

Stratégies de croissance et de défense anti-herbivore des ignames sauvages : leçons pour l'agronomie

D. MC KEY, B. DIGIUSTO, L. PASCAL, M. ELIAS

Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, Cnrs, 1919, route de Mende, Montpellier 34293 Cedex 05, France

E. DOUNIAS

Orstom, BP 1857, Yaoundé, Cameroun

Résumé — Les ignames (*Dioscorea* spp.) sont des monocotylédones, géophytes et lianescentes. Leurs stratégies de croissance et de défense anti-herbivore sont conditionnées par les caractéristiques associées à l'organisation anatomique des monocotylédones, en particulier, l'absence d'un cambium vasculaire dans les axes aériens et donc l'impossibilité d'effectuer une croissance secondaire. Les tiges des lianes doivent posséder un système vasculaire très performant. L'absence de croissance secondaire chez les ignames empêche la réparation des éléments conducteurs endommagés et ne permet pas l'addition de nouveaux éléments de phloème et de xylème pour alimenter un appareil aérien qui devrait s'accroître au travers des années. Ces facteurs limitent la durée de vie de l'appareil aérien des ignames. Chez les variétés cultivées et de nombreuses espèces sauvages, l'appareil aérien n'est maintenu qu'une seule saison. Chez d'autres espèces sauvages, il est renouvelé tous les deux ans ou plus. Les espèces d'ignames des forêts tropicales humides sont des plantes héliophiles. Une des fonctions principales du tubercule souterrain est donc d'alimenter la croissance du nouvel axe aérien jusqu'à la voûte de la forêt. Pendant cette phase de croissance à travers le sous-bois, la tige est non ramifiée et aphyllée. La protection du méristème apical durant cette phase est donc cruciale. L'attraction de fourmis agressives aux nectaires extrafloraux situés sur l'apex de la tige est un des mécanismes de protection anti-herbivore observé. Ces fourmis, par leur comportement, protègent de façon efficace les jeunes tiges contre les larves de Chrysomèles, principales consommatrices du méristème apical. Des implications de ces stratégies de croissance et de défense sont envisagées pour l'agronomie des ignames.

Abstract — Strategies of growth and anti-herbivore defense of wild yams: lessons for agronomy. Yams (*Dioscorea* spp.) are monocotyledonous lianescent geophytes. Their strategies of growth and anti-herbivore defense are conditioned by the constraints associated with the anatomical organisation of

monocots, in particular the lack of a vascular cambium in aerial stems and the consequent impossibility of secondary growth. Vine stems must have very efficient vascular systems, but absence of secondary growth in yams precludes repair of damaged conducting elements. Furthermore, absence of secondary growth makes it impossible for the plant to add new xylem and phloem to accommodate an aerial shoot system that would grow over many years. These factors restrict the lifetime of the aerial shoot system of yams. In cultivated varieties and in many wild species, the entire aerial apparatus lasts only a single growing season. In other wild species, the aerial apparatus is renewed after two or more years. Yams are heliophiles, and a principal function of the underground storage tuber in humid-forest yams is thus to fuel growth of the new aerial shoot to the forest canopy. During this phase of growth through the understory, the shoot is unbranched and leafless. Protection of the shoot's apical meristem during this crucial phase is at a premium. Among the mechanisms of anti-herbivore defense observed is the attraction of ants to extrafloral nectaries at the shoot apex. These ants, by their aggressive behaviour, effectively protect the young shoot apex against larvae of chrysomelid beetles that are the principal herbivores at this stage of growth. We discuss the implications of these strategies of growth and defense for the agronomy of yams.

Introduction

Le biologiste intéressé par l'évolution qui consulte la littérature sur les ignames — une littérature surtout agronomique — voit tout de suite que des questions importantes restent sans réponses. En cherchant pourquoi ces lacunes existent, nous

sommes arrivés à la conclusion que les questions, elles-mêmes, semblent n'avoir jamais été posées !

Pourquoi les tubercules d'ignames sont-ils plus riches en azote, en sels minéraux etc., que les tubercules comestibles d'autres plantes cultivées, comme le manioc, dont le tubercule semble être une excellente source d'énergie mais reste très pauvre en éléments nutritifs autres que les glucides ?

Quelle est la fonction adaptative des tubercules souterrains des ignames ? Est-elle différente d'autres plantes à tubercules ?

Pourquoi la croissance des ignames débute-t-elle par une phase aphyllé de plus ou moins longue durée ?

