. Vol. 129, n° 3, pp. 403-413. DOI 10.1016/j.scienta.2011.04.007.

YIN, X., WANG, J., DUAN, Z., WEN, J. et WANG, Han, 2006. Study on the Stomatal Density and Daily Change Rule of the Wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin*. 2006. Vol. 5, pp. 243-245.

YOSHIDA, Tomohiko, 1976. On the Stomatal Frequency in Barley. : I. The Relationship between Stomatal Frequency and Photosynthesis. *Ikushugaku zasshi*. 1976. Vol. 26, n° 2, pp. 130-136. DOI 10.1270/jsbbs1951.26.130.

ZHANG, Hao, WANG, Xiangrong et WANG, Shoubing, 2004. A study on stomatal traits of *Platanus acerifolia* under urban stress. *Journal of Fudan University. Natural science*. 2004. Vol. 43, n° 4, pp. 651-656.

ZHANG, Y.P., ZHI-MIN, Wang et XIA, WU Yong-Cheng and ZHANG, 2006. Stomatal Characteristics of Different Green Organs in Wheat under Different Irrigation Regimes. *Acta Agron Sin*. 12 janvier 2006. Vol. 32, n° 01, pp. 70-75.

ZHAO, Wensai, SUN, Yonglin, KJELGREN, Roger et LIU, Xiping, 2015. Response of stomatal density and bound gas exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*. janvier 2015. Vol. 37, n° 1. DOI 10.1007/s11738-014-1704-8.

7 Sitographie

FAOSTAT, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, 2019. [en ligne]. [Consulté le 28 mars 2019]. Disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/faostat/fr/#search/igname>

INRA, 2019. CLIMATIK. [en ligne]. [Consulté le 4 Août 2019]. Disponible à l'adresse : https://intranet.inra.fr/climatik_v2

Introduction to dendextend, 11 Mai 2019. [en ligne]. [Consulté le 28 Août 2019]. Disponible à l'adresse : <https://cran.r-project.org/web/packages/dendextend/vignettes/introduction.html>

TransFAIRE, 2019. [en ligne]. [Consulté le 25 juin 2019]. Disponible à l'adresse : <http://transfaire.antilles.inra.fr/>

Annexe

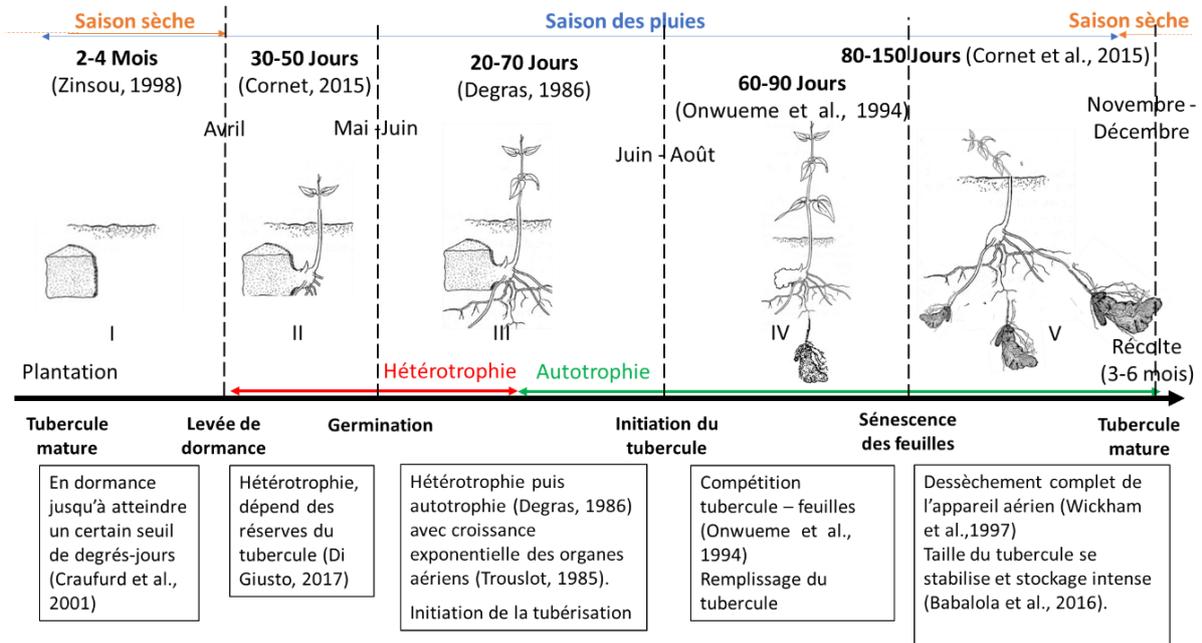


Figure 1 : Le cycle de culture de l'igname aux Antilles. Source : A. Peter (d'après Biology Ressources)

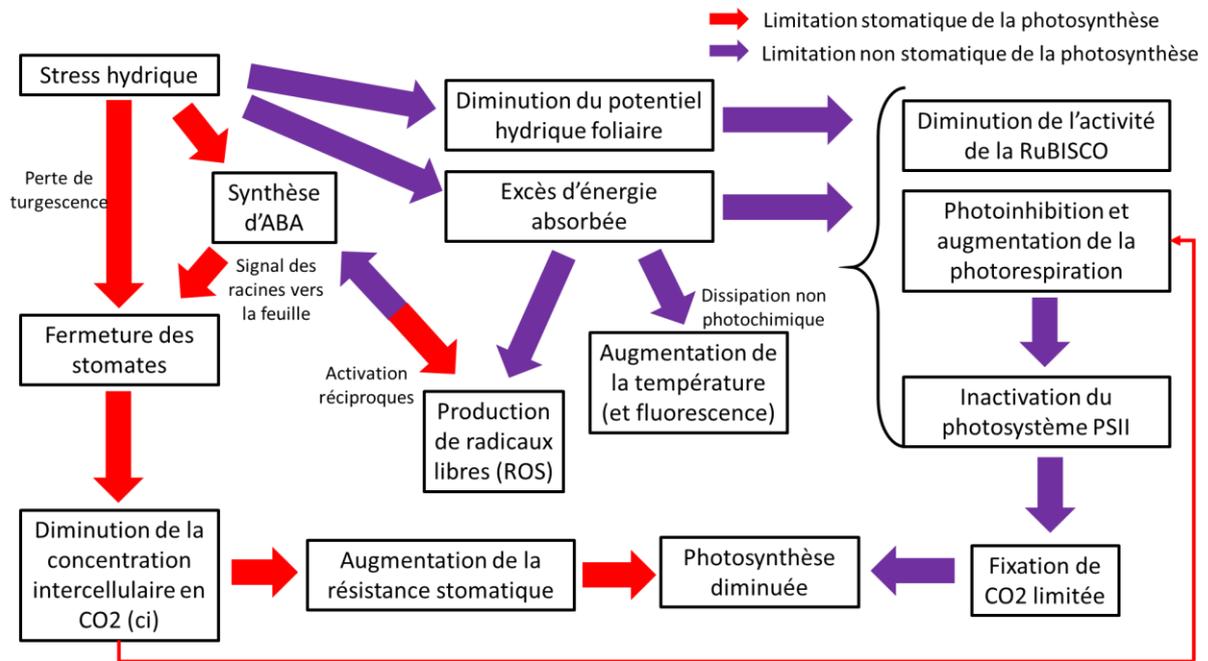


Figure 2 : Les réponses stomatiques (rouge) et non stomatiques (violet) lors d'un stress hydrique au niveau d'une feuille. La voie de réponse stomatique est la première à s'enclencher par la déshydratation des cellules de garde et la fermeture du stomate. Cela provoque la diminution de la photosynthèse. Les réponses non stomatiques sont des mécanismes internes à la feuille qui provoquent l'inactivation du photosystème II pour le protéger et limiter les pertes hydriques. Ces réponses causent également une diminution de la photosynthèse. ABA = Acide Abscisique. Source : A. Peter

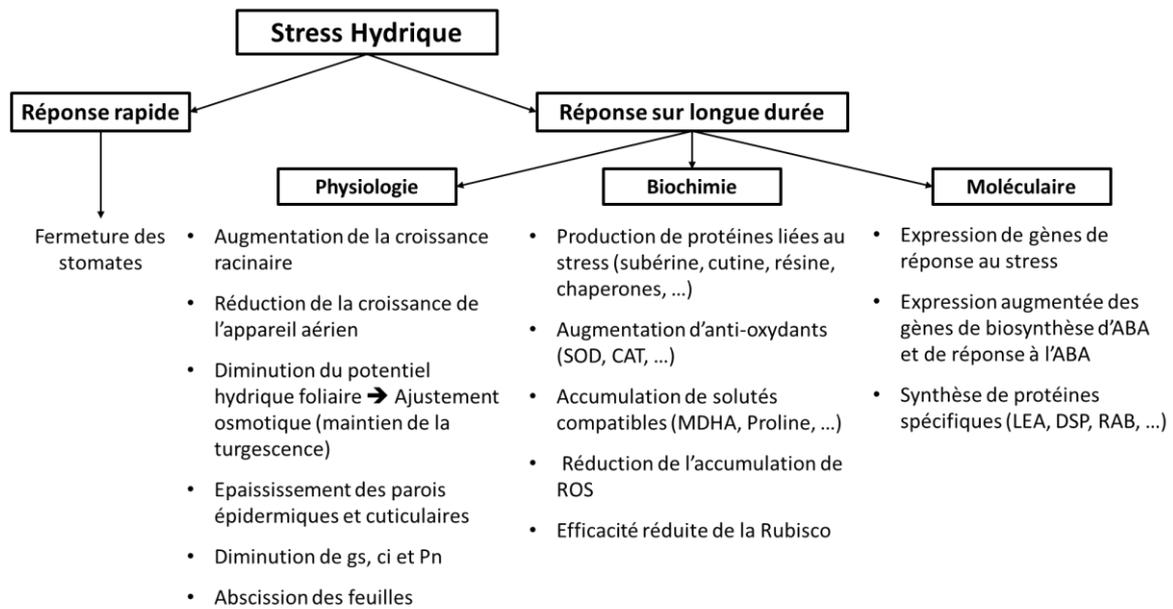
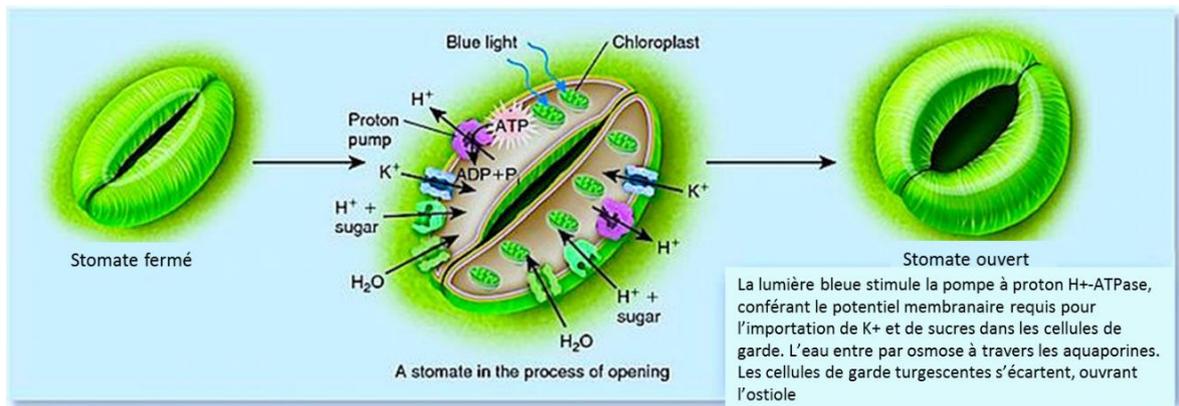
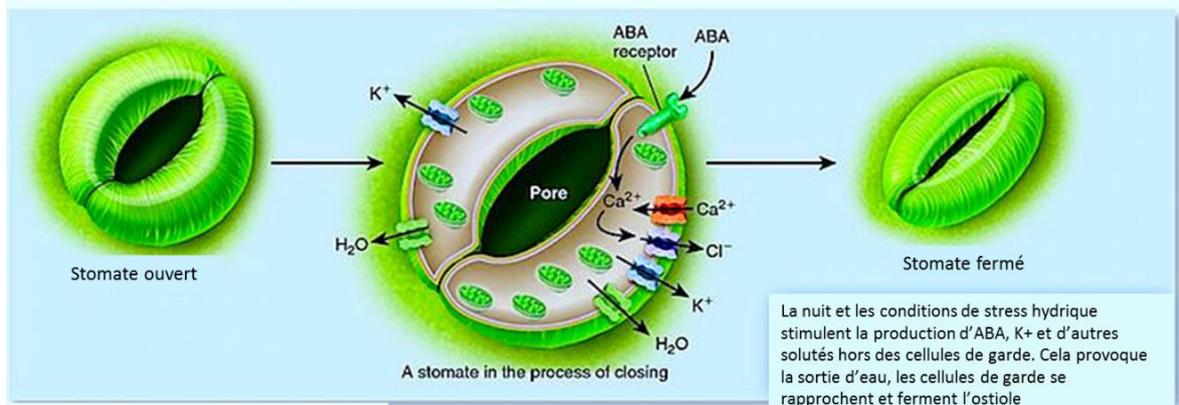


Figure 3 : Les différents types de réponses aux stress hydriques de la plante pour éviter et tolérer le stress hydrique. Des variations morphologiques qui en résultent sont mesurables et différent d'une espèce voire d'une variété à l'autre. Source : A. Peter d'après Shao et al. (2008)



a) Le processus d'ouverture des stomates



b) Le processus de fermeture des stomates

Figure 4 : Processus d'ouverture (a) et de fermeture (b) des stomates. En cas de perte hydrique, les ostioles se ferment. Les échanges gazeux avec le milieu extérieur diminuent, l'activité photosynthétique aussi, mais cela permet de réduire les pertes hydriques par transpiration. Source : A. Peter (d'après <https://plantstomata.wordpress.com>)

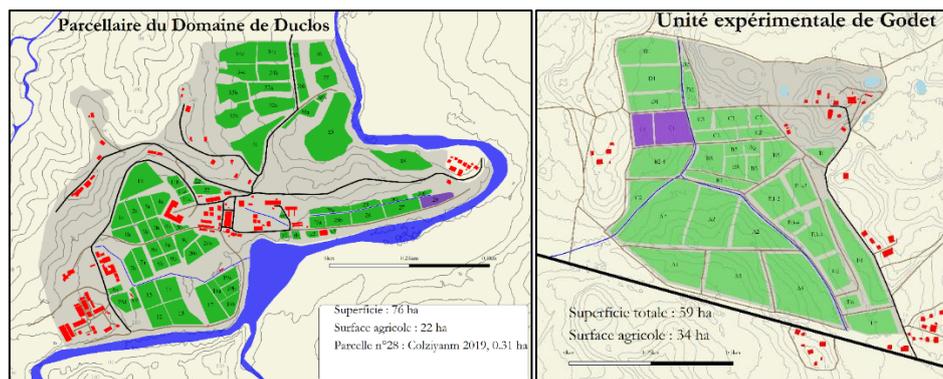


Figure 5 : Localisation des deux sites expérimentaux d'igname du dispositif Colziyanm en Guadeloupe. Les parcelles utilisées sont colorées en violet. La parcelle du domaine de Duclos ($16^{\circ}120' N$, $61^{\circ}39' O$, 125 m asl) est située à Petit-Bourg en Basse Terre (a), une région relativement fraîche et humide. La parcelle du domaine de Godet ($16^{\circ}20' N$, $61^{\circ}30' O$, 10 m asl) est située à Petit-Canal en Grande Terre (b), une région plus chaude et sèche. Source : D. Cornet

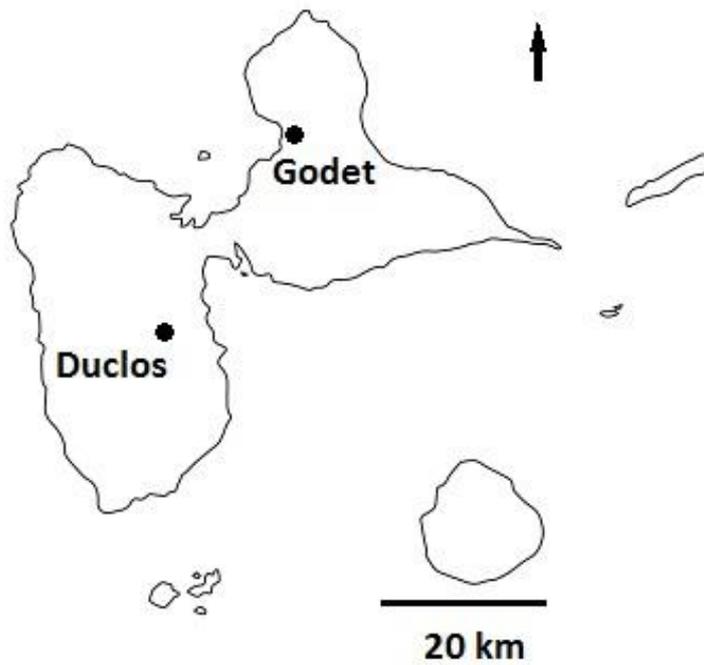


Figure 7 : Carte de la Guadeloupe avec les deux sites d'expérimentation et photographies de la parcelle de Duclos (gauche en bas) prise le 01/08/2019 et de la parcelle de Godet (droite en bas) prise le 23/05/2019. Un paillage papier Kraft se trouve sur Duclos tandis qu'il s'agit de paille de canne à Godet. Source : A. Peter