Ces questions peuvent sembler académiques, et loin des préoccupations des agronomes. Néanmoins, une bonne compréhension de l'organisme et de ses interactions avec le milieu permettrait de construire une base solide à tout programme de développement sur la biologie appliquée des ignames. Malgré les processus de domestication, les ignames cultivées partagent beaucoup de traits biologiques avec les ignames sauvages. De plus, les généticiens s'intéressent aux ignames sauvages comme source de nouveau matériel pour l'amélioration génétique des variétés cultivées. Les variétés spontanées des plantes cultivées ne sont pas seulement des ressources génétiques, elles sont aussi des ressources écologiques. C'est en comprenant comment les ignames sauvages utilisent l'information génétique en s'adaptant à leur milieu, que l'on devrait utiliser ces ressources génétiques de façon rationnelle. Nous espérons que nos observations sur la biologie des ignames sauvages apporteront une lumière intéressante — et, à terme, utile — pour l'agronome.

Selon notre analyse, les ignames constituent un modèle biologique unique, grâce à la combinaison de trois traits :

- elles sont des monocotylédones ;
- elles sont pour la plupart des géophytes ;
- la plupart d'entre elles ont un port lianescent.

Un thème récurrent à notre analyse est : « Comment l'adaptation des ignames à leur milieu est modelée par ces contraintes ».

Stratégies de croissance : particularités des monocotylédones

Les ignames sont des monocotylédones et sont, donc, soumises aux contraintes imposées par l'organisation morphologique et anatomique de ce groupe de plantes. TOMLINSON (1979, 1980) a décrit les traits majeurs de l'appareil végétatif des monocotylé-

done et leurs conséquences biologiques. Une des caractéristiques les plus importantes est l'absence d'un cambium vasculaire chez la plupart de ces plantes et, donc, l'absence d'une croissance secondaire des axes. La première conséquence de cette caractéristique morphologique se rapporte à l'ontogenèse. L'ontogenèse des monocotylédones comporte un stade précoce appelé « croissance d'établissement » qui correspond à l'élargissement graduel de l'axe primaire (TOMLINSON, 1979). En l'absence de croissance secondaire, il faut qu'au début de son élongation, la tige soit suffisamment épaisse pour se maintenir, et que le système vasculaire primaire soit suffisamment extensif pour alimenter la plante adulte. De plus, le manque de croissance secondaire rend difficile la réparation des tissus conducteurs endommagés. Enfin, l'organisation très déterminée de l'anatomie vasculaire des monocotylédones, liée à cette absence de croissance secondaire, impose des contraintes sur la ramification (TOMLINSON, 1980). Par conséquent, les monocotylédones sont particulièrement vulnérables aux prédateurs qui attaquent les méristèmes apicaux. Cela a conduit à l'élaboration de défenses contre ces prédateurs, par exemple la protection mécanique des méristèmes apicaux chez les palmiers et une diversité de défenses chimiques, surtout chez les géophytes. Une autre conséquence liée aux contraintes morphologiques imposées à la ramification est que le développement tardif des méristèmes « en réserve » — par exemple, le débouillage d'un méristème axillaire à la suite d'une attaque au méristème apical — nécessite la mise en place de nouvelles connexions vasculaires (TOMLINSON, 1980) et, certainement, un nouvel épisode de croissance d'établissement.

Les plantes géophytes et les herbivores : les insectes phytophages s'attaquant aux ignames

Les ignames, comme les autres géophytes, possèdent des organes souterrains qui assurent la pérennité de la plante et qui stockent des réserves. Les organes de stockage souterrains sont souvent la cible d'attaques d'herbivores : nématodes, insectes et vertébrés (ANDERSEN, 1987). Les tubercules des ignames n'y échappent pas. De nombreuses espèces de vertébrés consomment les tubercules des ignames, mais il semble exister très peu d'informations précises concernant la fréquence des attaques et leurs conséquences. Quant aux insectes phytophages, parmi les principaux ravageurs des ignames, on peut citer divers coléoptères (différents genres de la famille des

Scarabaeidae), dont les larves, dans toutes les régions tropicales, se développent dans les tubercules (DEGRAS, 1986). Ces coléoptères sont des spécialistes des ignames. Les tubercules des ignames cultivées subissent non seulement les attaques dans les champs, mais aussi pendant leur stockage après récolte. Une fois stockés, les tubercules sont sujets aux attaques de nombreux insectes non spécialistes. Aux coléoptères s'ajoutent alors des termites, des cochenilles et des lépidoptères (DEGRAS, 1986 ; DUMONT et MARTI, 1997). L'attaque des tubercules des ignames est facilitée par leur composition chimique (et surtout leur richesse en composés azotés). Ils offrent aux insectes un régime alimentaire relativement complet. Même la bruche du café et du cacao, insecte normalement granivore, peut se reproduire dans les tubercules d'ignames stockés (DEGRAS, 1986).