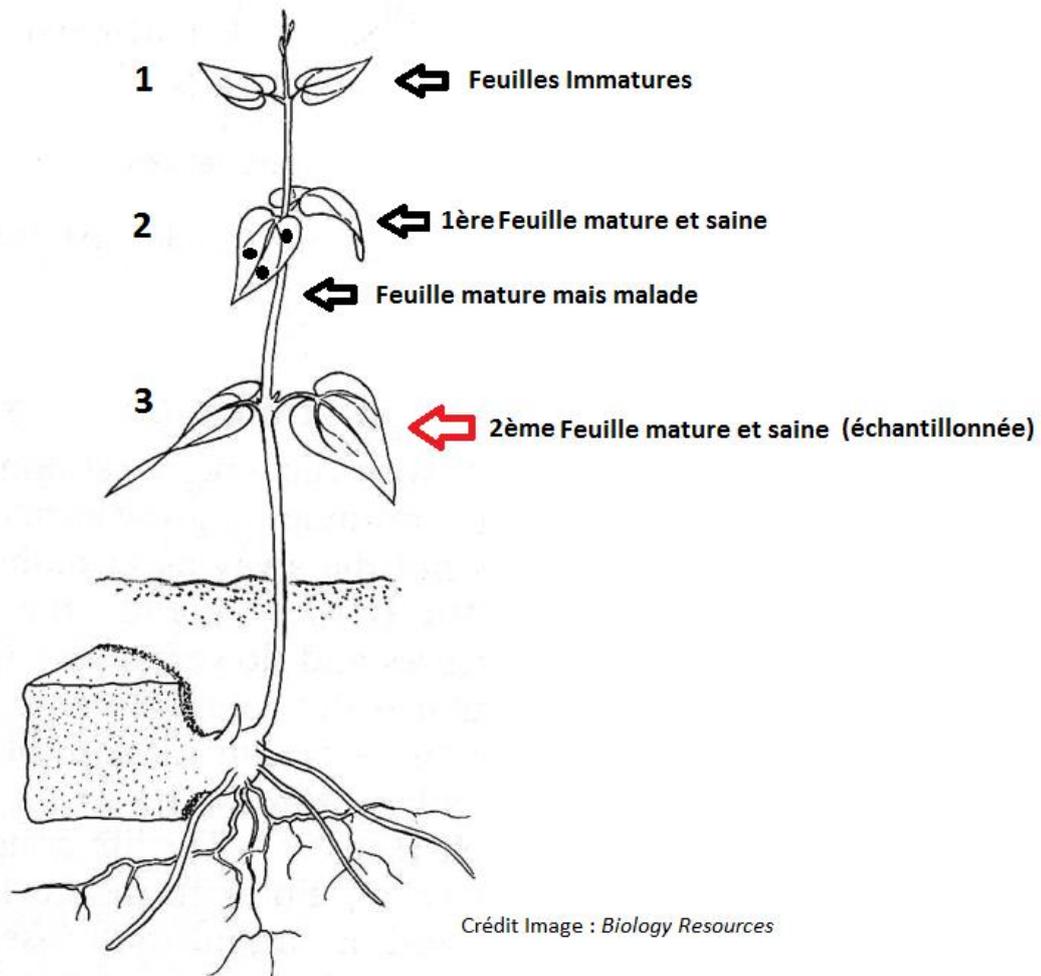


Figure 8 : Choix de la feuille à échantillonner sur l'iguane pour que les stades phénologiques des échantillons soient proches. Source : A. Peter (d'après *Biology Ressources*)

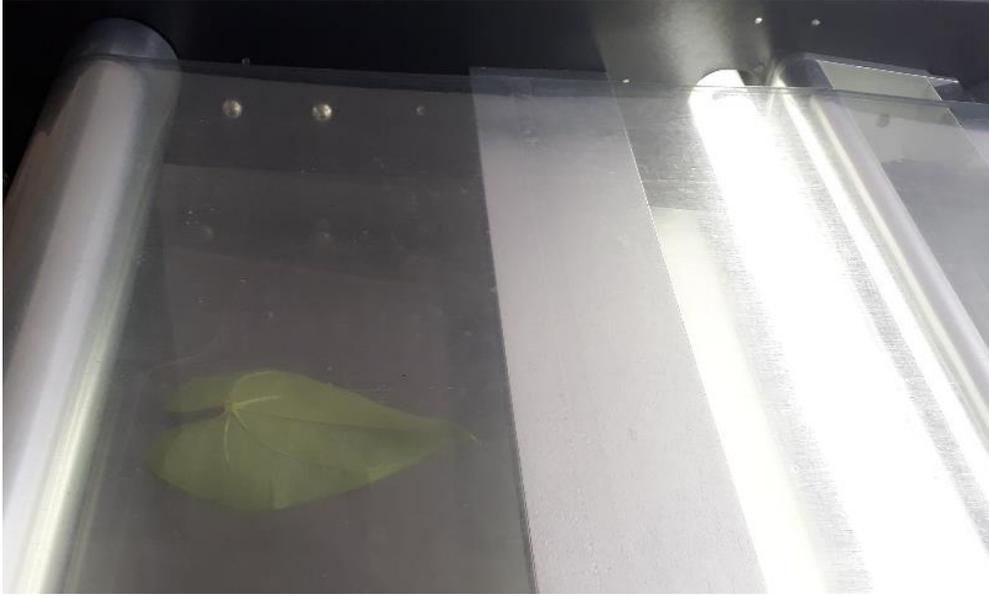


Figure 9 : Mesure de la surface foliaire (LA1) au planimètre. Chaque feuille est individuellement passée dans cette appareil qui renvoie directement la surface (cm^2) au centième près. Cette étape a lieu après la pesée de masse fraîche (Mf) et juste avant la mise à l'étuve. Les feuilles sont conservées dans des enveloppes et sont suivis de manière à obtenir pour chacune leur valeur de SLA associée à leur valeur de LDMC. Source : A. Peter



Figure 10 : Mesure de NN (Nombre de Noeuds), sur la variété Roujol. On commence avec le premier nœud qui se différencie des primordiums à l'apex et on compte jusqu'au nœud où se trouve la deuxième feuille mature. Dans cette exemple, il y a 6 nœuds au total. Source : A. Peter

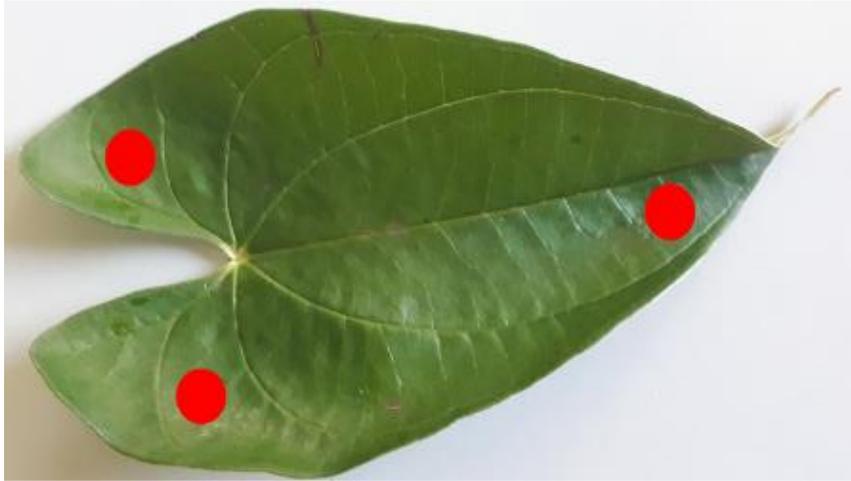


Figure 11 : Les trois zones à échantillonner avec le SPAD 502+. Les deux lobes inférieures de la feuille d'igname et l'apex sur le côté pour éviter la nervure centrale. Source : A. Peter



Figure 12 : Mesure de chlorophylle au SPAD. On pince la feuille à trois endroits différents pour avoir une évaluation moyenne de sa teneur en chlorophylle sur la base d'une échelle de 0 à 99.9. Cette mesure est utilisée en tant que telle pour avoir une estimation de la concentration en chlorophylle dans la feuille mais aussi pour la relier à la concentration en azote. Cela permet d'éviter de comparer des feuilles aux concentrations azotées trop différentes l'une d'entre elles pour la fluorimétrie.

Source : A. Peter

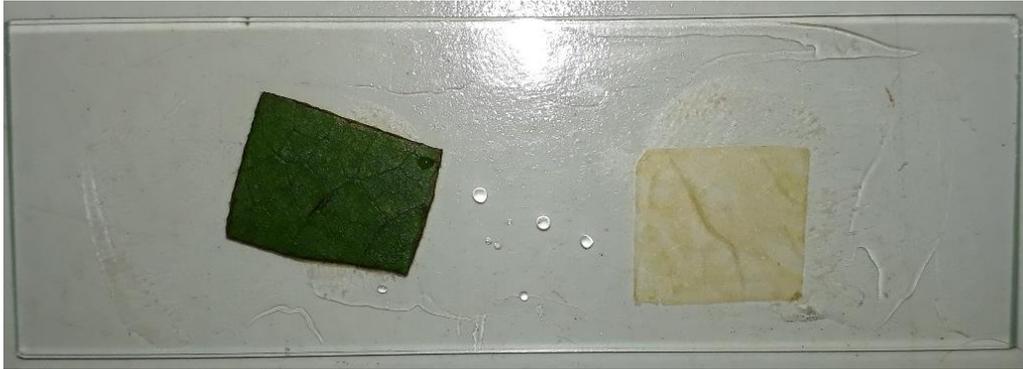


Figure 13 : Empreintes stomatiques de feuille d'igname. De la colle chirurgicale est appliquée sur la lame et on y dispose ensuite 1cm² de la feuille (gauche), situé proche de la nervure centrale. On presse la feuille contre la lame que l'on gratte ensuite à l'ongle sous un filet d'eau jusqu'à ne laisser que l'épiderme, presque transparent, contenant les stomates (droite). Source : A. Peter

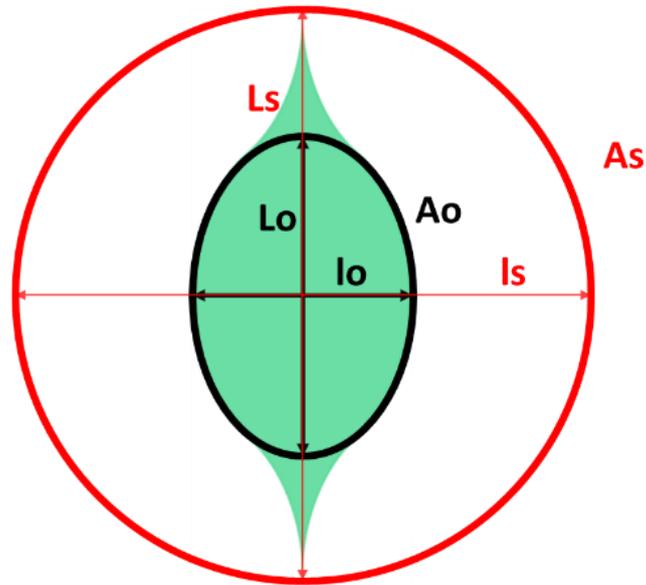
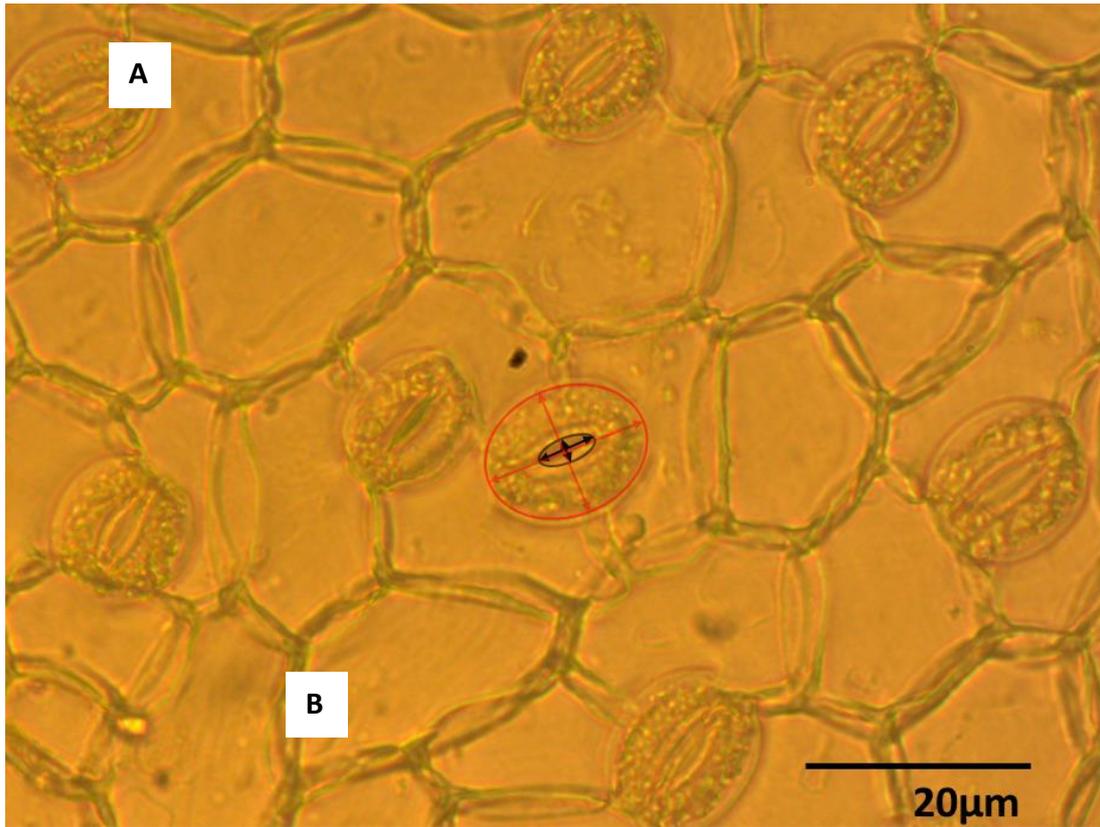


Figure 14 : Capture micrographique d'une empreinte stomatique (a) et schématisation des mesures (b). Après le collage de la feuille sur la lame et l'élimination de toutes les couches supérieures, on observe au microscope l'épiderme, constitué de cellules et de stomates notamment (a). Avec le logiciel de traitement d'image J on en dégage la longueur (L), la largeur (l) et l'aire (A) des ostioles (en noir) et stomates (en rouge), la densité (DS) et l'indice stomatique (IS) (a,b). Source : A. Peter



Figure 15 : Dispositif utilisé pour mesurer les échanges gazeux avec le LCPro+ (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, UK). Le boîtier de commande contrôle les arrivées et sorties des gaz dans la chambre de mesure, les variations d'humidité relative, de température et de conductance stomatique (voir manuel en référence pour plus de précisions). Le boîtier est directement relié à la chambre de mesure située au bout d'une pince surmontée d'une lampe (Fig. 16). Une ombre au-dessus de la chambre de mesure (parapluie) est nécessaire en cas de Soleil pour limiter son réchauffement par les rayonnements lumineux. Une canne à CO₂ (plus loin dans le sillon en noir) limite la perturbation de la mesure du CO₂ atmosphérique par l'activité des organismes au sol et par les observateurs. On mesure en sortie la photosynthèse nette (A), la transpiration (E) et la conductance stomatique de la feuille (gs). Source : A. Peter



Figure 16 : Pince surmontée d'une lampe et relié au LCPro. On pince la feuille perpendiculaire à l'axe de la nervure centrale, de manière à recouvrir l'ensemble de la chambre de mesure (dans la pince) sans être centré sur la nervure centrale. La lampe est réglée pour éclairer la feuille de manière à la saturer sans dégrader ses composants internes ($1400 \mu\text{mol photon m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Dans la chambre de mesure, l'humidité relative et le CO_2 sont laissés ambiants. La température est fixée à 30°C . On règle pour une feuille une séquence de 5 mesures espacées chacune d'une minute. Source : A. Peter

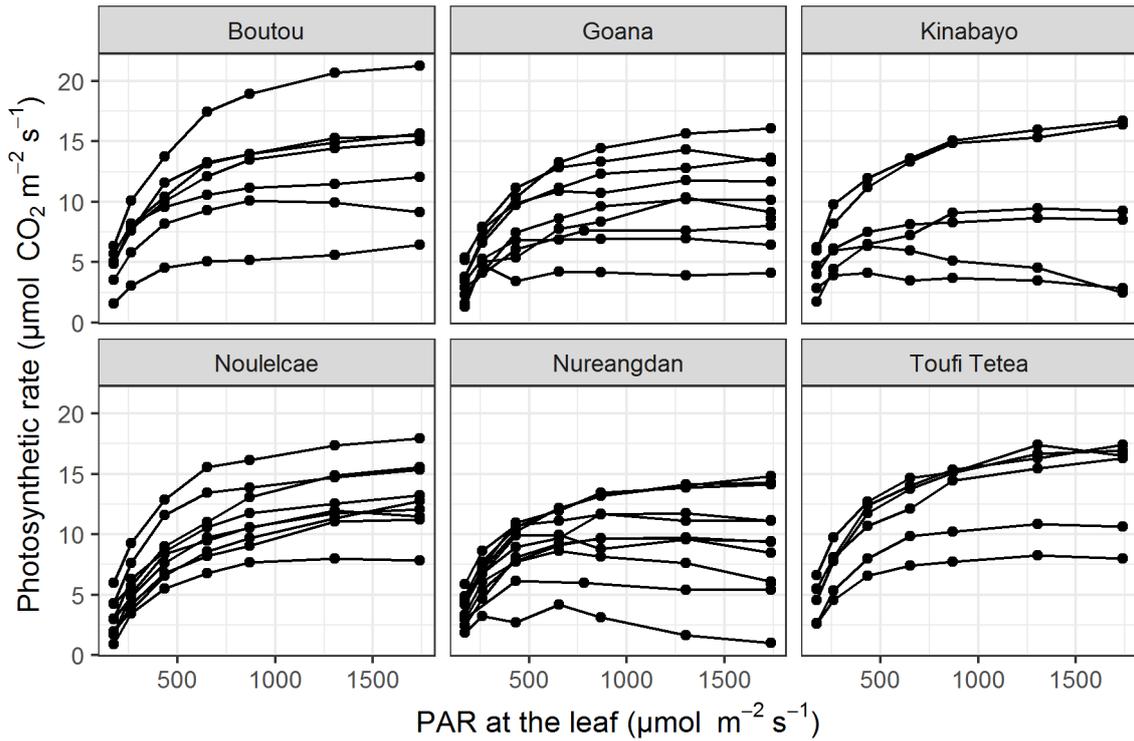


Figure 17 : Courbes de réponses à la lumière pour différentes variétés d'igname issues d'une autre campagne de mesure. D'après ces courbes de réponse on observe un début de saturation du taux de photosynthèse acceptable à partir de 1400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En appliquant une lumière avec cette intensité on sature donc la section de feuille dans la chambre de mesure du LCPro sans occasionner de stress. Source : D. Cornet

Tableau 2 : Liste des traits observés avec le méthode de mesure, unité, et modèle mixte utilisé. On note TT le temps thermique (cf Partie 3.2.2.2) et VPD le déficit de vapeur d'eau. Les effets aléatoires sont entre parenthèse et l'effet site est emboîté dans l'effet variété. Le modèle mixte permet de tenir compte ainsi des corrélations inter-groupes. Source : A. Peter