La richesse alimentaire des tubercules d'igname par rapport à d'autres tubercules, comme ceux du manioc, est bien connue (DEGRAS, 1986). Pourquoi les tubercules d'igname sont-ils si riches ? Cette richesse n'est pas le simple produit de la domestication, car elle se retrouve chez les tubercules des ignames sauvages. Le contenu en protéines des tubercules des ignames sauvages varie de 4,6 à 9,4 % du poids sec, et les minéraux comptent pour 1,7 à 6,1 % du poids sec (HLADIK et DOUNIAS, 1996). Par contre, le contenu en « protéines brutes » des tubercules du manioc est de l'ordre de 1 à 3 % du poids sec, et la teneur en minéraux est environ 2 % (DEVENDRA, 1977). Nous pensons que la richesse des tubercules d'ignames est liée à leur fonction biologique. Chez les plantes avec un appareil aérien pérenne important, la fonction principale du tubercule est probablement le stockage d'énergie pour faire face à une période défavorable. Ceci peut expliquer le contenu en hydrates de carbone du tubercule du manioc. Chez les géophytes, par contre, la fonction de l'organe de stockage souterrain est de renouveler l'ensemble de l'appareil aérien, ce qui nécessite le stockage non seulement d'énergie, mais aussi d'autres éléments nutritifs nécessaires à la construction du nouvel axe aérien. Cette richesse alimentaire du tubercule en fait une cible attractive pour les pathogènes et phytophages et constitue une faille dans la stratégie écologique des géophytes.

Un autre groupe écologique d'insectes parfois signalés comme ravageurs d'igname sont les insectes qui attaquent les jeunes tiges au début de la croissance. Il s'agit le plus souvent des coléoptères de la famille des *Chrysomelidae*, sous-famille des *Criocerinae* (*Crioceris*, *Lema* : DEGRAS [1986] ; *Lilioceris* : SCHMITT [1988]). En effet, la phase de croissance constitue une autre « faille » dans le cycle d'une géophyte : étape caractérisée par la présence prolongée d'un méristème apical, riche en éléments nutritifs, vulnérable aux ennemis et primordial pour la réussite

de la plante. La protection du méristème apical pendant cette phase doit être particulièrement importante pour une liane, où la vitesse de croissance verticale est souvent cruciale, et pour une monocotylédone, où le développement tardif d'un méristème latéral, prenant le relais en cas d'accident, se heurte à des problèmes morphologiques.

Défenses anti-herbivores des ignames sauvages

Les ignames possèdent une grande diversité de caractères qui fonctionnent dans la protection de la plante contre l'attaque par des herbivores et des pathogènes. Ces mécanismes de protection incluent des métabolites secondaires toxiques, comme les alcaloïdes et les saponines. Les types de composés secondaires présents chez les ignames sont connus pour leur rôle de défense chimique chez d'autres plantes (ROSENTHAL et BERENBAUM, 1992), mais leur rôle chez les ignames reste très peu étudié. Néanmoins, les alcaloïdes de certaines ignames ont une activité antifongique, et la toxicité de certains *Dioscorea* envers les insectes et les mammifères a été démontrée (DUMONT et MARTI, 1997). Les ignames possèdent aussi des défenses mécaniques comme les épines qui forment une couronne protégeant le tubercule de certaines espèces, ou d'autres caractères morphologiques qui rendent les tubercules difficilement accessibles, comme le plateau ligneux superficiel de certaines ignames de la forêt africaine (HLADIK *et al.*, 1984). Mais, parmi les défenses anti-herbivores, la possibilité de l'existence de défenses biotiques n'a jamais été étudiée chez les ignames. Pourtant de nombreuses espèces de *Dioscorea* possèdent des nectaires extrafloraux (CORRENS, 1888 ; ORR, 1926 ; ZIMMERMANN, 1932). Présents chez un grand nombre de plantes à fleurs, les nectaires extrafloraux sont connus pour leur attraction des fourmis qui à leur tour confèrent un certain degré de protection à la plante contre des insectes phytophages et d'autres herbivores (KOPTUR, 1992). Cette protection est variable selon l'espèce végétale et le type de fourmis, mais est souvent importante.

Les différents mécanismes de défense anti-herbivores jouent souvent des rôles complémentaires dans la protection de la plante, et un même individu peut avoir des défenses différentes à différentes étapes de son développement. Chez *D. praehensilis*, par exemple, les jeunes tubercules sont amers et donc peu appétissants. Mais au stade mature cette défense chimique est abandonnée, et le tubercule est protégé essentiellement par sa localisation en profondeur dans le sol.

La stratégie de croissance de *D. praehensilis*, igname sauvage de la forêt africaine

Les ignames n'échappent pas à ces contraintes spécifiques aux monocotylédones. En effet, certaines conséquences générales de l'organisation morphologique de ce groupe de plantes sont même accentuées chez les ignames, monocotylédones lianescentes et géophytes. Nous allons illustrer ce point grâce à l'interprétation de la stratégie de croissance d'une espèce que nous avons étudiée sur le terrain, avant d'examiner les implications de notre analyse pour l'étude d'autres ignames sauvages et domestiquées.