Notation	Trait	Mesure	Unité	Modèle mixte
A	Assimilation de CO ₂	Photosynthèse réalisée par la feuille	μmol CO ₂ m ⁻² .s ⁻¹	A ~ TT + VPD + (1 Site) + (Site Variété)
As, Ao	Aire des Stomates et des Ostioles	Surface de l'ellipse dont les points extrêmes correspondent à ceux du stomate ou de l'ostiole	μm ²	As (ou Ao) ~ TT + Observateur + (1 Site) + (Site Variété)
DS	Densité Stomatique	Nombre de Stomates par unité de surface	mm ⁻²	DS ~ TT + Observateur + (1 Site) + (Site Variété)
E	Transpiration	Quantité de molécules d'eau perdue par unité de surface et de temps	mmol H ₂ O m ⁻² .s ⁻¹	E ~ TT + VPD + (1 Site) + (Site Variété)
gs	Conductance Stomatique	Quantité d'eau échangée par unité de surface et de temps	mol H ₂ O m ⁻² .s ⁻¹	gs ~ TT + VPD + (1 Site) + (Site Variété)
IS	Indice Stomatique	Pourcentage de Stomates, Rapport Nombre de stomates / (Nombre de cellule + Nombre de stomates)	%	IS ~ TT + Observateur + (1 Site) + (Site Variété)
LA1	Leaf Area	Aire de la feuille mesurée au planimètre	cm ²	LA ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
LDMC	Leaf Dry Matter Content	Pourcentage de biomasse, rapport Masse Sèche (Ms) / Masse Fraîche (Mf)	%	LDMC ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
Ls, Lo	Longueur des Stomates et des Ostioles	Longueur de l'axe longitudinal du stomate ou de l'ostiole	μm	Ls (ou Lo) ~ TT + Observateur + (1 Site) + (Site Variété)
ls, lo	Largeur des Stomates et des Ostioles	Longueur de l'axe transversal médian du stomate ou de l'ostiole	μm	Ls (ou lo) ~ TT + Observateur + (1 Site) + (Site Variété)
LT	Leaf Thickness	Épaisseur de la feuille, mesurée au pied à coulisse	mm	LT ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
NN	Nombre de Noeuds	Nombre de noeuds pour atteindre la deuxième feuille mature depuis l'apex	NA	NN ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
SLA	Specific Leaf Area	Aire de la feuille (LA1) rapportée à sa masse sèche (Ms)	cm.g ⁻¹	SLA ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
SPAD	Indice de Chlorophylle	Indice de 0 à 99.9 correspondant à la concentration chlorophyllienne	NA	SPAD ~ TT + (1 Site) + (Site Variété)
TUE	Transpiration Use Efficiency	Efficacité d'utilisation de la transpiration pour la photosynthèse, Rapport A/E	μmol CO ₂ .mmol ⁻¹ H ₂ O	TUE ~ TT + VPD + (1 Site) + (Site Variété)

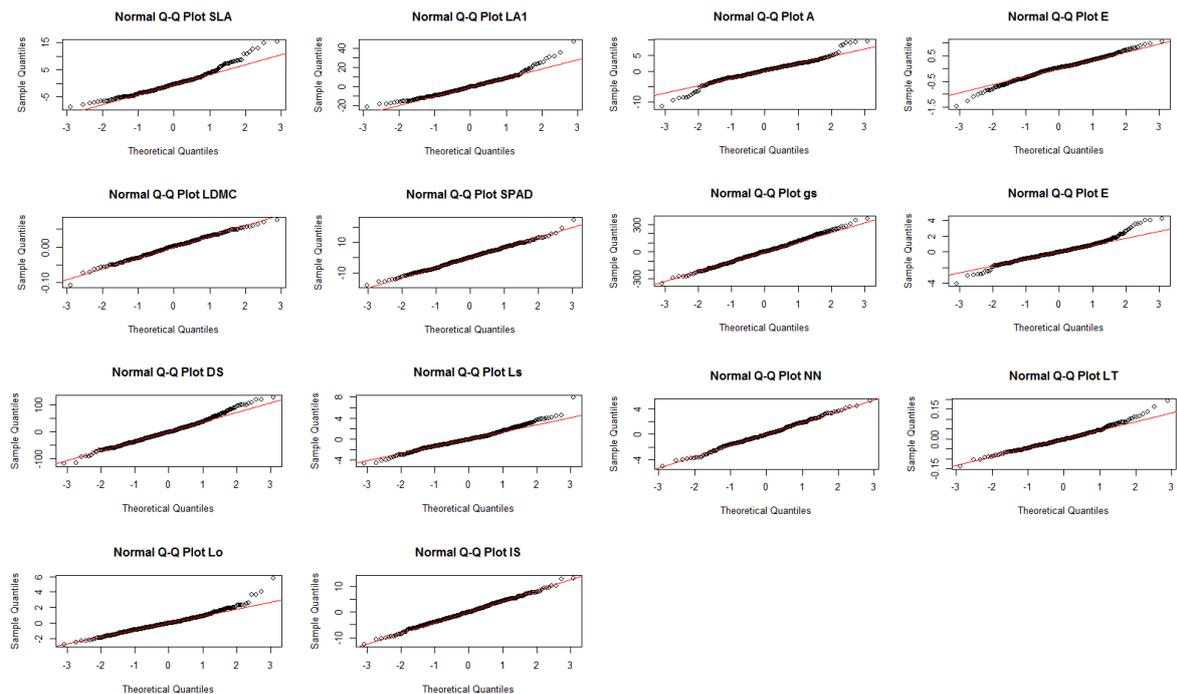


Figure 18 : Représentation Quantile-Quantile des résidus pour vérifier leur normalité. La ligne rouge est le résultat obtenu pour une loi de distribution normale. L'hypothèse de normalité des résidus et d'homoscédasticité peut être validé de manière visuelle lorsque l'ensemble des points issus des mesures (noir) sont proches de la droite théorique (rouge). C'est effectivement le cas pour l'ensemble

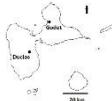
des traits.  14 traits sont examinés : aire spécifique foliaire (SLA), Pourcentage de masse sèche (LDMC), Surface foliaire (LA1), Indice de concentration en chlorophylle (SPAD), Taux d'assimilation de CO₂, transpiration E, efficacité d'utilisation de la transpiration (TUE), conductance stomatique (gs), longueur largeur et aire des stomates (Ls, ls, et As resp.) et des ostioles (Lo, lo et Ao resp.), Indice stomatique (IS), densité stomatique (DS), Nombre de nœuds depuis l'apex jusqu'à la deuxième feuille mature (NN), épaisseur de la feuille (LT). Source : A. Peter

Tableau 3 : Caractérisation chimiques et distribution granulométrique des agrégats du sol Oxisols (Duclos) et Vertisol (Godet). Source : A. Peter

Site	pH de l'eau	Matière organique	Azote total	CEC	Calcium	Taille des agrégats [μm]		
						< 2	2-50	> 50
		— g kg ⁻¹ —		— mol(+) kg ⁻¹ —	— g kg ⁻¹ —			
Oxisol	6.1	33.4	2.3	0.175	0.111	0.49	0.45	0.06
Vertisol	8.1	41.3	1.8	0.522	0.499	0.78	0.15	0.07

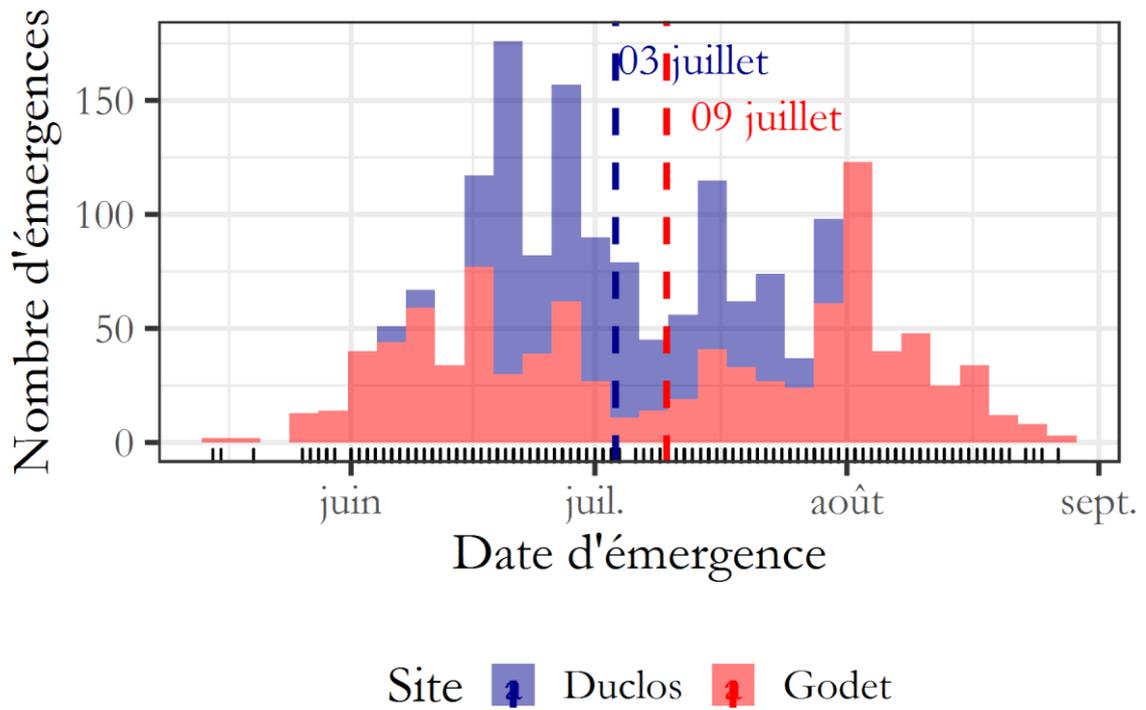


Figure 19 : L'évolution des émergences des semenceaux au cours du temps sur les sites de Duclos et Godet. En pointillé la date où 50% de l'ensemble des variétés a émergé. Source : A. Peter

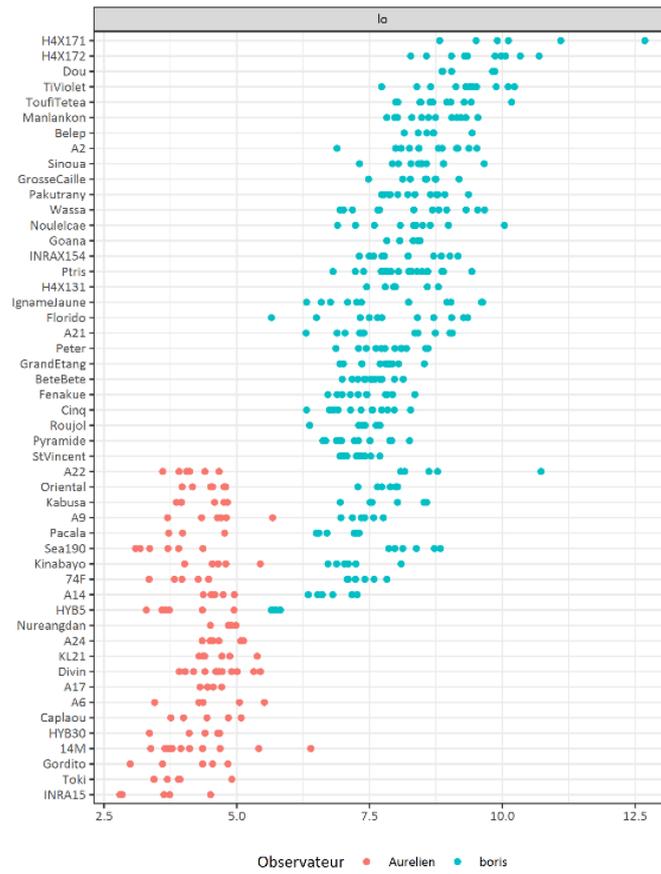


Figure 20 : Mesures de largeur des ostioles (lo) des variétés de Duclos et Godet. Les mesures sont différentes selon l'observateur. Cet effet augmente la variance résiduelle. Source : A. Peter

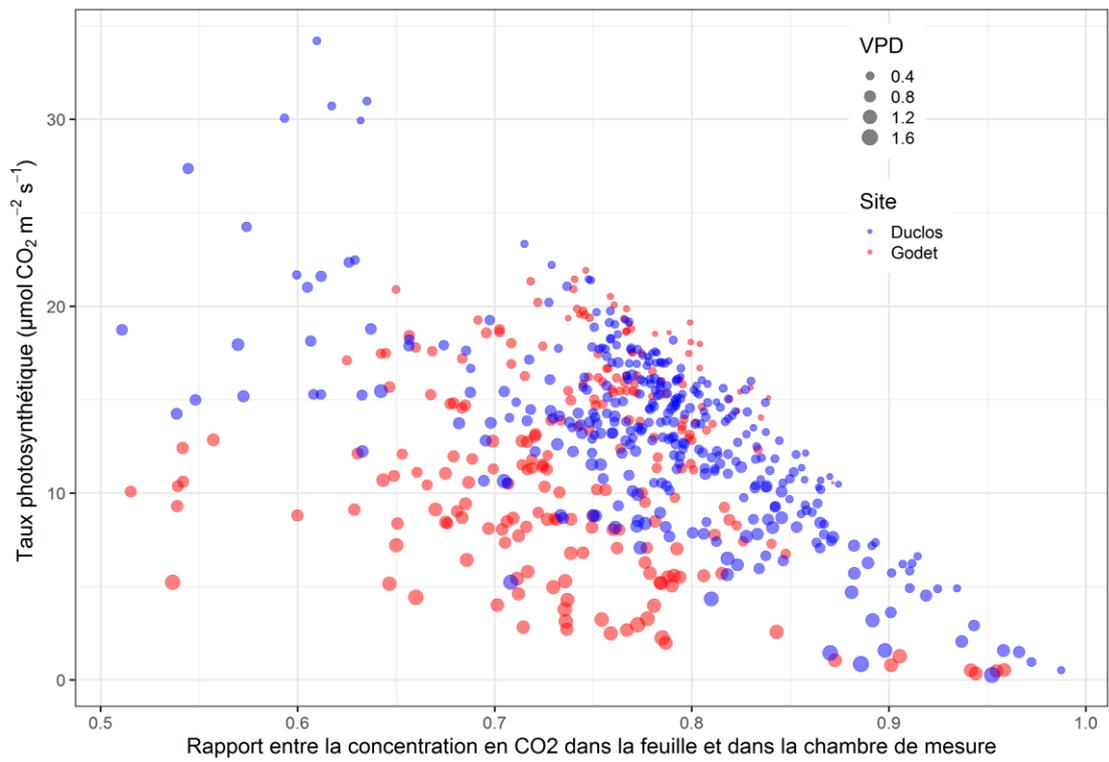


Figure 21 : Corrélation entre les mesure de taux photosynthétique et celles de concentrations en CO2 dans feuille et la chambre de mesure. Les points ont été colorés selon leur appartenance au site et leur taille est définie selon la valeur de VPD associée. A VPD = 0.4 une relation linéaire se dessine, mais s'estompe lorsque cette valeur augmente. Source : A. Peter

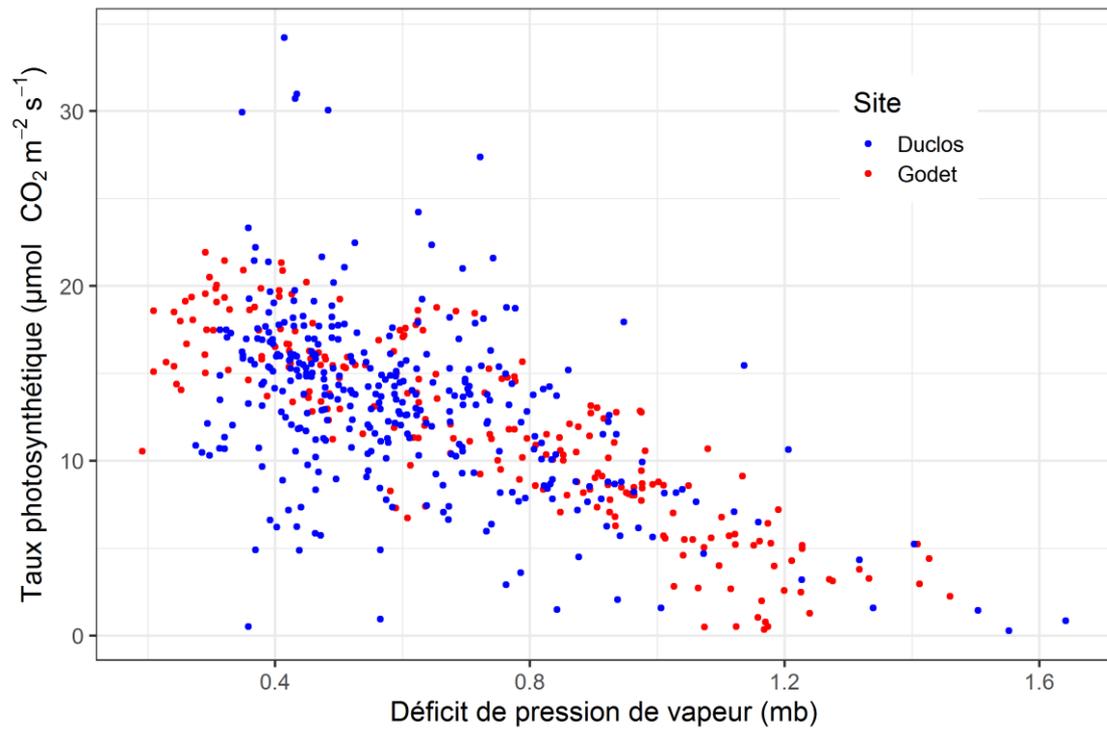


Figure 22 : Corrélation entre le taux photosynthétique et le déficit de pression de vapeur des variétés mesurées sur les deux sites. Les points ont été colorés selon leur appartenance au site. Source : A. Peter

Synthèse sur les mesures fluorimétriques

La photosynthèse est le processus photochimique qui permet aux organismes chlorophylliens de synthétiser de la matière organique à partir de dioxyde de carbone, d'eau et d'énergie lumineuse. Lors de l'absorption d'un photon, la chlorophylle α passe d'un état fondamental à un état excité supérieur ou inférieur selon l'énergie du photon. Cet état est instable et afin de retrouver son état fondamental, la chlorophylle passe successivement de l'état excité supérieur à inférieur en émettant de la chaleur et de l'état excité inférieur à l'état fondamentale, soit en réémettant un photon (fluorescence), en transférant son énergie à une molécule voisine (résonance) ou, enfin, en perdant un électron (photochimie). Lorsque le fonctionnement de la photosynthèse est maximal, Rosema *et al.* (1991) mesurent une répartition de 84 % pour la photosynthèse, 14 % pour la dissipation thermique et 2 % pour la fluorescence. L'émission par la chlorophylle d'un photon est moins énergétique que le photon absorbé initialement et donc d'une longueur d'onde supérieure, c'est-à-dire dans le rouge. La fluorescence chlorophyllienne peut donc être définie comme l'émission spontanée de lumière rouge à rouge lointain (entre 650 et 800 nm) émise par les tissus/organismes photosynthétiques quand ils sont illuminés par une lumière très énergétique (entre 400 et 700 nm ; Kalaji *et al.*, 2017). Dans ce spectre, les lumières bleues et rouges excitent la chlorophylle plus efficacement que la lumière verte (Kalaji *et al.*, 2017). Le rapport entre le nombre de photons émis et le nombre de photons absorbés est appelé le rendement quantique.

Si l'on éclaire une plante adaptée à l'obscurité, la fluorescence augmente jusqu'à un maximum (F_m), puis finit par diminuer jusqu'à une valeur stationnaire (F_s). Le rendement quantique de fluorescence est donc variable. En effet, le changement brutal du niveau d'illumination induit une augmentation rapide du rendement quantique de fluorescence qui atteint un maximum en un temps de l'ordre de la seconde. L'augmentation du rendement de fluorescence est due à la diminution rapide des accepteurs d'électrons dans la chaîne d'oxydoréduction. Cette absence d'accepteurs disponibles diminue l'efficacité photosynthétique de la plante. Ce phénomène induit à court terme une augmentation du rendement de fluorescence qui est une voie de dissipation de l'excès d'énergie absorbée. Par la suite, le rendement de fluorescence diminue lentement jusqu'à atteindre un niveau stationnaire (F_s). Cette extinction de la fluorescence est appelée le quenching et découle de l'arrivée de nouveaux accepteurs d'électrons (quenching photochimique) et de l'augmentation de l'efficacité de la dissipation thermique (quenching non photochimique).