Dioscorea praehensilis Benth., espèce répartie dans les zones forestières de l'Afrique occidentale et centrale (BURKILL, 1985), est abondante dans le sud-est du Cameroun. Le cycle annuel de *D. praehensilis* est schématisé dans la figure 1. Présente dans la forêt primaire, cette igname est néanmoins plus fréquente en forêt secondaire. Elle est particulièrement abondante dans les vieilles jachères et les sites de villages abandonnés (HLADIK et DOUNIAS, 1996). La stratégie écologique de cette espèce comporte plusieurs éléments cruciaux. Tout d'abord, la plante est héliophile. En forêt, les plantules s'établissent essentiellement dans des chablis. Comme pour le genre *Dioscorea* en

général, les graines sont de taille relativement petite, contenant peu de réserves. Dans l'ombre du sous-bois, la croissance des plantules est très faible et leur mortalité très élevée (ELIAS, 1996 ; et données non publiées). Deuxièmement, la plante est pérenne et longévive : elle persiste lors de la fermeture du chablis. On trouve des plantes adultes dans des situations où la canopée est relativement haute, jusqu'à 30 m environ ou même plus (DIGIUSTO, 1996 ; DIGIUSTO *et al.*, soumis). Troisièmement, cette plante est une géophyte, un type de plante excessivement peu représenté dans les forêts tropicales humides (RICHARDS, 1952). L'ensemble de l'appareil aérien meurt à la fin de chaque saison de végétation, et la pérennité est assurée par des bourgeons partant des organes souterrains.

La courte durée de vie de l'appareil aérien nous semble être le caractère clef pour comprendre les particularités de cette espèce. Une des questions principales concernant la biologie de l'igname est, pourquoi l'ensemble des tiges aériennes de l'igname meurt-il après une seule saison de pluies ? Les ignames sont probablement les seules lianes de la forêt tropicale qui se comportent de cette façon. Nous pensons que l'explication se trouve dans deux caractéristiques des ignames. Tout d'abord, la plante est une liane. Une liane a besoin de tiges qui conduisent de façon très efficace l'eau et les sels minéraux. Deuxièmement, la plante est une monocotylédone, dont les axes sont incapables d'effectuer une croissance secondaire. Par conséquent, si les tissus vasculaires d'une tige sont endommagés, il n'existe pas de moyen de réparer ces dégâts. De plus, lorsque la croissance primaire est terminée, la tige n'a plus la possibilité d'ajouter du xylème et du phloème pour augmenter la surface foliaire avec le temps. Ces contraintes condamnent l'appareil aérien des ignames à un remplacement annuel (c'est le cas chez *D. praehensilis*, comme chez les ignames cultivées), ou dans d'autres cas (HLADIK *et al.*, 1984), bisannuel.

Mais pour une igname de la forêt tropicale humide, ce renouvellement annuel pose un problème. Pendant la saison sèche, la plante est limitée à ces structures souterraines. Quand la croissance redémarre, quelques semaines avant la saison des pluies, la production de feuilles, de fleurs et de fruits, nécessite l'atteinte de la canopée, qui peut se trouver jusqu'à 30 m plus haut. Les autres plantes héliophiles qui commencent leur vie dans un chablis, mais persistent lors de sa fermeture, ne sont pas confrontées à ce dilemme ; chez ces plantes, l'appareil aérien grandit au même rythme que le chablis se referme (figure 2a). Cette stratégie est exclue pour les ignames, dont l'ensemble de l'appareil aérien meurt au début de chaque saison sèche. Les ignames résolvent le problème par une autre stratégie (figure 2b). Les

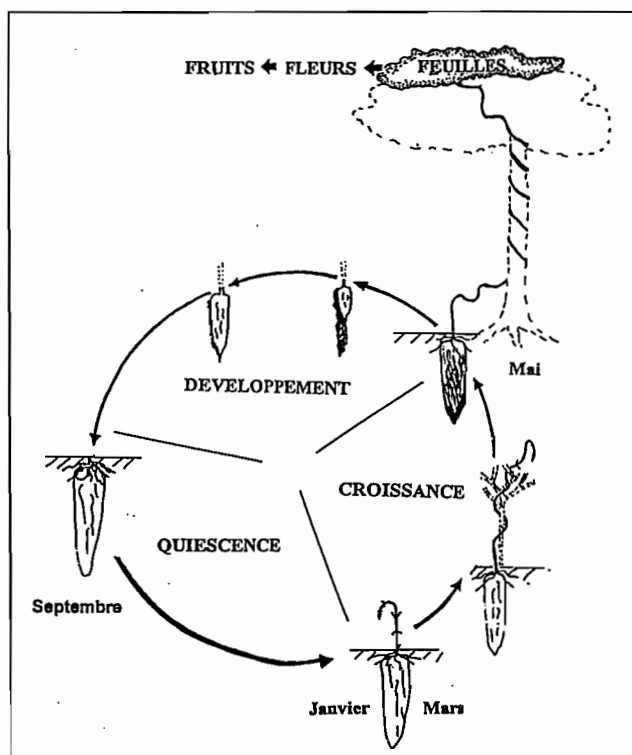


Figure 1. Le cycle annuel de renouvellement et de croissance de l'appareil photosynthétique et du tubercule charnu de *D. praehensilis* dans le sud-est du Cameroun.

Comment est-ce que les arbres et les lianes héliophiles se maintiennent dans un chablis qui se referme?

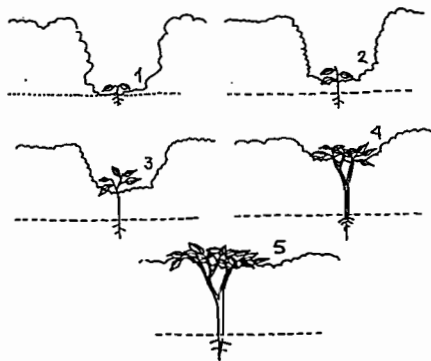


Figure 2(a). Schéma indiquant comment la plupart des arbres et des lianes héliophiles se maintiennent dans un chablis qui se referme.

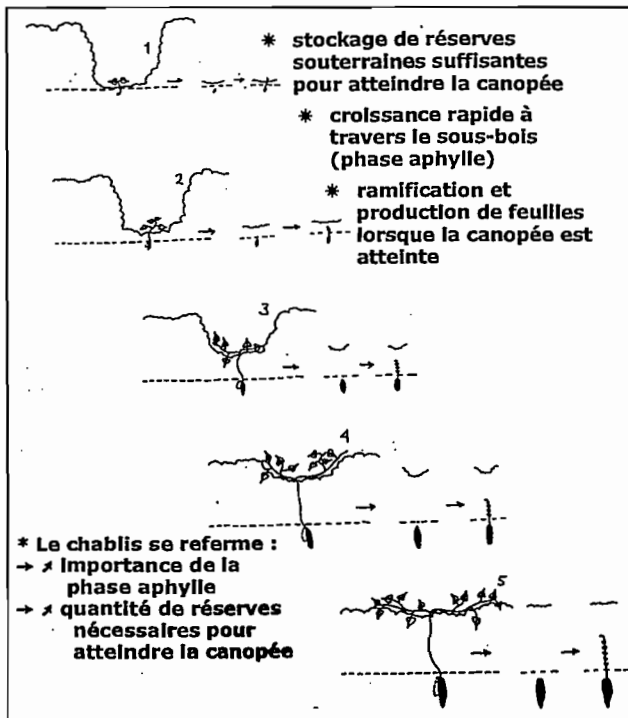


Figure 2(b). Hypothèse expliquant comment un pied de *D. praehensilis* se maintient dans un chablis qui se referme.

plantules, qui s'établissent dans un chablis, commencent à stocker des réserves souterraines. Quand la tige aérienne meurt, la plante a ainsi stocké assez de réserves pour atteindre la voûte du chablis au début de la prochaine saison des pluies. Chaque année, la canopée se trouvant de plus en plus haut, il faudra de plus en plus de réserves stockées pour l'atteindre. Selon notre interprétation de la stratégie de croissance de *D. praehensilis*, une fonction importante du tubercule serait donc de permettre le passage, chaque année du cycle de vie, du sol jusqu'à la canopée.

Chaque année, la croissance commence donc par une phase hétérotrophe, où la tige, alimentée par les réserves souterraines, pousse rapidement à travers le sous-bois ombragé. Pendant cette phase, la tige ne porte ni feuilles ni ramifications, mais uniquement des cataphylles (feuilles réduites en écailles) opposées. A l'aisselle de chaque cataphylle se trouve un méristème latéral, mais celui-ci ne se développe qu'en cas de perte du méristème apical. La production de feuilles photosynthétiques et de ramifications commence seulement lorsque la tige a atteint de bonnes conditions de luminosité. Au fur et à mesure que le chablis se referme, la phase aphyllé hétérotrophe est de plus en plus longue, et la quantité de réserves nécessaires pour atteindre la canopée devient de plus en plus importante.

La fonction de la phase aphyllé est de traverser le sous-bois aussi vite que possible, car la durée de la période photosynthétique annuelle dépend de la vitesse avec laquelle la plante arrive à la canopée et devient autotrophe. De plus, ce stade aphyllé doit être raccourci au minimum car c'est un stade vulnérable. L'absence de feuilles et de ramifications pendant cette phase permet à la tige de tout investir dans l'élongation de l'axe aérien. Cependant, durant toute cette période, la plante organise toute sa stratégie de croissance sur le méristème apical de cette unique tige. Un accident nécessiterait le débouillage d'un méristème axillaire, événement qui pose des problèmes particuliers chez les monocotylédones (TOMLINSON, 1980). De plus, le méristème axillaire étant beaucoup plus petit que le méristème apical détruit, son débouillage implique aussi un nouvel épisode de croissance d'établissement avant que le méristème axillaire ne puisse prendre le relais dans la croissance verticale. Chaque attaque subie par le méristème apical provoquerait ainsi un retard dans la mise en place de l'appareil photosynthétique. Il est concevable qu'une attaque d'herbivores sur le méristème apical pendant cette phase imposerait un « coût » à la plante, en terme de réduction de photosynthèse, tout à fait disproportionné par rapport à la quantité de tissu détruit par l'herbivore. Si ces hypothèses se vérifiaient, la plante serait soumise à une forte pression de sélection pour protéger, pendant cette phase cruciale, son méristème apical contre l'attaque des herbivores.

Stratégie de défense de *D. praehensilis* pendant la phase aphyllé

Quels sont les mécanismes qui peuvent assurer une telle protection ? La protection mécanique du méristème apical par des organes lignifiés, comme

observée par exemple chez les palmiers (TOMLINSON, 1980), est exclue ici à cause de l'élongation rapide de la tige. La défense chimique est une autre possibilité de protection. Comme d'autres monocotylédones géophytes, les *Dioscorea* contiennent des composés toxiques qui peuvent jouer ce rôle. A notre connaissance, il n'existe pas d'études des métabolites secondaires présents chez *D. praehensilis*, ni de leur localisation dans les différents organes de la plante, ni de leur rôle dans la défense anti-herbivore. Une telle étude reste une voie de recherche prometteuse. Cependant, la présence de composés toxiques ne constitue pas une défense absolue contre des herbivores adaptés.

Chez *D. praehensilis*, nous avons identifié un caractère qui semble être impliqué dans un mécanisme de protection de tout autre type, et qui joue un rôle particulièrement important durant la phase aphyllé de croissance verticale rapide. Pendant toute cette phase, la tige porte des cataphylles, et les 4 paires de cataphylles les plus proches de l'apex produisent du nectar extrafloral en quantité abondante. Ce nectar, riche en sucres et contenant aussi des acides aminés, attire des fourmis en grand nombre sur toute la région du méristème apical. Nos études expérimentales sur le terrain (DIGIUSTO, 1996 ; DIGIUSTO *et al.*, soumis) ont montré que la présence des fourmis diminue le taux d'attaque des tiges pendant ce stade aphyllé par le principal insecte phytophage présent dans le site, la chrysomèle *Lilioceris latipennis*, espèce apparemment inféodée aux ignames.

Implications de cette stratégie de croissance et de défense

Selon notre interprétation, le tubercule souterrain et la phase aphyllé des ignames assurent le passage à travers un sous-bois hostile, et la mise en place, aussi rapide que possible, de l'appareil photosynthétique. Cette idée expliquerait pourquoi la valeur nutritive du tubercule de l'igname est supérieure à celle des tubercules de beaucoup d'autres plantes. La fonction biologique du tubercule d'igname nécessite le stockage non seulement d'énergie mais aussi de matières premières comme l'azote et les sels minéraux.

Si notre interprétation de la stratégie de croissance des ignames est juste, certains caractères devraient varier de façon prévisible entre espèces, selon le type du milieu auquel l'espèce est adaptée. La hauteur de la canopée dans le type de forêt occupée par l'espèce, par exemple, devrait avoir une influence majeure. *D. praehensilis* se trouve surtout dans des forêts secondarisées avec une canopée relativement

basse. Comment ce type de croissance fonctionnerait-il dans des forêts plus âgées, avec une canopée plus élevée ? Plus la canopée se trouve en hauteur, plus la quantité de réserves nécessaires pour l'atteindre est grande et plus le temps nécessaire pour effectuer le passage du sol à la canopée est long. Quand ce passage devient trop long, il ne pourrait donc pas être effectué chaque année. Il est intéressant de noter que l'espèce d'igname sauvage la plus typique de la forêt primaire du sud-est Cameroun, *D. mangelotiana*, est caractérisée par un tubercule énorme, une tige épaisse qui peut monter jusque dans les cimes des arbres les plus élevés, et un cycle bisannuel de renouvellement des tubercules charnus et de l'appareil aérien (HLADIK *et al.*, 1984 ; HLADIK et DOUNIAS, 1996).

Conclusion : questions pour l'agronome

La croissance des ignames et l'amélioration génétique

Si nos hypothèses sur les fonctions du tubercule et de la phase aphyllé chez les ignames de forêt se vérifient, elles pourraient contribuer à une meilleure compréhension de l'écologie des ignames sauvages qui figurent dans les programmes d'amélioration génétique des variétés cultivées, et à une meilleure utilisation de ces ressources génétiques. Les concepts avancés ici peuvent aussi aider à une meilleure compréhension de certains aspects du comportement des variétés cultivées elles-mêmes.

Intensification des cultures et problèmes de ravageurs

Comme pour les autres parasites, les attaques d'insectes risquent de devenir plus fréquentes avec l'intensification des cultures. Par exemple, les ignames à tubercules non toxiques de la forêt africaine semblent être protégées en grande partie par leur rareté : dans ces peuplements végétaux très diversifiés, ces tubercules comestibles sont difficiles à trouver pour les herbivores. Concentrées dans des champs, avec une culture de plus en plus intensive, les ignames deviendront-elles une cible de plus en plus attirante pour leurs ennemis ? Ce risque semblerait augmenté si le temps de jachère est réduit, voire éliminé, et si l'érosion de la diversité génétique facilite l'adaptation des ravageurs. Il serait prudent d'anticiper ces problèmes et d'étudier de plus près les ignames et leurs insectes phytophages.

Les métabolites secondaires des ignames et la sélection artificielle

Il semble que l'on ne connaisse rien sur la réponse des métabolites secondaires des ignames à la sélection artificielle lors de la domestication. Lors de la domestication de certaines ignames, une sélection humaine consciente a éliminé les substances toxiques des tubercules des ancêtres sauvages (DEGRAS, 1986). Cependant la domestication des plantes comestibles a souvent eu un effet sur les substances toxiques des organes non consommés par l'Homme. Dans un milieu où la plante est plus ou moins protégée des herbivores, et où la sélection favorise une productivité augmentée, les plantes qui investissent peu dans la défense chimique peuvent être favorisées (FEENY, 1976). La sélection humaine inconsciente a-t-elle eu un effet sur les teneurs en composés secondaires dans les parties des ignames domestiquées autres que les tubercules ? Dans le cas échéant, quelles peuvent être les conséquences pour l'interaction des ignames avec leurs ravageurs dans un contexte de culture intensifiée ?

Les nectaires extrafloraux et les ignames : Comme nous l'avons vu, les nectaires extrafloraux sont très largement répandus dans le genre *Dioscorea*. Cependant les études publiées sur les nectaires extrafloraux des ignames sont dans l'ensemble vieilles, fragmentaires, et descriptives. Comme c'est le cas pour les autres caractères liés à la défense anti-herbivore des ignames, un grand travail d'écologie reste à faire. La protection par les fourmis joue-t-elle un rôle important chez d'autres espèces d'igname ? Au moins certaines espèces d'igname domestiquées sécrètent du nectar extrafloral. L'attraction des fourmis constitue-t-elle un potentiel pour la mise au point d'une stratégie de contrôle biologique des ravageurs ?

Le revers de la médaille « fourmis » est que les fourmis attirées au nectar peuvent aussi protéger des cochenilles productrices du miellat, dont les fourmis sont friandes. La possibilité d'interactions plantes-fourmis-cochenilles, interactions qui peuvent être néfastes à la plante, n'est pas à exclure.

Finalement, les nectaires foliaires de certaines ignames hébergent souvent des accumulations importantes de bactéries (MILLER, 1990). La nature de l'interaction entre la plante et ces bactéries est très mal étudiée, mais semble être au moins, dans certains cas, bénéfique pour la plante (MILLER et REPORTER, 1987). Ces interactions, et le rôle potentiel des fourmis dans la dispersion des bactéries (possibilité proposée par S. MANTELL, comm. pers.), constituent des axes prometteurs de recherche (MILLER, 1990).

Remerciements

Nous remercions le ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique de la République du Cameroun pour la permission de conduire ces recherches. Notre recherche a été financée en partie par la Fondation Leakey (California, Etats-Unis) qui a attribué un *Foraging Peoples Fellowship* à E. DOUNIAS. Nous remercions aussi Martine HOSSAERT-MCKEY et Marie-Charlotte ANSTETT pour leurs commentaires sur le manuscrit.

Références bibliographiques

- ANDERSEN D.C., 1987. Below ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62 (3) : 261-286.
- BURKILL H.M., 1985. The useful plants of west tropical Africa. Vol. 1. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 960 p.
- CORRENS C., 1888. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von *Dioscorea*. *Sitzungsberichte der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematische-naturwissenschaftl Klasse* 97 1 (3).
- DEGRAS L., 1986. L'igname. Paris, France. Maisonneuve et Larose, 408 p.
- DEVENDRA C., 1977. Cassava as a feed source for ruminants. In *Cassava as animal feed*. NESTEL B., GRAHAM M., (Eds). International Development Research Centre, Ottawa, Canada, p. 107-119.
- DIGIUSTO B., 1996. L'igname et les fourmis : effets de la défense biotique et de l'herbivorie sur la croissance d'une liane tropicale à tubercule souterrain, *Dioscorea praehensilis*. DEA de biologie de l'évolution et écologie. Université Montpellier II-Ensam, Montpellier, France, 28 p.
- DIGIUSTO B., PASCAL L.M.C., MCKEY D.B., DOUNIAS E., 1997. Extrafloral nectaries: ecological and potential physiological roles during the exploratory growth phase of *Dioscorea praehensilis* (Dioscoreaceae) (soumis).
- DUMONT R., MARTI A., 1997. Panorama sur l'igname. Ressource millénaire et culture d'avenir. Cirad-ca, Montpellier, France, 187 p.
- ELIAS M., 1996. Importance des conditions lumineuses pour la germination et la croissance de plantules de l'igname sauvage *Dioscorea praehensilis*. Stage complémentaire de Dea de biologie de l'évolution et écologie, université Montpellier II-Ensam, Montpellier, France.
- FEENY P., 1976. Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interaction between plants and insects*. WALLACE J.W. et MANSELL R.L., (Eds). Plenum Press, New York, USA, p. 1-40.

- HLADIK A., BAHUCHET S., DUCATILLION C., HLADIK C.M., 1984. Les plantes à tubercules de la forêt d'Afrique centrale. *Revue d'écologie la terre et la vie* 39 : 249-290.
- HLADIK A. et DOUNIAS E., 1996. Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *In* L'Alimentation en forêt tropicale. Interactions bioculturelles et perspectives de développement. HLADIK C.M., HLADIK A., PAGEZY H., LINARES O.F., KOPPERT G.J.A. et FROMENT A., (Eds) Unesco-Mab, Paris, France. p. 275-294.
- KOPTUR S., 1992. Extrafloral nectary mediated interactions between insects and plants. *In* Insect-plant interactions. Vol. IV. BERNAYS E., (Ed.). CRC Press, Boca Raton, USA, p. 81-129.
- MILLER I.M., 1990. Bacterial leaf nodule symbiosis. *In* Advances in botanical research Vol. 17. Academic Press, New York, USA, p. 163-234.
- MILLER I.M., REPORTER, M. 1987. Bacterial leaf symbiosis in *Dioscorea sansibarensis* : morphology and ultrastructure of the acuminate leaf glands. *Plant, Cell and Environment* 10 : 413-424.
- ORR M.Y., 1926. On the secretory organs of the Dioscoreaceae. Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh, UK, 73 : 133-147.
- RICHARDS P.W., 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 450 p.
- ROSENTHAL G.A., BERENBAUM M.R., 1992. Herbivores : their interactions with secondary plant metabolites. 2 Vols. Academic Press, San Diego, USA.
- SCHMITT M., 1988. The *Criocerinae* : biology, phylogeny and evolution. *In* Biology of *Chrysomelidae*. JOLIVET P., PETITPIERRE E., HSIAO T.H., (Eds.). Kluwer Academic Publishers, p. 475-495.
- TOMLINSON P.B., 1979. Juvénilité et néoténie chez les monocotylédones. Bulletin de la Société botanique de France. Actualités botaniques 3 : 227-32.
- TOMLINSON P.B., 1980. Monocotyledonous habit in relation to morphology and anatomy. *In* Petaloid monocotyledons : horticultural and botanical research. Linnean Society Symposium Series n° 8. BRICKELL C., CUTLER D.F., et GREGORY M., (Eds). Academic Press, New York, USA, p. 7-20.
- ZIMMERMANN J. G., 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beihefte zum botanischen Centralblatt 49 : 99-196.

Mc Key D., Digiusto B., Pascal L., Elias M., Dounias Edmond.
(1997)

Stratégies de croissance et de défense anti-herbivore des
ignames sauvages : leçons pour l'agronomie

In : Berthaud Julien (ed.), Bricas N. (ed.), Marchand J.L. (ed.)
L'igname, plante séculaire et culture d'avenir = Yam, old plant
and crop for the future

Montpellier : CIRAD, 181-188. L'Igname, Plante Séculaire et
Culture d'Avenir : Séminaire International, Montpellier (FRA),
1997/06/03-06. ISBN 2-87614-313-5