La mesure de la variation de l'intensité de fluorescence apporte donc une information sur la capacité du système photosynthétique à convertir l'énergie lumineuse (Papageorgiou et Govindjee, 2004). Les courbes d'induction de la fluorescence constituent un moyen d'évaluer rapidement les détails photophysiques d'une plante (Figure 23). Cette courbe (classiquement appelées transitions « OJIP ») est généralement représentée sur une échelle de temps logarithmique, afin de permettre la visualisation des trois étapes sur un seul graphique. Ces étapes se rapportent à 3 processus différents (Schreiber *et al.* 1995, Schansker *et al.* 2005) :

- OJ est lié à la réduction du côté accepteur du photosystème II (PSII)
- JI représente la réduction du pool de plastoquinone
- IP représente la réduction du côté accepteur d'électrons du photosystème I (PSI)

Par leur sensibilité à l'état redox des composants de la chaîne de transport d'électrons, les mesures de fluorescence permettent de suivre de manière indirecte et d'interpréter de nombreux processus ayant lieu durant le transport d'électrons. Les différentes transitions

d'une courbe d'induction peuvent être utilisées pour mesurer le stress environnemental auquel sont soumis les plantes. Tandis qu'une grande partie du déficit hydrique induit la diminution de l'assimilation de CO₂ qui peut être attribuée à la fermeture des stomates, une autre partie est liée à une diminution d'efficacité photochimique de PSII et du transport d'électrons (Giardi *et al.*, 1996). Ceci peut être dû aux dommages des centres de réaction de PSII, mais peut également être provoqué par la diminution de la capacité de transport d'électron de PSII (Osmond, 1994).

Sensibilité de la mesure

Des mesures SPAD permettent de tenir compte de la variabilité de la concentration chlorophyllienne entre les échantillons et de corriger les valeurs des paramètres. L'estimation du stress hydrique se fait au moyen de mesures de potentiel hydrique foliaire nocturne. En effet, de nuit les stomates se ferment et on estime que le potentiel hydrique foliaire est proche du potentiel matriciel. On a donc une estimation du niveau hydrique du sol où se situe la plante.

Chambre à pression

Le potentiel hydrique foliaire de la plante est mesuré grâce à une chambre à pression (Scholander, 1965) qui estime la pression nécessaire qu'il faut appliquer sur le limbe d'une feuille pour faire sortir la sève. La pression est exprimée en Bar ou en Mpa et est toujours négative. Plus la pression nécessaire est grande, moins il y a d'eau libre dans la plante. Elle est mesurée en même temps que les relevés fluorimétriques, avec des périodes plus rapprochées selon les conditions climatiques présentes dans le milieu d'étude. La mesure de ce potentiel hydrique est faite de nuit car on a un équilibre hydrique entre la plante et le sol, dû à l'absence d'activité photosynthétique au sein de la plante (fermeture des stomates, pas/peu de transpiration foliaire).

Mesure du stress (DFI)

On utilise l'indice de stress hydrique **DFI** (Drought Factor Index), adapté de celui proposé par Oukarroum *et al.* (2007). En l'absence d'individus contrôles irrigués pendant toute la durée de l'expérimentation, on se basera sur les observations réalisées sur les feuilles pour lesquelles un potentiel hydrique minimal (**PHmin**) a été enregistré, ainsi qu'un maximal (**PHmax**). La valeur moyenne de PHmin et PHmax est également calculée (**PHmoy**). L'indice DFI utilise les valeurs de PI qui ont été mesurés aux dates correspondantes à PHmin, PHmoy et PHmax :

$$DFI = \log\left(\frac{PI_{PHmoy}}{PI_{PHmin}}\right) - 2\log\left(\frac{PI_{PHmax}}{PI_{PHmin}}\right)$$

L'indice de stress hydrique rend compte de l'intensité du stress subi par la plante (Oukarroum *et al.*, 2007). Le principe du DFI est qu'un génotype tolérant au stress hydrique devrait tolérer le stress hydrique plus longtemps que les génotypes sensibles. Pour donner justement plus d'importance aux génotypes tolérants, on double le poids lorsque le stress hydrique est deux fois plus important (PHmax). Donc les génotypes qui montrent les plus grandes réductions de PI pendant les derniers stades de culture ont aussi les valeurs de DFI les plus basses. On compare aussi les valeurs PI entre les génotypes qui ont des potentiels hydriques foliaires comparables pour étudier la tolérance au stress hydrique.

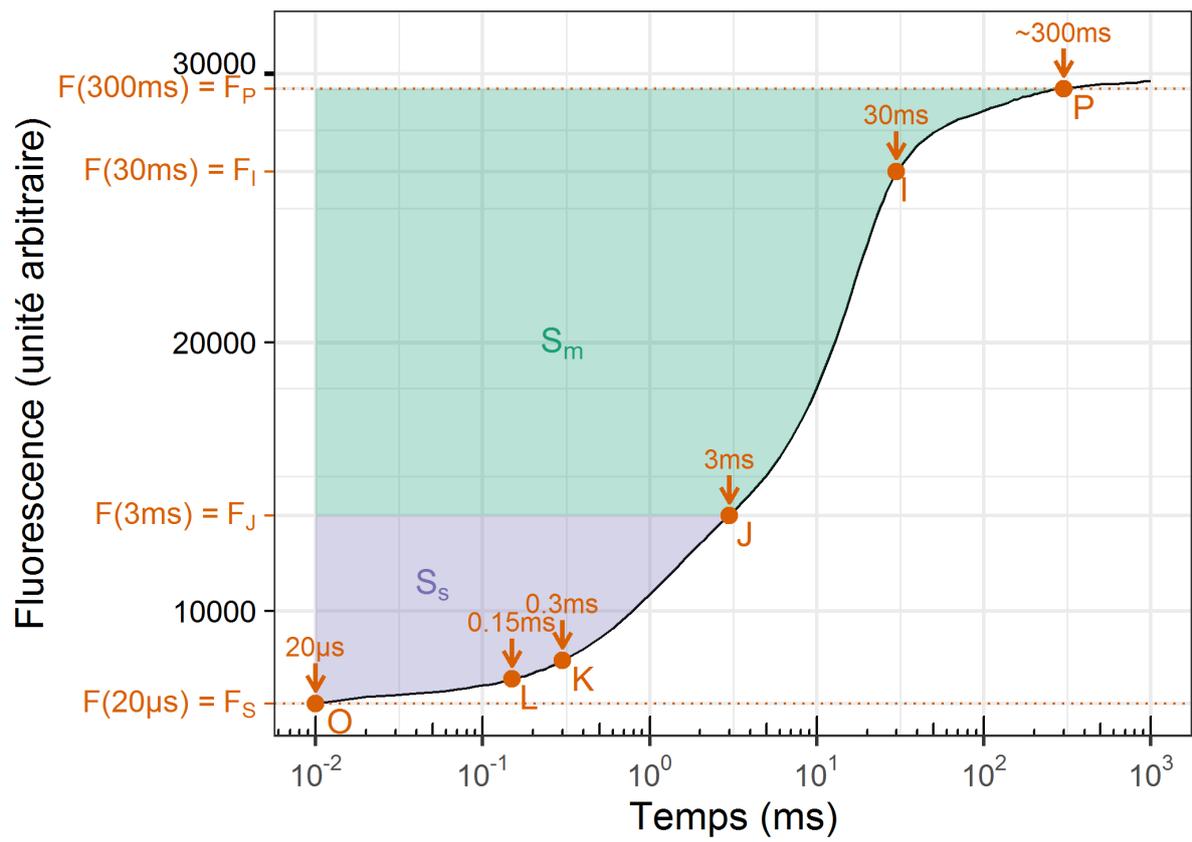


Figure 23 : Courbe typique d'induction de la fluorescence. Source : D. Cornet

Tableau 4 : Liste des paramètres calculés depuis les valeurs de fluorescence obtenu par Pocket Pea sur une durée de 1s. RC : Centre réactionnel ; Qa : Quinone a ; CS : Section de Coupe. Source : A. Peter (d'après Hansatech Instrument)

Paramètre	Définition
M0	Courbe initiale approximative du palier K. Probabilité qu'un exciton capturé par le RC (Centre Réactionnel) résulte en la réduction de Qa (Quinone a) en Qa-
Vj	Fluorescence relative au temps J
Psi0=ET0 / TR0	Probabilité qu'un exciton capturé peut bouger un électron au-delà de Qa- dans la chaîne de transport d'électron
Sm	Energie nécessaire pour fermer tous les RC. En cas de stress, indique l'étendue de l'inhibition des RCs
Ss	Quantité totale de Qa
N=Sm/Ss	Nombre d'évènements de réduction de Qa entre 0 tFm. Nombre de réductions par Qa
Sm/TFm	Activité moyenne de transport d'électron. Etat redox moyen de Qa
TR0/RC	Capture d'énergie au temps zéro par RC (Flux d'énergie capturé par RC)
ABS/RC	Flux d'énergie par RC. Indique la taille de l'antenne chlorophyllienne
ET0/RC	Transport d'électron au temps zéro par RC
DIO/RC	Flux d'énergie dissipée par la chaleur au temps zéro par RC
ABS/CS0=F0	Flux d'absorption par CS (Section de Coupe), approximé par F0
TR/CS0	Capture d'énergie par CS
ET/CS0	Transport d'électron par CS
RC/CS0	Densité de RC par CS
DIO/CS0	Flux d'énergie dissipée par la chaleur au temps zéro par CS
RC/ABS	Densité de RC par chlorophylle
RC/RCc	Fraction des RC qui restent actifs en cas de stress (RCc=nombre de RC sans stress hydrique)
Psi0/Vj	Réactions indépendantes de la lumière
PI	Indice de performance photosynthétique
DF	Force d'attraction basée sur l'absorption
P2G	Probabilité qu'un exciton d'une antenne collectrice se déplace vers une autre antenne collectrice dans une autre unité



Figure 24 : Fluorimètre (Pocket Pea) en position de mesure. La feuille est pincée par le clip contre lequel est appliqué directement l'appareil de mesure. Source : A. Peter

Tableau 5 : Protocole de mesure fluorimétrique avec suivi du potentiel hydrique et de la concentration en chlorophylle des feuilles échantillonnées. Source : A. Peter

Principales étapes	Description
1. Echantillonnage	Voir Partie Matériel & Méthode
2. Préparation de l'échantillon	<ul style="list-style-type: none"> • Localisation de la zone de mesure sur la feuille (2/3 de la feuille environ) • Pincer la feuille et s'assurer que l'opercule est en position ouverte
3. Prise de mesures fluorimétriques	<ul style="list-style-type: none"> • Appliquer l'appareil optique du Pocket Pea contre la pince • Presser le bouton de mesure tout en gardant le Pocket Pea et la pince l'un contre l'autre
4. Enregistrement des mesures fluorimétriques	<ul style="list-style-type: none"> • Pour retrouver les valeurs mesurées il faut les transférer sur un ordinateur par Bluetooth, équipé du logiciel Pea Plus.
5. Excision de l'échantillon	<ul style="list-style-type: none"> • Sectionner la feuille à la base du pétiole
6. Mesure du potentiel hydrique	<ul style="list-style-type: none"> • Insérer la feuille dans la chambre à pression (Fig. 9) • Pincer au niveau du pétiole et s'assurer que le système est hermétiquement fermé <ul style="list-style-type: none"> • Libérer l'air sous pression • Augmenter la pression jusqu'à ce que la sève commence à sortir du pétiole, la pression du potentiel hydrique foliaire est atteinte • Mesurer sur l'indicateur de la jauge la pression (MPa)
7. Mesure de la teneur en chlorophylle	<ul style="list-style-type: none"> • Retirer la feuille de la chambre à pression <ul style="list-style-type: none"> • Pincer la feuille • Réaliser quatre mesures sur la même feuille en trois endroits <ul style="list-style-type: none"> • Faire la moyenne des quatre mesures

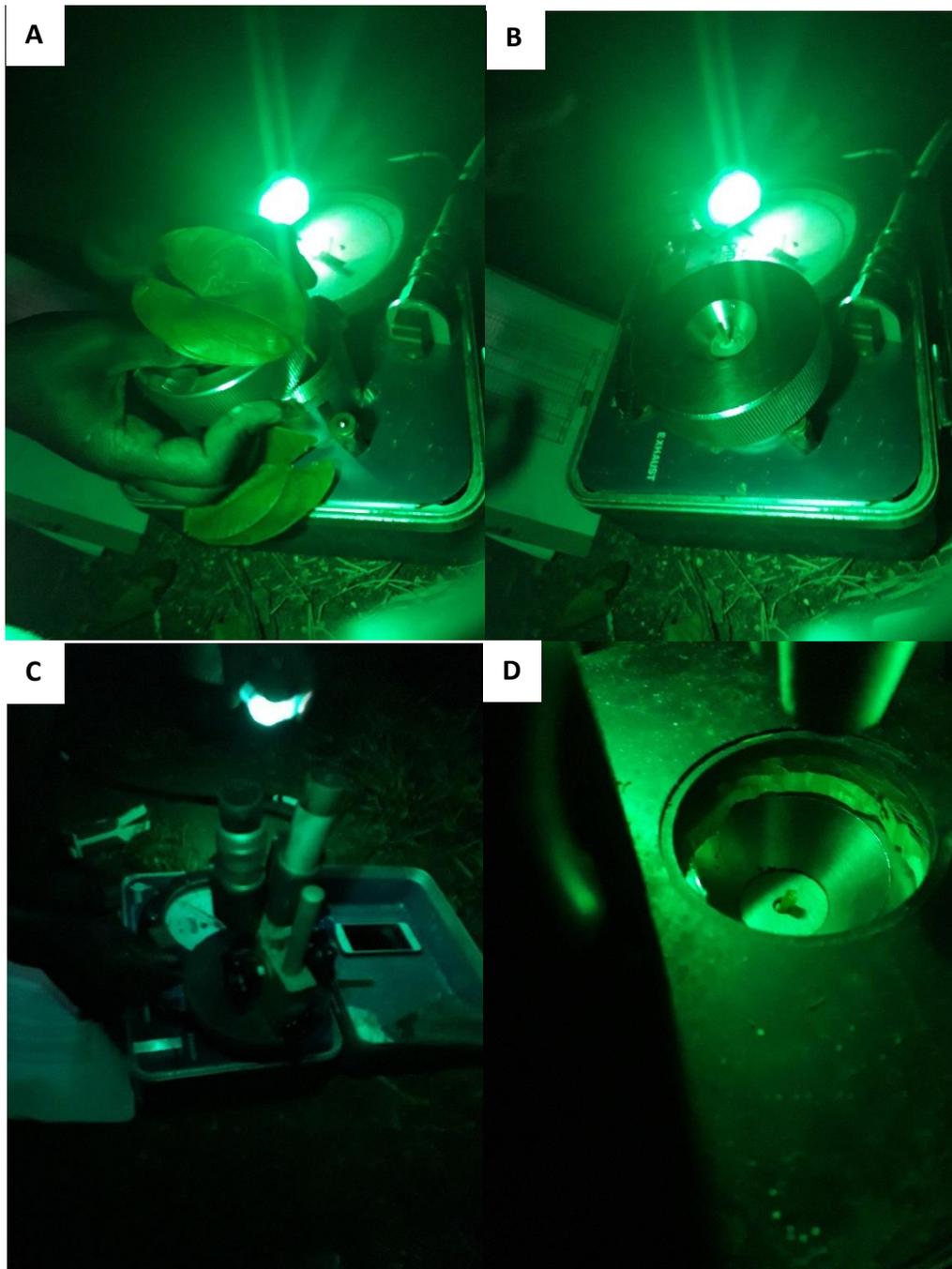


Figure 25 : Mise en place de la feuille excisée dans la chambre à pression. La feuille entourée d'un joint en caoutchouc et de pâte hermétique (a) est insérée dans la chambre à pression (b). On place par-dessus la zone d'observation une loupe binoculaire pour faciliter la lecture (c). On relève la pression dès qu'on voit de la sève émerger du pétiole (d). Source : A. Peter

	Diplôme : Ingénieur en horticulture Spécialité : Horticulture Spécialisation / option : SEPRO Enseignant référent : Mme MACHEREL Marie-Hélène
Auteur(s) : PETER Aurélien Date de naissance* : 09/11/1996	Organisme d'accueil : INRA Antilles-Guyane Adresse : Domaine Duclos Prise d'eau
Nb pages : 48 Annexe(s) : 32	97170 Petit-Bourg - Guadeloupe
Année de soutenance : 2019	Maître de stage : M TOURNEBIZE Régis
Titre français : Phénotypage d'une collection d'ignames (<i>Dioscorea alata</i> L.) et héritabilité au sens large de déterminants foliaires Titre anglais : Phenotyping of a collection of yams (<i>Dioscorea alata</i> L.) and broad-sense heritability of leaf traits	
Résumé (1600 caractères maximum) : L'igname (<i>Dioscorea</i> L.) est un tubercule qui sert d'aliments de base dans de nombreux pays intertropicaux. Sa demande croissante et la stagnation des rendements sont alarmantes alors que de nombreuses innovations variétales sont possible. L'objectif de cette étude est de caractériser une collection d'ignames, principalement des <i>D. alata</i> et d'évaluer leur variabilité variétale en se basant sur des traits foliaires. La mesure de leur héritabilité au sens large par des modèles mixtes montre qu'une part importante de la variabilité phénotypique est due au génome. Certains traits foliaires sont différemment corrélés les uns aux autres alors que d'autres ne montrent pas d'interactions. Certaines variétés révèlent des phénotypes contrastés qui ne seraient pas liés aux effets sites selon la modélisation. Ces travaux serviront de base pour initier le phénotypage haut débit, orienter les efforts de sélection (GWAS, études QTL, ...) sur les déterminants les plus intéressants, et améliorer la compréhension de la tolérance au stress hydrique de l'igname.	
Abstract (1600 caractères maximum): Yam (<i>Dioscorea</i> L.) is a tuber used as a staple food in many intertropical countries. Its rising growth and the yield's stagnation are alarming whereas numerous varietal innovations are possible. The goal of this study is to characterize a collection of yams, mainly <i>D. alata</i> , and assess the varietal variability based on leaf traits. The measurement of the broad-sense heritability by the mean of mixed models show that a large part of the phenotypic variability is due to the genome. Some traits are differently correlated the one to the others whereas other traits show no correlations. Some varieties have very contrasted phenotypes that are could not be due to the site's effects. This paper is a basement for the initiation of high throughput, move the selection's efforts (GWAS, QTL screening, ...) toward the most interesting traits, and improve the comprehension of drought tolerance in yams.	
Mots-clés : Igname ; Phénotypage ; Héritabilité ; Trait ; Corrélation Key Words: Yam; Phenotyping; Heritability; Trait; Correlation	

* Élément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires