l'Alimentation en forêt tropicale

interactions bioculturelles et perspectives de développement

Sous la direction de : Claude Marcel HLADIK,
Annette HLADIK, Hélène PAGEZY, Olga F. LINARES
Georgius J.A. KOPPERT et Alain FROMENT

UNESCO

Volume I
Les ressources alimentaires : production et consommation

Environnement et développement

L'ALIMENTATION EN FORÊT TROPICALE
Interactions bioculturelles et perspectives de développement

Volume I
Les ressources alimentaires : production et consommation

Sous la direction de : Claude Marcel HLADIK, Annette HLADIK, Hélène PAGEZY, Olga F. LINARES, Georgius J.A. KOPPERT et Alain FROMENT

L'homme et la biosphère
Éditions UNESCO

Les faits et opinions exprimés dans cet ouvrage sont ceux de leurs auteurs
et non pas nécessairement ceux de l'UNESCO.

Les appellations employées dans cet ouvrage
et la présentation des données qui y figurent n'impliquent
de la part du Secrétariat de l'UNESCO aucune prise de position
quant au statut juridique des pays, territoires, villes ou zones,
ou de leurs autorités, ni quant au tracé de leurs frontières ou limites.

Maquette : aeiou, Françoise Maurel, Christina Ottaviano

Mise en page informatique réalisée par G.J.A. Koppert et C.M. Hladik
au Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy (France)

Publié en 1996 par l'Organisation des Nations Unies
pour l'éducation, la science et la culture
7, place de Fontenoy, 75352 Paris 07 SP
Imprimé par l'imprimerie Jouve, 53100 Mayenne
N° 241335H. - Dépôt légal : décembre 1996

ISBN 92-3-203381-X

© UNESCO 1996

PRÉFACE

Nous présentons un ensemble de connaissances sur les ressources alimentaires des forêts tropicales et leurs utilisations, sous la forme d'un ouvrage en deux volumes qui constitue un prolongement de celui que nous avons publié en anglais dans la série UNESCO-MAB[1]. Beaucoup plus qu'une simple traduction des chapitres revus et mis à jour de ce premier ouvrage en anglais, nous avons voulu apporter des éléments récents originaux, constituant 12 nouveaux chapitres ; et la révision des textes des auteurs francophones et anglophones a souvent abouti à une version entièrement nouvelle. Faisant ainsi le point sur les connaissances relatives aux stratégies alimentaires et aux adaptations des populations des régions tropicales – adaptations de nature biologique et culturelle –, nous espérons, en mettant ces données à la disposition des responsables des projets de développement, contribuer à une gestion durable et équitable des ressources dans le respect des communautés locales. C'est dans ce but et pour en assurer une diffusion efficace que le Ministère Français de la Coopération a contribué au financement de cette publication.

Notre méthode de travail a permis de nous appuyer sur l'ouvrage déjà réalisé dans le cadre de l'UNESCO. Tous les membres du Comité Éditorial de ce nouvel ouvrage en français ont collaboré aux traductions et à la mise au point des différents chapitres, en soumettant les textes à des *reviewers* compétents et en proposant aux auteurs les transformations nécessaires pour aboutir à un ensemble homogène. Cette participation enthousiaste d'un très grand nombre de scientifiques, en dépit du large champ des disciplines couvertes et des nombreuses régions forestières tropicales où les études ont été réalisées, ne peut évidemment pas prétendre à l'exhaustivité. Cependant, au début de chacune des parties qui structurent le contenu de cet ouvrage, un chapitre de généralités permet de situer les différentes études les unes par rapport aux autres, dans le contexte actuel des connaissances, avec une mise au point bibliographique et une discussion des concepts.

---

(1) Hladik, C.M., Hladik, A., Linares, O.F. Pagezy, H., Semple, A. et Hadley, M. (1993). *Tropical Forests, People and Food. Biocultural Interactions and Applications to Development.* Man and the Biosphere Series, 13 (Paris : UNESCO et Carnforth : The Parthenon Publishing Group).

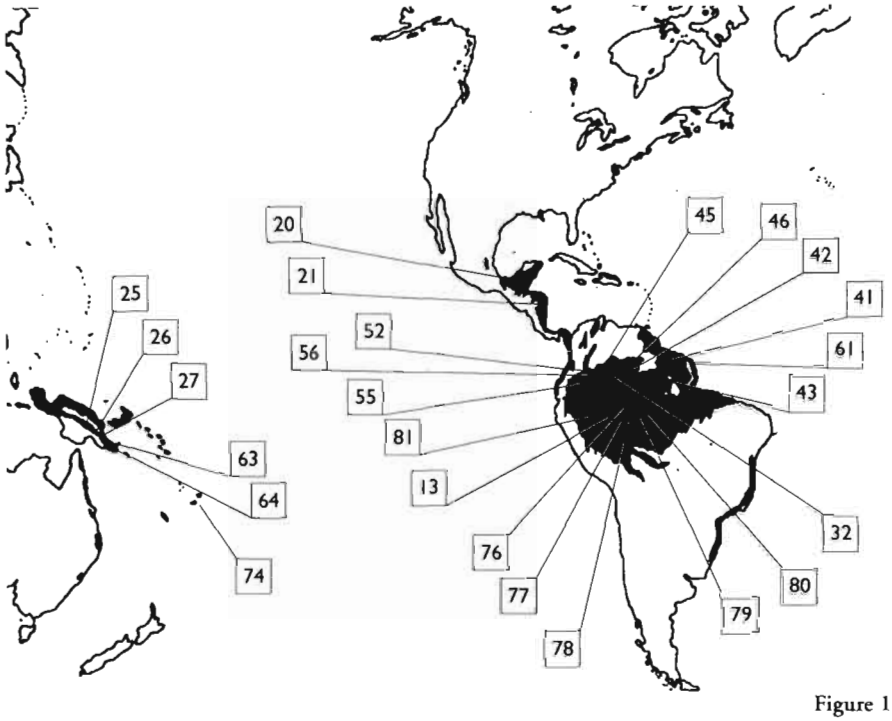
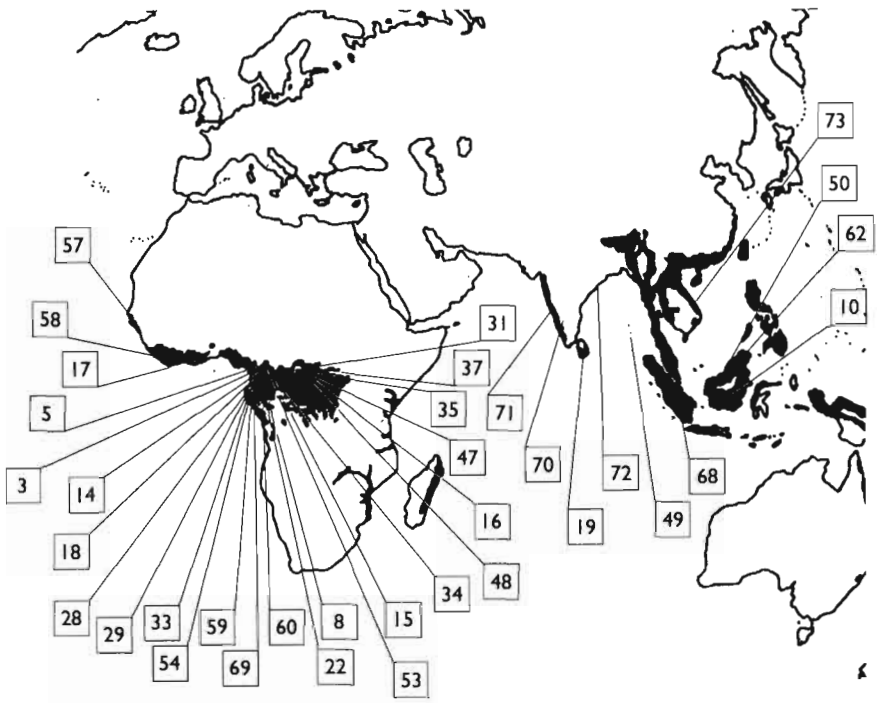


Figure 1
Les numéros encadrés correspondent aux chapitres du présent ouvrage incluant des études locales ou régionales aux emplacements désignés sur ce planisphère des forêts tropicales.

Nous avons cherché à maintenir l'approche interdisciplinaire qui était celle du symposium UNESCO[2] à partir duquel l'ouvrage a pris sa forme. Cette approche interactive où les phénomènes biologiques et culturels sont envisagés simultanément, permet de comprendre la grande diversité des modes de vie et de l'alimentation. Par l'étude des *interactions bioculturelles*, nous voulons prendre la mesure dans laquelle les différentes communautés peuvent à la fois modeler le milieu et s'adapter à son contact.

(2) Le symposium international « L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et applications au développement » s'est tenu à l'UNESCO, Paris, du 10 au 13 septembre 1991, avec le soutien financier et technique de la FAO, de l'ACCT, des Ministères Français de la Coopération et des Affaires Étrangères, du Ministère Allemand de la Coopération Économique (GTZ), de l'ORSTOM, du Muséum National d'Histoire Naturelle et du CNRS. Son Comité Scientifique (S. Bahuchet, R.C. Bailey, S. Beckerman, F. Bourlière, G. Condominas, A. Ducros, D. Dufour, A. Froment, I. de Garine, M. Hadley, R. Hames, A. Hladik, C.M. Hladik, M. Kabala, O.F. Linares, M.L. Mashako, R. Ohtsuka, R.A.A. Oldeman, U. Pingle, H. Pagezy, A. Prinz et L.E. Sponsel) était piloté par un Comité d'Organisation sous la responsabilité de C.M. Hladik (CNRS, UMR 9935), au Muséum National d'Histoire Naturelle (Laboratoire d'Écologie Générale, à Brunoy).



(*suite de la légende de la page ci-contre*) Les numéros de 36 chapitres portant sur un thème général ou concernant différents blocs continentaux ne sont pas figurés sur ce planisphère.

Ces différentes approches du milieu forestier et des populations vivant à son contact ont été menées sur des terrains variés, couvrant quasiment l'ensemble des forêts tropicales d'Afrique, d'Asie et d'Amérique (figure 1). Cependant, en fonction des priorités institutionnelles, des traditions universitaires ou simplement des possibilités matérielles des différents chercheurs impliqués dans cet ouvrage collectif, certains types d'études sont nécessairement répartis inégalement sur le terrain (par exemple de nombreux ethnologues se sont intéressés aux populations du Bassin Amazonien, alors que les aspects biologiques de la nutrition ont été davantage étudiés dans les forêts tropicales d'Afrique).

Nous avons mis à profit cette grande diversité des études et des lieux pour observer les similitudes, les différences et les possibilités de transfert des connaissances d'une région à l'autre ; mais sans perdre de vue que le contexte local et culturel détermine les possibilités d'applications. Les transferts horizontaux de technologies (par exemple entre deux pays du Sud) sont en fait ceux qui ont les plus fortes chances de porter leurs fruits. Dans la dernière partie de cet ouvrage, nous en montrons plusieurs exemples et ouvrons des perspectives sur l'avenir d'une gestion durable des forêts tropicales.

Les différents chapitres de cet ouvrage collectif se situent dans des domaines scientifiques très diversifiés – allant de la physiologie à l'ethnologie – où l'usage du vocabulaire des spécialistes ne facilite pas la mise en perspective des problèmes qui recoupent plusieurs de ces champs d'études spécialisées. Cela a nécessité, de la part des auteurs et du Comité Éditorial, certaines adaptations des textes, afin que l'ensemble reste accessible au lecteur qui cherche à saisir comment les phénomènes biologiques et culturels viennent ensemble interférer dans le réseau complexe des *interactions bioculturelles.* Nous avons évité (ou explicité) les abréviations mais il reste nécessairement des termes spécialisés; et, pour conserver la rigueur des données, nous n'avons pu éviter l'usage de la notation phonétique internationale dans les études incluant les bases linguistiques des populations à tradition orale.

Ces considérations sur les termes spécialisés nous amènent à une remarque plus générale sur la façon de désigner les différentes communautés et les différents peuples. Les ethnologues et autres chercheurs en sciences de l'Homme et de la société, pour ne pas porter atteinte à la dignité des sociétés dont ils étudient le fonctionnement, adoptent généralement le terme par lesquels chaque groupe se désigne et désigne l'ensemble des personnes qui se rattachent à leur culture. Ainsi le terme « Inuit » a remplacé le mot « Eskimo » qui était, à l'origine, utilisé par des populations voisines de ces chasseurs de l'Arctique et qui les désignaient expressément (et de façon peu respectueuse) comme des « mangeurs de viande crue ». On peut alors se demander pourquoi le terme « Pygmée », qui est également utilisé par les populations voisines de ces communautés forestières pour les désigner – souvent sans respect – revient très souvent au fil des chapitres du présent ouvrage. Nous l'avons fait en gardant à l'esprit tout le respect – et même l'admiration – que nous portons à ces peuples de la forêt. En fait, les divers groupes pygmées parlent des langues différentes et se désignent par des noms différents; mais tous ensemble, ils constituent une entité culturelle: ils ont, notamment, une base commune de connaissances sur la forêt dense africaine qui leur permet d'en utiliser les multiples ressources. Cela transparaît des écrits récents à leur sujet et donne au terme qui les désigne une connotation des plus positives. Comme pour tous les autres peuples des forêts tropicales dont l'étude est abordée dans cet ouvrage, nous nous efforçons de juger avec un grand respect tout ce qui concerne leur mode de vie et leur culture.

Claude Marcel Hladik
Annette Hladik
Hélène Pagezy
Olga F. Linares
Georgius J.A. Koppert
Alain Froment

SOMMAIRE

Volume I
Les ressources alimentaires : production et consommation

Préface 5
Liste des auteurs 19

1. Introduction : le contexte actuel des recherches sur l'utilisation des ressources des forêts tropicales
Claude Marcel HLADIK, Olga F. LINARES, Hélène PAGEZY, Annette HLADIK, Alison SEMPLE et Alain FROMENT 25

Première partie
Les ressources alimentaires des forêts tropicales en relation avec les tendances évolutives et le peuplement des différents blocs continentaux

2. Ressources alimentaires des forêts tropicales : une mise en perspective des tendances évolutives et de l'impact du peuplement humain
Doyle McKEY, Olga F. LINARES, Charles R. CLEMENT et Claude Marcel HLADIK 43

3. Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine au cours des vingt derniers millénaires
Jean MALEY 55

4. Le peuplement de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud et les adaptations aux forêts tropicales avant la colonisation européenne
Richard G. COOKE et Dolores PIPERNO 77

5. Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles
Serge BAHUCHET 97

6. Les plantes alimentaires des forêts humides intertropicales et leur domestication : exemples africains et américains
Jean-Louis GUILLAUMET 121

7. Importance des espèces semi-domestiquées en Amazonie : impact sur la flore et la faune de leur dissémination par les Indiens Kayapó et ses conséquences sur les systèmes de gestion
Darrell A. POSEY 131

8. Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales
Claude Marcel HLADIK 145

9. Écologie et évolution des produits secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture
Doyle McKEY et Stephen BECKERMAN 165

10. Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture
Michael R. DOVE 203

Deuxième partie
Production et valeur nutritionnelle des espèces spontanées et semi-domestiquées des forêts tropicales

11. Production des ressources alimentaires des forêts tropicales : contexte et données récentes
Annette HLADIK, Egbert G. LEIGH Jr., et François BOURLIÈRE 219

12. Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable
Charles R. CLEMENT 243

13. Les palmeraies amazoniennes : ressources alimentaires et aménagement des écosystèmes forestiers
Francis KAHN 261

14. Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles
Annette HLADIK et Edmond DOUNIAS 275

15. Intérêt nutritionnel et socio-économique du genre *Gnetum* en Afrique centrale
Fidèle MIALOUNDAMA 295

16. Les plantes alimentaires de la forêt dense du Zaïre, au nord-est du Parc National de la Salonga
Matchu M. DHETCHUVI et Jean LEJOLY 301

17. Les plantes à fruits comestibles d'une forêt semi-caducifoliée : Pobè, au sud-est du Bénin.
Nestor SOKPON et Jean LEJOLY 315

18. Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de la forêt équatoriale
Jean-Félix LOUNG 325

19. Les ressources végétales de la forêt dense humide du Sri Lanka et leurs utilisations
Nimal I.U.A. GUNATILLEKE et Savitri C.V. GUNATILLEKE 337

20. Les ressources alimentaires de la forêt d'une région tropicale de montagne : la Mixteca (Mexique)
Esther KATZ 357

21. Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale
Julieta RAMOS-ELORDUY 371

22. Utilisation des ressources forestières et variations locales de la densité du gibier dans la forêt du nord-est du Gabon
Sally A. LAHM 383

23. Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales
Kent H. REDFORD 401

Troisième partie
Aspects adaptatifs de la consommation alimentaire et de la dépense énergétique

24. Aspects adaptatifs de la consommation alimentaire et de la dépense énergétique : acquis et perspectives à propos des régions forestières tropicales
Patrick PASQUET, Alain FROMENT et Ryutaro OHTSUKA 427

25. Changements alimentaires et nutritionnels chez les Gidra des plaines de Papouasie-Nouvelle-Guinée
Ryutaro OHTSUKA 437

26. Le coût énergétique de la fabrication du sagou en Papouasie-Nouvelle-Guinée : le travail en vaut-il la peine ?
Stanley J. ULIJASZEK et Simon P. PORAITUK 453

27. Ressources alimentaires et mode de vie des Hagahai de Papouasie-Nouvelle-Guinée
Carol JENKINS et Katherine MILTON 463

28. Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola
Georgius J.A. KOPPERT, Edmond DOUNIAS, Alain FROMENT et Patrick PASQUET 477

29. Budget-temps et dépense énergétique chez les essarteurs forestiers du Cameroun
Patrick PASQUET et Georgius J.A. KOPPERT 497

30. Les conséquences bioculturelles de la consommation du manioc (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l'Homme
Fatimah Linda Collier JACKSON 511

31. Sel de cendre, manioc et goitre : changement de régime alimentaire et développement du goitre endémique chez les Azandé d'Afrique centrale
Armin PRINZ 537

32. Anthropométrie nutritionnelle des Amérindiens : aspects biologiques et sociaux du déficit statural
Rebeca HOLMES 549

33. Bien manger, vivre bien : état nutritionnel et santé des populations forestières du Cameroun
Alain FROMENT, Georgius J.A. KOPPERT et Jean-Félix LOUNG 559

34. Importance des ressources naturelles dans l'alimentation du jeune enfant en forêt tropicale inondée (Zaïre)
Hélène PAGEZY 569

35. Variation saisonnière du régime alimentaire et état nutritionnel des enfants dans les villages du Kwango-Kwilu (Zaïre)
Lukowa KUKWIKILA, Léonard MASHAKO Mamba, Feti KWILU et Théophile MBEMBA Fundu 589

36. Relations entre modèles de consommation et état nutritionnel des enfants, en forêt inondée du nord du Congo
Isabelle GOMA, Félicité TCHIBINDAT, et Sidonie MIANZENZA 597

37. Variation saisonnière de la production alimentaire, statut nutritionnel, fonction ovarienne et fécondité en Afrique centrale
Mark R. JENIKE, Robert C. BAILEY, Peter T. ELLISON, Gillian R. BENTLEY, Alisa M. HARRIGAN et Nadine R. PEACOCK 605

38. La dépense énergétique au cours d'activités journalières de villageois Lésé de la forêt de l'Ituri (Zaïre)
Anja BISSCHOP, Mark R. JENIKE, Ekisawa NKIAMA et Joseph GHESQUIERE 625

Volume II
Bases culturelles des choix alimentaires et stratégies de développement

Quatrième partie
Stratégies alimentaires en milieu forestier

39. Les stratégies alimentaires en forêt tropicale : contexte et problématique
Olga F. LINARES, Hélène PAGEZY et Pierre GRENAND 647

40. Stratégies de subsistance en Amazonie : les principaux modèles et leur variabilité
Stephen BECKERMAN 655

41. Des fruits, des animaux et des hommes : stratégies de chasse et de pêche chez les Wayãpi de Guyane
Pierre GRENAND 671

42. La gestion des ressources dans les écosystèmes oligotrophes du Rio Negro (Amazonie Vénézuélienne)
Leslie E. SPONSEL et Paula C. LOYA 685

43. Le manioc amer dans les basses terres d'Amérique tropicale : du mythe à la commercialisation
Françoise GRENAND 699

44. Modalités de transformation et de consommation du manioc dans les différentes zones écologiques du Congo
Serge TRÈCHE et Joachim MASSAMBA 717

45. Stratégies de gestion des ressources par les Indiens Siona et Secoya
William T. VICKERS 731

46. L'exploitation des ressources naturelles chez les Yanomami : une stratégie culturelle globale
Jacques LIZOT 749

47. Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre
Mitsuo ICHIKAWA 759

48. Stratégies de subsistance et apports en protéines du régime alimentaire des cultivateurs Ngandu et Boyela de la Cuvette Centrale du Zaïre
Jun TAKEDA et Hiroaki SATO 771

49. Écologie et alimentation des chasseurs-cueilleurs Onge des îles Andaman
D. VENKATESAN 781

50. Stratégies de susbsistance des chasseurs-cueilleurs Penan des forêts de Sarawak (Malaisie)
J. Peter BROSIUS 793

Cinquième partie
Les choix alimentaires dans leur contexte socioculturel

51. Facteurs culturels et choix alimentaires : généralités
Igor de GARINE,
Stephen HUGH-JONES et Armin PRINZ 805

52. Les concepts « aliment » et « drogue » des populations du nord-ouest de l'Amazonie
Stephen HUGH-JONES 817

53. Place de l'alimentation dans la thérapeutique des Pygmées Aka de Centrafrique
Elisabeth MOTTE-FLORAC, Serge BAHUCHET,
Jacqueline M. C. THOMAS et Alain EPELBOIN 835

54. Préférences alimentaires et ressources de la forêt camerounaise
Igor de GARINE 857

55. La douceur de l'amertume : une ré-évaluation des choix du manioc amer par les Indiens Tukano d'Amazonie
Darna L. DUFOUR et Warren M. WILSON 875

56. La conservation du manioc chez les Indiens Tukano : technique et symbolique
Christine HUGH-JONES et Stephen HUGH-JONES 897

57. Les dimensions économique et symbolique d'un choix : vin de palme ou huile de palme ?
Olga F. LINARES 903

58. Le vin de palme et la noix de kola : nourritures paradoxales, médiateurs de la communication avec les dieux
Claudie HAXAIRE 923

59. Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun
Edmond DOUNIAS 939

60. L'esprit, l'igname et l'éléphant : essai d'interprétation symbolique d'un rituel chez les Pygmées Baka du Sud Cameroun
Daou Véronique JOIRIS 961

61. Plantes alimentaires et identité culturelle chez les Marrons Boni (Aluku) de Guyane Française
Marie FLEURY 973

62. Valeur symbolique des aliments en provenance de la forêt chez les Kelabit de Sarawak (Est-Malaisie)
Monica R.H. JANOWSKI 985

63. Un aliment du corps social chez les Ankave-Anga de Papouasie-Nouvelle-Guinée : le *Pangium edule*
Pascale BONNEMÈRE 997

64. L'anguille chez les Ankave-Anga de Papouasie-Nouvelle-Guinée : matérialité et symbolique du piégeage
Pierre LEMONNIER 1013

Sixième partie
Le futur des forêts tropicales : amélioration et valorisation des productions animales et végétales

65. Gestion et futur des forêts tropicales : une mise en perspective des systèmes d'amélioration et de valorisation
Roelof A. A. OLDEMAN, Charles R. CLEMENT, Malcolm HADLEY et Annette HLADIK 1029

66. Les potentialités de l'exploitation durable
et de l'élevage du gibier en zone forestière tropicale
François FEER 1039

67. La découverte des phytopratiques tropicales traditionnelles
Francis HALLÉ 1061

68. Établissement et gestion des agroforêts paysannes en Indonésie :
quelques enseignements pour l'Afrique forestière
Hubert De FORESTA et Geneviève MICHON 1081

69. Les agroforêts Mvae et Yassa du Cameroun littoral :
fonctions socioculturelles, structure
et composition floristique
Edmond DOUNIAS et Claude Marcel HLADIK 1103

70. L'arboriculture et son impact économique et nutritionnel :
une option pour reverdir le centre de l'Inde
Urmila PINGLE 1127

71. Gestion étatique et déclin des ressources alimentaires
dans les forêts de l'Uttara Kannada (Inde)
M.D. Subash CHANDRAN et Madhav GADGIL 1139

72. Biodiversité et problèmes de reconstitution
des forêts tropicales au Bengale Occidental (Inde)
Kailash C. MALHOTRA 1155

73. La valorisation des sous-produits agroforestiers au Laos :
une alternative pour le développement durable
Francis CHAGNAUD 1165

74. Amélioration des espèces autochtones d'Océanie
à usage alimentaire
Vincent LEBOT 1175

75. Utilisation des connaissances des populations indigènes
dans la gestion des ressources
des divers écosystèmes amazoniens
Emilio F. MORÁN 1193

76. L'extractivisme : une valorisation contestée
de l'écosystème forestier
Jean-Paul LESCURE et Florence PINTON 1209

77. Extractivisme et agriculture :
le choix d'une population riveraine du Rio Solimões
Henrique dos Santos PEREIRA et Jean-Paul LESCURE 1219

78. L'*açaí* (*Euterpe precatoria*), palmier alimentaire
de la forêt amazonienne
Aline de CASTRO 1225

79. Extractivisme et agriculture dans la région du
Moyen Rio Negro (Amazonie Brésilienne)
Laure EMPERAIRE et Florence PINTON 1231

80. Aspects socio-économiques de l'extractivisme en Amazonie,
dans le Parc National de Jaú
Nigel C. SIZER 1239

81. Un « écosystème forestier de la vie »
en Amazonie Péruvienne : l'*aguajal*
Julio RUIZ MURRIETA et Jeanine LEVISTRE RUIZ 1249

82. Forêts tropicales, sécurité alimentaire et nutrition : la nécessité
de renforcer les liens entre la FAO et la communauté scientifique
Marylin W. HOSKINS 1265

83. La conservation de la Nature
par la commercialisation des ressources
Margaret I. EVANS 1277

84. Vers de nouvelles règles juridiques pour la gestion
des forêts tropicales : l'exemple des pays membres
de l'Organisation Africaine du Bois
Geneviève HUMBERT 1297

85. Les forêts tropicales humides constituent-elles
un habitat adapté à l'Homme du XXIe siècle ?
Charles F. BENNETT 1303

86. Les peuples des forêts tropicales humides et les problèmes
de conservation face au monde moderne
Egbert G. LEIGH Jr. 1309

Index des auteurs 1325
Index des matières 1329
Index des noms latins d'espèces animales et végétales 1375

LISTE DES AUTEURS
des deux volumes de l'ouvrage

Serge BAHUCHET
CNRS, Laboratoire des Langues
et Civilisations à Tradition Orale
(LACITO)
44 rue de l'Amiral Mouchez
75014 Paris (France)

Robert C. BAILEY
University of California, Los Angeles
Department of Anthropology
405 Hilgard Avenue
Los Angeles, CA 90024 (USA)

Stephen BECKERMAN
Pennsylvania State University
Department of Anthropology
University Park, PA 16802 (USA)

Charles F. BENNETT
University of California
Department of Biogeography
Los Angeles, CA 90024 (USA)

Gillian R. BENTLEY
Northwestern University
Department of Anthropology
Evansville, IL (USA)

Anja BISSCHOP
Katholieke Universiteit Leuven
Faculteit Lichamelijke Opleiding
en Kinesitherapie
Tervuursevest 101
B-3001 Leuven (Heverlee) (Belgique)

Pascale BONNEMÈRE
CNRS, Centre de Recherche et
de Documentation sur l'Océanie
2 rue de la Charité
13002 Marseille (France)

François BOURLIÈRE
(décédé)

J. Peter BROSIUS
University of Georgia
Department of Anthropology
Athens, Georgia. 30602-1619 (USA)

Aline de CASTRO
INPA, Manaus
(courrier : C.P. 09747
CEP 70001-970 Brasilia D.F., Brésil)

Francis CHAGNAUD
Économiste consultant
14 rue de la Corderie
75003 Paris (France)

M.D. Subash CHANDRAN
Dr. Baliga College of Art and Science
Department of Botany
Kumta 581 343, Karnataka (Inde)

Charles R. CLEMENT
Instituto Nacional de Pesquisas
da Amazônia
Cx. Postal 478
69011 Manaus, AM (Brésil)

Richard COOKE
Smithsonian Tropical Research Institute
Panamá, República de Panamá
(mail: APO AA 34002-0948 USA)

Hubert De FORESTA
ORSTOM, ICRAF
P.O. Box 161, Bogor 16001(Indonésie)

Matchu M. DHETCHUVI
Institut Supérieur Pédagogique de Bunia
P.B. 340, Bunia (Zaïre)

Edmond DOUNIAS
ORSTOM,
B.P. 1857
Yaoundé (Cameroun)

Michael R. DOVE
Program on Environment, East-West Center
1777 East-West Road
Honolulu, Hawaii 96848 (USA)

Darna L. DUFOUR
University of Colorado at Boulder
Department of Anthropology
Hale Building, Campus Box 233
Boulder, Colorado 80309-0233 (USA)

Peter T. ELLISON
Harvard University
Department of Anthropology
Cambridge, MA 02138 (USA)

Laure EMPERAIRE
ORSTOM, Laboratoire d'Ethnobiologie
du Muséum National d'Histoire Naturelle
57 rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05 (France)

Alain EPELBOIN
CNRS, Laboratoire d'Éthnobiologie
du Muséum National d'Histoire Naturelle
57 rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05 (France)

Margaret I. EVANS
Attachée à l'UMR Anthropologie et
Écologie de l'Alimentation,
Laboratoire d'Écologie Générale
du Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

François FEER
CNRS, Laboratoire d'Écologie Générale
du Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

Marie FLEURY
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Ethnobiologie-Biogéographie
57 rue Cuvier
75231 Patis Cedex 05 (France)

Alain FROMENT
ORSTOM,
Laboratoire ERMES
Technoparc, 5 rue du Carbone
45072 Orléans Cedex 02 (France)

Madhav GADGIL
Indian Institute of Science
Centre for Ecological Sciences
Bangalore – 560 012 (Inde)

Igor de GARINE
CNRS, Anthropologie et Écologie
de l'Alimentation
(courrier : "Pargade" 64290 Lasseube, France)

Joseph GHESQUIERE
Katholieke Universiteit Leuven
Faculteit Lichamelijke Opleiding
en Kinesitherapie, Tervuursevest 101
B-3001 Leuven (Heverlee) (Belgique)

Isabelle GOMA
Ministère de la Santé
Cellule de Nutrition
B.P. 13127 Brazzaville (Congo)

Françoise GRENAND
CNRS, Laboratoire des Langues et
Civilisations à Tradition Orale (LACITO)
44 rue de l'Amiral Mouchez
75014 Paris (France)

Pierre GRENAND
ORSTOM, Département Sociétés,
Urbanisme et Développement (SUD)
213 rue La Fayette
75480 Paris Cedex 10 (France)

Jean-Louis GUILLAUMET
ORSTOM, Département Milieux Agricoles
et Activités (MAA), 213 rue La Fayette
75480 Paris Cedex 10 (France)

Nimal I.U.A. GUNATILLEKE
University of Peradeniya
Department of Botany
Peradeniya (Sri Lanka)

Savitri C.V. GUNATILLEKE
University of Peradeniya
Department of Botany
Peradeniya (Sri Lanka)

Malcolm HADLEY
UNESCO, Division
des Sciences Écologiques
7 place de Fontenoy,
75352 Paris 07 SP (France)

Francis HALLÉ
Institut de Botanique
163 rue Auguste Broussonet
34000 Montpellier (France)

Alisa M. HARRIGAN
Harvard University
Department of Anthropology
Cambridge, MA 02138 (USA)

Claudie HAXAIRE
CNRS (LACITO) et Université Paris X,
Laboratoire d'Anrhropologie
(courrier : 18 rue Sainte Marthe
75010 Paris, France)

Annette HLADIK
CNRS, Anthropologie et Écologie
de l'Alimentation
Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

Claude Marcel HLADIK
CNRS, Anthropologie et Écologie
de l'Alimentation
Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

Rebeca HOLMES
Fundación Zumaque
Maraven, Caracas, Venezuela
(courrier : Mrs Cohen, 2122 Sycamore
Lane, Kalamazoo, MI 49008, USA)

Marilyn W. HOSKINS
FAO, Forestry Department,
Forestry Planning
and Institutions Service
Via delle Terme di Caracalla
00100 Rome (Italie)

Christine HUGH-JONES
University of Cambridge
Department of Social Anthropology
Free School Lane
Cambridge CB2 3RF (Grande Bretagne)

Stephen HUGH-JONES
University of Cambridge
Department of Social Anthropology
Free School Lane,
Cambridge CB2 3RF (Grande Bretagne)

Geneviève HUMBERT
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Écologie Générale
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

Mitsuo ICHIKAWA
Kyoto University
Center for African Areas Studies
46 Yoshida-shimoadachi-cho,
Sakyo-ku, Kyoto 606-01 (Japon)

Fatimah Linda Collier JACKSON
University of Maryland
Bioanthropology Research Laboratory
Departments of Anthropology and Zoology
1111 Woods Hall
College Park, MD 20742 (USA)

Monica R.H. JANOWSKI
University of Cambridge
Department of Social Anthropology
(courrier : 318 Cranbrook Road
Ilford, Essex IG2 6EP, Grande Bretagne)

Mark R. JENIKE
University of Illinois
Department of Anthropology
109 Davenport Hall
607 S. Mathews avenue
Urbana, IL 61801 (USA)

Carol JENKINS
Papua New Guinea Institute
of Medical Research
P.O. Box 60
Goroka (Papouasie-Nouvelle-Guinée)

Daou Véronique JOIRIS
Université Libre de Bruxelles
Centre d'Anthropologie Culturelle
44 avenue Jeanne
1050 Bruxelles (Belgique)

Francis KAHN
ORSTOM
C.P. 09747
70 001-970 Brasília DF (Brésil)

Esther KATZ
ORSTOM, CIFOR
P.O. Box 6596 JKPWB
Jakarta 10065 (Indonésie)

Georgius J.A. KOPPERT
ORSTOM, Anthropologie et Écologie
de l'Alimentation
Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château
91800 Brunoy (France)

Lukowa KUKWIKILA
GRATEC, B.P. 239
Kinshasa XI (Zaïre)

Feti KWILU
GRATEC, B.P. 239
Kinshasa XI (Zaïre)

Sally A. LAHM
Wildlife Conservation International
(mail: 6335 Lamba Drive,
San Diego, CA 92120, USA)

Vincent LEBOT
CIRAD
B.P. 6
98825 Pouembout (Nouvelle Calédonie)

Egbert Giles LEIGH Jr.
Smithsonian Tropical Research Institute
Panamá, República de Panamá
(mail: APO AA 34002-0948 USA)

Jean LEJOLY
Université Libre de Bruxelles
Laboratoire de Botanique Systématique
et de Phytosociologie
C.P. 169, 50 avenue F. Roosevelt
B-1050 Bruxelles (Belgique)

Pierre LEMONNIER
CNRS, Centre de Recherche et
de Documentation sur l'Océanie
2 rue de la Charité
13002 Marseille (France)

Jean-Paul LESCURE
ORSTOM,
Laboratoire ERMES
Technoparc, 5 rue du Carbone
45072 Orléans Cedex 02 (France)

Jeanine LEVISTRE RUIZ
UNESCO, B.A.O.
7 place de Fontenoy,
75352 Paris 07 SP (France)

Olga F. LINARES
Smithsonian Tropical Research Institute
Panamá, República de Panamá
(courrier : APO AA 34002-0948, USA)

Jacques LIZOT
CNRS, Laboratoire d'Anthropologie Sociale
(courrier : Le Mazelet, 48330 Saint Etienne
Vallée Française, France)

Jean-Félix LOUNG
INC, Département de Recherches
Géographiques
(courrier : B.P. 483, Yaoundé (Cameroun)

Paula C. LOYA
University of Hawaii at Manoa
Dept. of Anthropology, 2424 Maile Way
Honolulu, Hawaii 96822 (USA)

Jean MALEY
CNRS/ISEM et ORSTOM
Paléoenvironnements et Palynologie
Université de Montpelleir 2
34095 Montpellier Cedex 5 (France)

Kailash C. MALHOTRA
Indian Statistical Institute
203 Barrackpore Trunk Road
Calcutta 700 035 (Inde)

Léonard MASHAKO Mamba
Unité de Nutrition
Cliniques Universitaires
B.P. 123
Kinshasa XI (Zaïre)

Joachim MASSAMBA
Université Marien Ngouabi
Faculté des Sciences
B.P. 69
Brazzaville (Congo)

Théophile MBEMBA Fundu
GRATEC
B.P. 239
Kinshasa XI (Zaïre)

Doyle McKEY
CEFE/CNRS
B.P. 5051
1919 route de Mende
34033 Montpellier Cedex 1 (France)

Fidèle MIALOUNDAMA
Université Marien Ngouabi
Biologie et Physiologie Végétales
B.P. 69
Brazzaville (Congo)

Sidonie MIANZENZA
Ministère de la Santé
Cellule de Nutrition
B.P. 13127 Brazzaville (Congo)

Geneviève MICHON
ORSTOM, ICRAF
P.O. Box 161, Bogor 16001(Indonésie)

Katharine MILTON
University of California at Berkeley
Department of Anthropology
Berkeley, CA 94720 (USA)

Emilio F. MORÁN
Indiana University
Department of Anthropology
Bloomington, Indiana 47405 (USA)

Elisabeth MOTTE-FLORAC
Faculté de Pharmacie, Laboratoire de
Botanique, Phytochimie, Mycologie.
15 avenue Charles Lahault
34060 Montpellier Cedex 01 (France)

Ekisawa NKIAMA
Institut Pédagogique National
Kinshasa (Zaïre)

Ryutaro OHTSUKA
University of Tokyo, Department of
Human Ecology, School of Health Sciences
Faculty of Medicine
Hongo, Tokyo 113 (Japon)

Roelof A.A. OLDEMAN
Wageningen Agricultural University
Department of Forestry
B.P. 342, 6703 BV Wageningen (Hollande)

Hélène PAGEZY
CNRS, Laboratoire
d'Anthropologie Biologique
Faculté de Médecine-Secteur Centre
27 boulevard Jean Moulin
13385 Marseille Cedex 5 (France)

Patrick PASQUET
CNRS, Anthropologie et Écologie
de l'Alimentation,
Université Paris 7 . Case 7041
75251 Paris Cedex 05 (France)

Nadine R. PEACOCK
University of California, Los Angeles
Department of Anthropology
405 Hilgard Avenue
Los Angeles, CA 90024 (USA)

Henrique PEREIRA Dos Santos
Pennsylvania State University
Department of Anthropology
University Park, PA 16802 (USA)

Urmila PINGLE
National Institute of Nutrition
(courrier : 1-69, St. No 4, Habshiguda
Hyderabad 500 007, Inde)

Florence PINTON
Université Paris X
(courrier : 18 rue Descartes, 75005 Paris, France)

Dolores PIPERNO
Smithsonian Tropical Research Institute
Panamá, República de Panamá
(courrier : APO AA 34002-0948, USA)

Simon P. PORAITUK
Papua New Guinea Museum
and Art Gallery
P.O. Box 635
Port Moresby (Papouasie-Nouvelle-Guinée)

Darrell Addison POSEY
University of Kent at Canterbury
Sociology and Social Anthropology
Canterbury,
Kent CT2 7NS (Grande Bretagne)

Armin PRINZ
Institut für Geschichte der Medizin
der Universität Wien
Währinger Strasse 25
A 1090 Wien (Autriche)

Julieta RAMOS-ELORDUY
Universidad Nacional
Instituto de Biología
Apartado Postal 70-153
04510 México, DF (Mexique)

Kent H. REDFORD
The Nature Conservacy
International Headquarters
1815 North Lynn Street
Arlington, VA 22209 (USA)

Julio RUIZ MURRIETA
Commission Européenne
DG 11-D4 (Global Environment)
200 rue de la Loi
B-1049 Bruxelle (Belgique)

Hiroaki SATO
Hamamatsu University
School of Medicine, Division of Sociology
3600 Handa, Hamamatsu
Shizuoka 431-31 (Japon)

Alison SEMPLE
25 Cannonbury Square
London N 1 (Grande Bretagne)

Nigel C. SIZER
World Resources Institute
Biological Resources and Institutions
Program 1709 New York Avenue, N.W.
Washington D.C. 20006 (USA)

Nestor SOKPON
Université Nationale du Bénin
Faculté des Sciences Agronomiques
Département Aménagement et Gestion de
l'Environnement, B.P. 526
Cotonou (Bénin)

Leslie E. SPONSEL
University of Hawaii at Manoa
Department of Anthropology
2424 Maile Way, Porteus 346
Honolulu, Hawaii 96822 (USA)

Jun TAKEDA
Museum of Nature and Human Activities
Hyogo, Yayoigaoka 6-chome, Sanda
Hyogo 669-13 (Japon)

Félicité TCHIBINDAT
Ministère de la Santé
Cellule de Nutrition
B.P. 13127 Brazzaville (Congo)

Jacqueline M.C. THOMAS
CNRS, Laboratoire des Langues et
Civilisations à Tradition Orale (LACITO)
44 rue de l'Amiral Mouchez
75014 Paris (France)

Serge TRÈCHE
ORSTOM
B.P. 5045
34032 Montpellier Cedex 1 (France)

Stanley J. ULIJASZEK
University of Cambridge
Department of Biological Anthropology
Downing Street
Cambridge CB2 3DZ (Grande Bretagne)

VENKATESAN D.
Planning Commission
Government of India, New Delhi
(courrier : 1030, Sector - 5
R.K. Puram, New Delhi 110022, Inde)

William T. VICKERS
Florida International University
Department of Sociology and Anthropology
University Park
Miami, Florida 33199 (USA)

Warren WILSON
University of Colorado at Boulder
Department of Anthropology
Hale Building, Campus Box 233
Boulder, Colorado 80309-0233 (USA)

INTRODUCTION : le contexte actuel des recherches sur l'utilisation des ressources des forêts tropicales

Claude Marcel HLADIK, Olga F. LINARES,
Hélène PAGEZY, Annette HLADIK,
Alison SEMPLE et Alain FROMENT

Introduction

Les divers champs de la connaissance scientifique – qui se définissaient, à l'origine, comme entièrement indépendants les uns des autres – ont été enrichis par des interactions et des échanges pouvant retentir sur la façon même dont sont organisées les recherches. C'est ainsi qu'ont pris corps les projets interdisciplinaires imposant une nouvelle dimension dans la façon d'appréhender chaque discipline (Morin, 1990). Notre époque est marquée par ces rencontres, la plus extraordinaire étant celle qui nous permet d'interpréter les structures de l'Univers et d'en saisir les mouvements passés et actuels grâce aux liens qui se sont tissés entre les champs de la connaissance dans les domaines de la physique des particules, de la géologie et de l'astrophysique. Cette nouvelle vision de l'Univers, dont on trouve des aspects très précis dans des ouvrages destinés à un large public (Allègre, 1992 ; Reeves *et al.*, 1996) nous fait remonter à quelque 15 milliards d'années, depuis la formation des quarks, des atomes et des molécules de plus en plus complexes, pour aboutir aux « poussières d'étoiles » et aux organismes qui occupent actuellement notre planète. La prise de conscience d'une origine commune et d'une continuité temporelle entre la matière minérale, les systèmes biotiques, les sociétés et leurs cultures, est à la base d'une vision de plus en plus humanisée de notre environnement.

Il n'est certainement pas inutile de rappeler ce contexte global au début d'un ouvrage concernant les forêts tropicales, leurs ressources alimentaires et les aspects à la fois biologiques et culturels des stratégies d'utilisation de ces

ressources par les populations forestières. Car la nécessité de faire sauter les barrières conceptuelles s'est imposée de la même façon que pour les études portant sur l'environnement des régions tempérées, par exemple celles qui ont été présentées sous le titre « Les Passeurs de Frontières » (Jollivet, 1992), pour lesquelles le passage des frontières séparant les différentes disciplines permettait la mise en commun des idées et des données concernant les mêmes milieux et les mêmes sociétés.

Il n'est pas évident pour tous les chercheurs que la mise en commun des concepts issus de domaines de recherche développés indépendamment les uns des autres aboutisse à des ensembles cohérents. Certains anthropologues ne croient pas à l'efficacité de cette démarche qu'ils perçoivent comme une forme de réductionnisme en provenance des Sciences de la Nature ; ils considèrent que les Sciences de l'Homme et de la Société doivent rester, de par la nature même des concepts qui ont été développés, totalement indépendantes des domaines couverts par la biologie. Par exemple, on ne devrait comparer les notions de « plantes cultivées » et de « plantes sauvages » qu'à l'intérieur des différents ensembles culturels caractérisant les différentes sociétés. S'il est bien clair, effectivement, que la limite entre les catégories de plantes sauvages et cultivées est très différente pour un biologiste européen et, par exemple, pour un Indien Kayapó (Posey, 1992), il n'en reste pas moins important, pour le biologiste qui cherche, au-delà de ses références culturelles habituelles, à préciser les bases génétiques des populations de plantes des forêts tropicales, de saisir toute la subtilité des connaissances Kayapó et d'en intégrer au moins certaines notions. Il serait bien regrettable de ne pas tenir compte, entre autres, des connaissances incluses dans les « classifications traditionnelles » pour discuter des bases de la taxonomie, de la même façon que le progrès des connaissances en biologie peut bénéficier aux cultures qui appréhendent le milieu naturel à partir de critères très différents des nôtres. En fait, comme l'a montré Bergandi (1995) dans son analyse épistémologique des notions d'environnement biologique et culturel, il est indispensable de respecter l'intégrité des différentes approches disciplinaires pour pouvoir développer une recherche interdisciplinaire sur des bases solides.

C'est dans cet esprit que nous nous sommes efforçés, avec tous les auteurs des chapitres qui suivent, de préciser les influences réciproques du comportement social des groupes humains et des phénomènes de nature purement biologique qui remodèlent contamment l'environnement forestier tropical. L'étude de ces *interactions bioculturelles* nous a amenés à mettre en contact des scientifiques dont les travaux sont généralement publiés séparément dans des journaux scientifiques ou des ouvrages dont les disciplines de bases se rattachent soit aux Sciences de la Vie, soit aux Sciences de l'Homme et de la Société. Les ponts construits entre leurs différentes approches sont destinés

à enrichir mutuellement les six parties de cet ouvrage formant un ensemble indissociable présenté dans les deux volumes ainsi structurés :

Les ressources alimentaires : production et consommation (volume I) :

- Les ressources alimentaires des forêts tropicales en relation avec les tendances évolutives et le peuplement des différents blocs continentaux (*première partie*)
- Production et valeur nutritionnelle des espèces spontanées et semi-domestiquées des forêts tropicales (*deuxième partie*)
- Aspects adaptatifs de la consommation alimentaire et de la dépense énergétique (*troisième partie*)

Bases culturelles des choix alimentaires et stratégies de développement (volume II) :

- Stratégies alimentaires en milieu forestier (*quatrième partie*)
- Les choix alimentaires dans leur contexte socioculturel (*cinquième partie*)
- Le futur des forêts tropicales : amélioration et valorisation des productions animales et végétales (*sixième partie*)

La dimension temporelle des interactions bioculturelles

Les interactions bioculturelles résultent à la fois de la dynamique de l'évolution des espèces et, plus récemment, des nombreux aspects de l'histoire des populations humaines présentés dans la *première partie* de cet ouvrage. Elles expliquent la présence des espèces toxiques ou comestibles et leur productivité (*deuxième partie*). Cet ensemble de forces en présence dont résulte la grande diversité des écosystèmes forestiers tropicaux, auxquel s'ajoutent les possibilités d'adaptation des populations humaines (*troisième partie*) nous permet de comprendre, en fonction de l'histoire de l'humanité, la grande diversité des stratégies d'utilisation des ressources qu'on observe actuellement (*quatrième partie*). Enfin, si l'on accorde l'importance qui lui est dûe au contexte socioculturel (*cinquième partie*), on peut envisager des systèmes de gestion durable des forêts tropicales (*sixième partie*) favorables à l'amélioration des conditions de vie des prochaines générations.

Des méthodes de recherche innovantes ont permis de préciser le rôle que les populations humaines ont pu jouer, dans un passé plus ou moins lointain, en transformant les structures des forêts tropicales. Les résultats exposés (*première partie*), qui s'appuient sur des techniques d'analyse aussi variées que la palynologie et la linguistique comparative, offrent une vision des forêts tropicales fort éloignée de la vieille conception d'un « milieu stable », image d'un monde primitif immuable. En fait, ce sont les changements dans la structure des forêts, qui apparaissent désormais comme le principal moteur de la diversification des espèces.

Les différentes stratégies utilisées par les populations humaines pour obtenir leur nourriture peuvent être interprétées comme le résultat des forces de sélection opérant simultanément sur les variations de nature biologique et culturelle (Harris, 1989). La phase de transition entre l'utilisation exclusive des ressources naturelles et l'usage des plantes et des animaux domestiqués se situe à différentes périodes selon les régions du Monde; et elle s'y est déroulée selon des processus plus ou moins rapides. En fait la ligne de démarcation entre la pratique de la cueillette et le début de l'agriculture est parfois ténue. Balée (1992) ne nous fait-il pas remarquer que certains peuples qui, de nos jours, sont considérés comme des cueilleurs sont en fait d'anciens cultivateurs qui auraient « régressé »? La transformation des forêts, dont résultent la propagation et le développement accéléré de certains végétaux comestibles, a été pratiquée par des populations humaines depuis de nombreux millénaires; et bien que les chasseurs-cueilleurs n'aient vraisemblablement pas domestiqué d'espèce animale ou végétale, ils ont domestiqué l'environnement des espèces qu'ils utilisaient (Yen, 1989). Nous savons maintenant que l'hypothèse selon laquelle les forêts tropicales ne seraient pas « habitables par des populations qui n'auraient pas accès aux produits de l'agriculture » (Bailey et Headland, 1991) n'a pas été confirmée par les observations et les mesures des ressources disponibles. Au contraire, les artefacts trouvés sur certains sites indiquent la présence très ancienne de populations de chasseurs-cueilleurs en forêt dense humide, y compris en Afrique centrale (Eggert, 1992: 5) où les recherches archéologiques se poursuivent activement (Oslisly *et al.*, 1996).

En Nouvelle-Guinée, par ailleurs, depuis le Pléistocène supérieur (il y a 30 000 à 40 000 ans) des groupes humains ont manipulé la forêt par des coupes judicieuses, ou en enlevant l'écorce de certains arbres, afin de diminuer l'ombrage de la canopée et d'accroître le rendement des peuplements naturels de taros, d'ignames ou de bananiers (Groube, 1989). En revanche, les activités horticoles de Papouasie-Nouvelle-Guinée, centrées sur la culture du taro, ne remontent qu'à 9 000 ans (Golson, 1989). Au Sri Lanka, les formes sauvages de bananier et d'arbre à pain procuraient la nourriture de base à des peuples de chasseurs-cueilleurs du Mésolithique, il y a 10 000 à 12 000 ans (Kajale, 1989).

Dans la plus grande partie de l'Asie du sud-est, par exemple à Sumatra et à Luzon, les cavernes et les abris sous roche renferment des traces du complexe Hoabinhien qui montrent la grande variété des espèces utilisées par des populations de chasseurs: rhinocéros, buffles, sangliers, porc-épics, singes, ours, tigres et dugongs (Hutterer, 1988). Dans une caverne du nord de la Thaïlande (Spirit Cave), les occupants dont les traces datent de 8 000 à 14 000 ans utilisaient un grand nombre de végétaux, dont des amandes de différentes espèces, des mangues, des baies et des haricots de divers types, des

courges et la noix d'arec (Gorman, 1973). Un mode de vie partiellement basé sur l'utilisation des nombreuses espèces d'ignames sauvages (*Dioscorea* spp.) et du riz sauvage (*Oryza* spp.) – qui forme dans le paysage des zones à forte densité – s'est maintenu dans le nord-est de la Thaïlande jusqu'à une période récente (White, 1989). Le riz fut par ailleurs domestiqué il y a 10 000 à 15 000 ans, sur une vaste zone allant de l'Himalaya jusqu'à l'est de l'Asie continentale (Chang, 1989).

Les données archéologiques concernant les peuples chasseurs-cueilleurs et les premiers cultivateurs du continent africain sont beaucoup moins nombreuses que celles qui concernent les habitants préhistoriques des forêts d'Asie du sud-est et d'Extrême-Orient. De nombreuses espèces des forêts africaines couramment utilisées ont une origine encore mal connue. Dans les zones marécageuses, le riz sauvage africain (*Oryza barthii*), le précurseur de la forme cultivée (*O. glaberrima*), était récolté en grandes quantités (Harlan, 1989). La noix de kola, le millet de Guinée (*Brachiaria deflexa*) ou le fruit du *Blighia sapida* sont considérés comme ayant une « véritable » origine forestière ; mais on pense généralement que les plantes des marges forestières (incluant certaines ignames, le pois de terre et le palmier à huile, *Elaeis guineensis*) sont apparus dans l'écotone savane-forêt et n'ont que tardivement pénétré le milieu forestier (Harlan, 1992). Ces connaissances encore diffuses reflètent en grande partie notre ignorance de la préhistoire des forêts africaines. En fait plusieurs chapitres du présent ouvrage (dans les *première* et *deuxième parties*) montrent que des ignames sauvages, différentes espèces du genre *Aframomum* ou un arbre comme le safoutier, *Dacryodes edulis*, sont bien originaires de la forêt dense humide africaine.

En Afrique de l'ouest, les ignames cultivées constituent la nourriture de base de certaines communautés pour lesquelles Miège (1954) et Coursey (1972) ont évoqué l'idée d'une « civilisation de l'igname ». Au Cameroun, des fouilles ont mis au jour des cavités qui pourraient correspondre à des fosses de stockage d'ignames (Atangana, 1992) par analogie avec des structures encore en usage dans certaines régions. Il est donc vraisemblable que différentes espèces d'ignames aient constitué la nourriture de base dans de vastes zones d'Afrique et que leur usage remonte très loin dans le passé, si ce n'est à l'origine des premières populations d'*Homo sapiens*. Elles ont pu constituer la base de l'alimentation des populations de Pygmées Aka, avant que ne s'établissent les systèmes d'échanges avec les cultivateurs villageois (Bahuchet *et al.*, 1991). Les données récentes présentées dans les *deuxième* et *cinquième parties* du présent ouvrage montrent comment, même encore actuellement, la « paraculture » des ignames – une technique culturellement intégrée – permet à des plantes spontanées comestibles de se maintenir dans leur milieu naturel.

Les données relatives aux plantes de cueillette et aux débuts des activités agricoles en Amérique tropicale concernent nécessairement une période relativement brève – comparée à celle des régions tropicales de l'Ancien Monde – pour la raison évidente que l'Homme est arrivé sur ce continent beaucoup plus tard. On y trouve plusieurs groupes de plantes à racines comestibles réparties géographiquement en fonction des facteurs climatiques, depuis les plaines tropicales où pousse le manioc, jusqu'aux régions de haute altitude des Andes où la pomme de terre prédomine (Hawkes, 1989). On a souvent dit – et publié – que le système de mise en réserve d'amidon dans des racines ou des tubercules correspondait à une adaptation des plantes à des périodes de sécheresse prolongée. En fait, l'existence de nombreuses espèces produisant des tubercules au sein même des forêts tropicales humides fait pencher davantage en faveur d'une adaptation à la formation des chablis (une ouverture vers la lumière dont la fréquence est très irrégulière) qui permet aux plantes dont le tubercule est assez volumineux de lancer rapidement vers le sommet des arbres, les tiges lianescentes qui porteront les fruits (Hladik *et al.*, 1984).

De nombreux chapitres, dans les différentes parties du présent ouvrage, traitent d'une de ces plantes à tubercule, le manioc (*Manihot esculenta*), plante cultivée à laquelle se rattachent une centaine d'espèces sauvages (Hawkes, 1989 : 486). Ils apportent des précisions sur les facteurs biologiques et culturels en rapport avec l'usage des différentes formes de manioc dont l'origine exacte et le début de la mise en culture restent encore des sujets ouverts aux controverses. Où fut trouvée la première forme de manioc « doux » (non toxique) et d'où viennent les différentes formes « amères » et toxiques dont l'usage est très répandu ? Une revue exhaustive sur ce sujet et sur les motivations qui ont amené les populations humaines à favoriser différentes variétés est proposée par McKey et Beckerman (1996, chapitre 9 du présent ouvrage).

Il est bien évident que les contacts et les échanges entre les peuples, ainsi que l'ouverture de nouvelles routes commerciales dans les temps historiques, ont transformé radicalement la répartition géographique de ces plantes alimentaires des régions forestières tropicales des différents blocs continentaux. L'Amérique, après le contact avec les européens, a constitué le centre de dispersion de nombreuses espèces comestibles de grande importance – maïs, manioc, tomate, avocat, arachide, piment, papaye – vers le continent africain (Harlan *et al.*, 1976). Au cours des siècles qui ont précédé cet apport majeur des plantes du Nouveau Monde, différentes routes maritimes et terrestres ont permis la diffusion en Afrique des bananiers (plantain et banane douce) à partir de l'Asie (Bahuchet, 1989).

Aliments des forêts tropicales et stratégies alimentaires

Les différences intervenues dans l'évolution et l'histoire des forêts tropicales des divers blocs continentaux impliquent, par les contextes écologiques et culturels qui en ont résulté, l'actuelle diversité des stratégies alimentaires des populations humaines. Il existe un gradient de ces stratégies, sans solution de continuité depuis les chasseurs-cueilleurs jusqu'aux agriculteurs impliqués dans les circuits commerciaux les plus complexes (Groube, 1989 ; Harris, 1989) ; et leur étude fait typiquement appel à la notion d'*interaction bioculturelle.*

Lorsqu'on étudie par exemple l'utilisation des végétaux et des animaux, on doit tenir compte du fait que la densité des différentes espèces varie à la fois en fonction des forces de la sélection naturelle et de certaines préférences liées au contexte socioculturel, qui déterminent les pratiques de collecte. La chasse est souvent pratiquée de façon sélective, décimant les espèces les plus appréciées (Robinson et Redford, 1991) ; et, de la même façon, certains végétaux de cueillette peuvent être utilisés en très grande quantité. Dans certains cas, ces espèces végétales se maintiennent ou se propagent lorsqu'elles sont « entretenues » par des pratiques adaptées. Par ailleurs, certaines espèces animales considérées comme comestibles ont tendance à proliférer autour des espaces remaniés ou cultivés ; et l'on met souvent à profit leur abondance pour les capturer avec des pièges. Il s'agit là d'une pratique très ancienne (dite *garden hunting,* Linares, 1976) dont on peut repérer les effets, sur certains sites archéologiques, par la fréquence des squelettes des espèces qui ont été consommées.

Parce qu'elles constituent à la fois des éléments majeurs de l'écosystème forestier et des sources d'aliments de grande valeur, les espèces animales ont fait l'objet de nombreuses études présentées dans les différentes parties de cet ouvrage. Les invertébrés, surtout les insectes, ont joué un rôle important dans l'évolution des espèces végétales et ils en déterminent encore, dans une très large mesure, la dynamique des populations (*première partie*). Mais ils constituent aussi une source d'aliments protéiques riches en graisses (*deuxième partie*). En fait, l'essentiel des apports protéiques du régime alimentaire des populations forestières (*troisième partie*) provient des animaux sauvages, si l'on inclut dans cette catégorie, à côté des mammifères considérés comme gibiers, les poissons et les insectes. Et cela reste vrai pour beaucoup de populations dont les stratégies alimentaires s'appuient à la fois sur l'agriculture et sur la chasse (*quatrième partie*). On attribue au gibier, dans les systèmes de représentation et dans différents contextes culturels (*cinquième partie*), une haute valeur symbolique que l'on peut opposer au peu de considération manifesté vis-à-vis de la plupart des plantes de cueillette et des insectes. C'est dans ces différents contextes qu'il faut envisager les systèmes de gestion des forêts tropicales (*sixième partie*) où l'équilibre de la faune sauvage constitue souvent un problème majeur.

En ce qui concerne les produits végétaux comestibles, les forêts tropicales apparaissent comme des réserves d'une étonnante diversité. Par exemple, dans une seule forêt de Nouvelle-Guinée, Myers (1992) a noté la présence de 251 espèces d'arbres à fruits comestibles. Il y a cependant de grandes différences de composition floristique entre les forêts des différents blocs continentaux. Ainsi les palmiers de type sagoutier (*Metroxylon sagu* et 15 autres espèces), dont les formes monocarpiques accumulent de l'amidon dans le stipe avant la mise à fleur, abondent en Asie (Johnson, 1992), alors que dans les forêts d'Amérique du Sud, les palmiers fournissent essentiellement des fruits comestibles riches en lipides ou en glucides, selon les espèces (voir la *deuxième partie* du présent ouvrage). En Afrique, le nombre d'espèces de palmier est très réduit, mais le seul palmier à huile (*Elaeis guineensis*) occupe une place importante, la pulpe grasse de son fruit étant cuite en sauce et sa sève servant à la fabrication du vin de palme. De plus, c'est cette espèce de palmier qui a été choisie pour créer des plantations industrielles dans les zones forestières tropicales de tous les continents.

En résumé, les espèces forestières, dont ces palmiers auxquels s'ajoute le cocotier, la banane douce et les plantains, de nombreuses plantes à tubercules (ignames, manioc ou patate douce), fournissent au monde tropical – avec le riz, le millet, le sorgho et le maïs – l'essentiel de son alimentation.

Les variations saisonnières et spatiales de la production alimentaire

Les variations saisonnières, bien que de moindre amplitude que dans les autres parties du monde, sont néanmoins suffisamment marquées dans les régions tropicales pour moduler la production et avoir d'importantes conséquences sur les paramètres du régime alimentaire présentés et discutés dans les *troisième* et *quatrième parties* de cet ouvrage. Les équilibres à long terme et la sécurité alimentaire dépendent d'une connaissance approfondie des cycles des végétaux, de leur répercussion sur les populations animales, et des stratégies que les divers groupes humains on su mettre à profit pour s'y adapter.

La répartition spatiale irrégulière des ressources – en agrégats de taille et de fréquence variable – constitue également une des contigences auxquelles les populations forestières doivent faire face. Cette irrégularité dans la structure de l'environnement forestier est particulièrement marquée dans le Bassin Amazonien où Morán (1990 ; 1996, chapitre 75 du présent ouvrage) s'est appuyé sur la connaissance des populations locales pour en faire une fine analyse. Dans un environnement dont la principale caractéristique est la variabilité, l'Homme doit s'adapter aux opportunités qui peuvent se présenter : par exemple les Barí, lorsqu'ils se rendent sur un lieu de pêche peuvent chasser en cours de route (Beckerman, 1983), ce qui accroît le rendement en aliments protéiques par rapport au temps investi (Linares, 1984).

Cependant, ainsi que l'a fait remarquer Grenand (1996, chapitre 41 du présent ouvrage), on ne doit pas sous-estimer le rôle du hasard dans les stratégies de chasse, notamment dans le cas des espèces considérées comme gibier ayant une répartition spatiale très irrégulière. Pour réduire les aléas du hasard, les groupes humains sont amenés à des stratégies collectives ; ils invoquent aussi l'intervention magique du « maître des animaux » ; et c'est en fonction de ce contexte qu'il redoublent d'efforts pour pêcher et chasser.

Les conséquences biologiques des variations de l'alimentation

Un modèle biologique des répercussions des variations spatiales et saisonnières des disponibilités alimentaires a été recherché chez les primates non humains (Hladik, 1988). Les réponses adaptatives développées par ces espèces forestières animales ne représentent évidemment qu'une base biologique dont on ne peut extrapoler que certains éléments à l'espèce humaine (Whiten et Widdowson, 1992) chez qui les connaissances de la biologie, les aptitudes techniques et les représentations culturelles s'interposent entre les besoins physiologiques et leur satisfaction.

Si nous restons dans le domaine purement biologique, nous avons tendance à établir des dichotomies tout à fait discutables, comme par exemple entre les catégories « aliment » et « drogue » dont Hugh-Jones (1996, chapitre 52 de cet ouvrage) montre les utilisations dans un contexte qui, pour les communautés humaines, inclut toujours le milieu social et culturel. La confusion des genres apparaît cependant dans la façon dont on décrit parfois des primates non humains qui peuvent, selon ce qu'ils ingèrent, soit « manger », soit « se soigner ». Bien que les observations soient tout à fait rigoureuses, en particulier celles de chimpanzés qui consomment certains feuillages à effet « médicamenteux » (Huffman et Seifu, 1989), on ne peut pas établir de différence comportementale avec l'ingestion de tous les autres types d'aliments. Dans les deux cas (ingestion d'aliment ou de ce que certains humains considèrent comme médicament), on met en évidence un comportement conditionné par l'état de bien-être qu'il génère. Ces aspects biologiques valent à la fois pour l'Homme et pour la « Bête » (Robinson et Tiger, 1991).

Mais c'est essentiellement chez l'Homme que la perception des différentes catégories d'aliments dépend de l'interférence entre des signaux biologiques, notamment ceux de la gustation (Hladik, 1996, chapitre 8 du présent ouvrage) et le complexe socioculturel dans lequel s'inscrivent toutes ses actions. Ces interférences peuvent parfois modifier totalement la qualité de la perception, comme dans le cas des Pygmées Aka qui présentent une faible sensibilité aux solutions de sucre mais dont l'appréciation qu'ils ont du miel se rapporte à sa valeur subjective, en tant que symbole offert et partagé (Hladik et Bahuchet, 1994).

Les études sur la consommation alimentaire et la dépense énergétique présentées dans la *troisième partie* de cet ouvrage révèlent la large gamme des variations concernant l'impact des comportements et du milieu tant sur le développement de l'individu que, plus largement, sur la survie et l'expansion des sociétés. Il faut noter que dans les forêts humides d'Afrique, les apports nutritionnels *per capita*, tant en calories qu'en protéines et en minéraux, sont proches des recommandations formulées par les agences internationales. Malgré cela, la malnutrition existe dans ces régions, et dépend probablement davantage du fardeau parasitaire et des anémies qui en résultent, que de causes alimentaires. Un exemple en est fourni par les chasseurs Bakola du Sud Cameroun qui, malgré une consommation élevée de protéines animales, ont un taux d'hémoglobine nettement plus faible que les agriculteurs de savane presque végétariens (Froment et Koppert, 1994 ; Froment *et al.*, 1996). Une importante conséquence, surtout dans la période qui suit le sevrage, en est un ralentissement de la croissance, désigné couramment sous le nom de *stunting*, aboutissant à une faible stature de l'adulte – caractéristique commune aux habitants des forêts africaines et amazoniennes. Cependant, il faut reconnaître que la formulation de normes de croissance est elle-même l'objet d'un important débat, illustré par la position antagoniste de Holmes (1996, chapitre 32 du présent ouvrage) qui défend la conception du « *small is beautiful* » – c'est à dire qu'une petite taille constitue une bonne adaptation à l'environnement – et de Hill (1991) qui a montré qu'un enfant amérindien élevé à la ville est beaucoup plus grand que son frère resté en forêt – et que cela pourrait refléter une meilleure adaptation biologique. La taille et le poids peuvent en fait non seulement présenter des avantages biologiques, mais aussi représenter, dans une certaine mesure, un idéal esthétique. Les diverses études présentées dans la *troisième partie* de cet ouvrage permettent de préciser les relations entre ces paramètres biologiques et les facteurs de l'environnement.

Une autre caractéristique biologique qui fait également l'objet de controverses se rapporte aux dépenses énergétiques. Certains auteurs ont montré que des populations africaines étaient particulièrement bien adaptées à une limitation des dépenses en énergie parce que, lors du portage de lourdes charges, la dépense mesurée était moindre que celle des valeurs standards. Des mesures du métabolisme réalisées sur le terrain par Bisschop *et al.* (1996, chapitre 38 du présent ouvrage) n'ont pas confirmé ces observations.

En fait, les plus importantes conséquences biologiques des stratégies alimentaires sont induites par l'ouverture de contacts avec l'extérieur, par exemple chez les Gidra de Papouasie-Nouvelle-Guinée (Ohtsuka et Suzuki, 1990 ; Ohtsuka, 1996, chapitre 25 du présent ouvrage), conséquences qui peuvent aller jusqu'à menacer l'existence même de certains groupes.

Importance du contexte socioculturel de l'alimentation

La notion de stratégie alimentaire implique le contexte socioculturel dans lequel chaque communauté se trouve entièrement immergée – contexte qui peut même être considéré comme une composante de l'environnement, au même titre que le milieu biotique, sa flore et sa faune. Ainsi, les préférences alimentaires et les conséquences biologiques qui en résultent ne peuvent être analysées et comprises qu'au travers des pratiques impliquant à la fois les choix individuels, les structures sociales et les systèmes de représentation. De nombreux exemples en sont présentés dans la *cinquième partie* de cet ouvrage.

En abordant ces problèmes sous l'angle des *interactions bioculturelles*, le présent ouvrage, dans son ensemble, met en lumière la nature essentiellement sociale et culturelle de la quête alimentaire. Les décisions individuelles, quant aux méthodes d'acquisition et de consommation de la nourritutre sont contigentes des systèmes socio-économiques autant que des croyances et de la valeur de prestige des aliments (Garine, 1990, 1991 ; Garine *et al.*, 1996, chapitre 51 du présent ouvrage), ces systèmes de valeur étant constamment remodelés par les structures institutionnelles dans lesquelles ils s'inscrivent.

En effet, l'idée d'une immuabilité des systèmes traditionnels – ou même d'une lenteur de transformation, parfois donnée comme leur caractéristique – semble totalement dépassée, de la même façon que l'aspect immuable des forêts tropicales est une notion rendue caduque par les données archéologiques et paléontologiques montrant que l'importance et la rapidité des transformations explique leur actuelle biodiversité. Tous les peuples, en s'appuyant sur le passé, inventent le présent en remaniant à la fois leurs environnements biologique et culturel. Dans la *quatrième partie* du présent ouvrage, nous trouvons de nombreux exemples montrant la dynamique des groupes et des comportements individuels permettant de s'adapter aux transformations et de saisir les opportunités qui se présentent. L'interprétation de cette dynamique des liens sociaux et des idéaux peut s'interpréter, selon Friedberg (1996) en relation avec la logique dans laquelle se situe chacun des acteurs. En cherchant à saisir cette logique, nous allons bien au delà d'une simple analyse de la variabilité spatiale et temporelle des ressources alimentaires, pour centrer l'étude sur la façon dont ces ressources sont utilisées en fonction du rôle créatif des sociétés et de leurs cultures.

L'utilisation des ressources alimentaires, par le biais d'une sélection au niveau de la Nature et de la Culture, aboutit à une diversité remarquable de l'habitat que constituent les forêts tropicales – une diversité maintenue notamment par les accès limités aux « forêts sacrées », qui sont des refuges où la faune peut se reproduire. Mais on doit prendre en compte, comme en Inde (*sixième partie*) l'action parfois néfaste des populations de migrants qui ont adopté une logique de profit vis à vis de l'exploitation du milieu naturel (Pagezy, 1996).

L'avenir des forêts tropicales en fonction du développement des connaissances

Dans la *sixième partie* du présent ouvrage, il apparaît que l'avenir des forêts tropicales dépend d'un développement du savoir dans un vaste domaine interdisciplinaire. En fait, une connaissance approfondie de l'écosystème forestier déborde le cadre des érudes scientifiques et universitaires du monde occidental car les savoirs des peuples forestiers, intégrés dans leur cadre culturel, doivent être pris en considération avec beaucoup de sérieux si l'on veut développer des systèmes de gestion à la fois soutenables à long terme et équitables. Ce savoir local, par exemple celui concernant les agroforêts de Sumatra (De Foresta et Michon, 1996, chapitre 68 du présent ouvrage), constitue un bien précieux au niveau mondial, les idées pouvant être transférées, en les adaptant localement, d'un continent vers l'autre (Hladik et Hladik, 1984). Ces transferts horizontaux viennent comme une suite logique d'un passé d'échanges culturels qui ont constamment remodelé les structures des différentes communautés, dans le cadre d'une dynamique de la « culture traditionnelle ». La diversité, aussi bien biologique que culturelle, doit aussi être considérée comme une valeur fondamentale, ainsi que cela fut très clairement exprimé au cours de la Conférences des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement, en 1992, à Rio de Janeiro.

Il ne suffit pas, cependant, d'accumuler ces savoirs des peuples des forêts tropicales, dont on redoute la disparition rapide, et d'en faire une sorte « d'écomusée des savoirs traditionnels ». De même, la constitution des bases de données sur les produits alimentaires et médicamenteux en vue des recherches en phytochimie ne peut résoudre qu'une petite fraction des problèmes futurs de l'humanité. En recherchant les savoirs locaux en rapport avec les usages des produits qui constituent la richesse des forêts tropicales, le rôle des chercheurs en ethno-écologie est à la fois celui de comprendre et de renvoyer le savoir vers les communautés locales afin qu'elles en aient aussi le bénéfice (Toledo, 1992).

Les conditions économiques, politiques et sociales sont nécessairement, au niveau mondial, le cadre de cette diffusion des connaissances venant à la fois des grandes institutions scientifiques et des peuples des forêts tropicales. En ce qui concerne l'UNESCO, la *Commission Internationale Indépendante sur l'Éducation pour le 21e Siècle*, présidée par Jacques Delors, propose, en développant la connaissance des autres, de leur histoire, de leurs traditions et de leur spiritualité, par une analyse partagée des risques et des défis de l'avenir, de créer un esprit nouveau pour la réalisation de projets communs (Delors, 1996). Cet esprit est celui des programmes en cours de développement de l'Union Européenne sur l'avenir des peuples forestiers tropicaux (APFT) et d'associations internationale comme SILVA qui, en créant des liens entre les scientifiques des pays du Nord et du Sud apportent leur contribution à notre avenir.

Références

Allègre, C. (1992). *Introduction à une Histoire Naturelle. Du Big Bang à la Disparition de l'Homme* (Paris : Fayard)

Atangana, C. (1992). Les fosses d'Okolo, Sud du Cameroun. *Nyame Akuma*, **38**

Bahuchet, S. (1989). Histoire de plantes cultivée en Afrique centrale. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds). *Se nourrir en forêt équatoriale. Anthropologie alimentaire des populations des régions forestières humides d'Afrique*, pp. 28–30 (Paris : UNESCO/CNRS)

Bahuchet, S., McKey, D. et Garine, I. de (1991). Wild yams revisited : is independence from agriculture possible for rain forest hunter-gatherers? *Human Ecology* (Special issue, *Human Foragers in Tropical Rain Forests)*, **19**, 213–243

Bailey, R.C. et Headland, T.N. (1991). The rain forest : is it a productive environment for human foragers ? *Human Ecology* (Special issue, *Human Foragers in Tropical Rain Forests)*, **19**, 261–285

Balée, W. (1992). People of the fallow: A historical ecology of foraging in lowland South America. In Redford, K.H. et Padoch, C. (eds) *Conservation of Neotropical Forests. Working from Traditional Resource Use*, pp. 35– 57 (New York : Columbia University Press)

Beckerman, S. (1983). *Carpe diem*: an optimal foraging approach to Barí fishing and hunting. In Hames, R.B. et Vickers, W.T. (eds) *Adaptive Strategies of Native Amazonians*, pp. 269–299 (New York : Academic Press)

Bergandi, D. (1995). *Limites et possibilités de l'approche holiste dans la théorie des systèmes écologiques*. Thèse de philosophie des sciences. (Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle)

Bisschop, A., Jenike, M.R., Nkiama, E. et Ghesquiere, J. (1996). La dépense énergétique au cours d'activités journalières de villageois Lésé de la forêt de l'Ituri (Zaïre). *Chapitre 38 du présent ouvrage*, pp. 625–639

Chang, T.T. (1989). Domestication and spread of cultivated rices. In Harris, D. R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming : the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 408– 417 (Londres : Unwin Hyman)

Coursey, D.G. (1972). The civilizations of the yam: interrelationships of Man and yams in Africa and the Indo-Pacific region. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania*, 7, 215–233

De Foresta, H. et Michon, G. (1996). Établissement et gestion des agroforêts paysannes en Indonésie : quelques enseignements pour l'Afrique forestière. *Chapitre 68 du présent ouvrage*, pp. 1081–1101

Delors, J. (1996). Former les acteurs du futur. *Le Courrier de l'UNESCO*, Avril 1996, 6–11

Eggert, M.K.H. (1992). The Central African rain forest : historical speculation and archaeological facts. *World Archaeology* (Special issue on the humid tropics; Glover, I. ed), **24**, 1–24

Friedberg, C. (1996). Forêts tropicales et populations forestières : quelques tepères. *Nature-Sciences-Sociétés*, 4, 155–167

Froment A., Garine I. de, Binam Bikoï, Ch. et Loung J-F. (eds) (1996). *Bien Manger et Bien Vivre: Anthropologie Alimentaire et Développement en Afrique intertropicale: du Biologique au Social*, (Paris: L'Harmattan-ORSTOM)

Froment A. et Koppert G. 1994. Comparative food practices in African forest and savanna populations and their biological consequences. In Thierry B., Anderson J.R., Roeder J.J. et Herrenschmidt, N. (eds), *Current Primatology. Selected papers of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, vol. I, *Ecology and Evolution*, pp. 161–174 (Strasbourg: Éditions de l'Université Louis Pasteur)

Garine, I. de (1990). Adaptation biologique et bien-être psycho-culturel. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, N.S., 2, 151–174

Garine, I. de (1991). Ecological success in perspective. In: Harrison, G.A. (ed.) *Ecological Success and its Measurement*, pp. 55–72. *Journal of Human Ecology*, Special Issue n° 1

Garine, I. de, Hugh-Jones, S. et Prinz, A. (1996). Facteurs culturels et choix alimentaires: généralités. *Chapitre 51 du présent ouvrage*, pp. 805–815

Grenand, P. (1996). Des fruits, des animaux et des hommes: stratégies de chasse et de pêche chez les Wayãpi de Guyane. *Chapitre 41 du présent ouvrage*, pp. 671–684

Golson, J. (1989). The origins and development of New Guinea agriculture. In Harris, D. R. et Hillman, G. C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 678– 687 (London: Unwin Hyman)

Gorman, C. (1973). Excavations at Spirit Cave, North Thailand. *Asian Perspectives*, 13, 79–108

Groube, L. (1989). The taming of the rain forests: a model for Late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In Harris, D.R. et Hillman, G C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 292– 404 (Londres: Unwin Hyman)

Harlan, J.R. (1989). The tropical African cereals. In Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 335– 343 (Londres: Unwin Hyman)

Harlan, J.R. (1992). Indigenous African agriculture. In Cowan, C.W. et Watson, P.J. (eds) *The Origins of Agriculture: An International Perspective*, pp. 59–70 (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press)

Harlan, J.R., Wet, J. de and Stemler, A.B.L. (1976). *Origins of African Plant Domestication* (La Hague: Mouton)

Harris, D. R. (1989). An evolutionary continuum of people-plant interaction. In Harris, D. R. et Hillman, G. C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 11–26 (Londres: Unwin Hyman)

Hawkes, J.G. (1989). The domestication of roots and tubers in the American tropics. In Harris, D. R. et Hillman, G. C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 481– 503 (Londres: Unwin Hyman)

Hill, K. (1991). Quand la quantité de nourriture est-elle suffisante? Comparaison de la prise alimentaire et des données démographiques dans deux populations de chasseurs collecteurs d'Amérique. In *L'Alimentation en Forêt Tropicale: Inte-*

ractions Bioculturelles et Applications au Développement, Symposium International, 78. (Paris : UNESCO/CNRS)

Hladik, A., Bahuchet, S., Ducatillion, C. et Hladik, C.M. (1984). Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 39, 249–290

Hladik, C.M. (1988) Seasonal variations in food supply for wild primates. In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds) *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 1–25 (Oxford : Clarendon Press)

Hladik, C.M. (1996). Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. *Chapitre 8 du présent ouvrage*, pp. 145–164

Hladik, C.M. et Bahuchet, S. (1994). Perception and utilization of rain forest fruits and honey by the Aka Pygmies (Central African Republic). In Thierry, B., Anderson, J.R., Roeder, J.J. et Herrenschmidt, N. *Current Primatology. Selected papers of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, vol. I, *Ecology and Evolution*, pp. 155–159 (Strasbourg : Éditions de l'Université Louis Pasteur)

Hladik, C.M. et Hladik, A. (1984). L'Agroforesterie: science et technique d'avenir en Afrique noire. *Le Courrier du CNRS*, 58, 40-43

Holmes, R. (1996). Anthropométrie nutritionnelle des Amérindiens : aspects biologiques et sociaux du déficit statural. *Chapitre 32 du présent ouvrage*, pp. 549–557

Huffman, M.A. et Seifu, M. (1989). Observations on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale mountains Nationa Park, Tanzania. *Primates*, 30, 51–63

Hugh-Jones, S. (1996). Les concepts « aliment » et « drogue » des populations du nord-ouest de l'Amazonie. *Chapitre 52 du présent ouvrage*, pp. 817–834

Hutterer, K. L. (1988). The prehistory of the Asian rain forests. In Denslow, J. S. et Padoch, C. (eds) *People of the Tropical Rain Forest*, pp. 63–72 (Los Angeles : University of California Press)

Johnson, D. (1992). Palm utilization and management in Asia : examples for the neotropics. In Kahn, F. (ed) *Palms in Tropical Forests*, pp. 727–740 (Lima : special issue of *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 21, 2)

Jollivet, M. (ed) (1992). *Sciences de la nature, Sciences de la société : Les Passeurs de Frontières* (Paris : CNRS Éditions)

Kajale, M.D. (1989). Mesolithic exploitation of wild plants in Sri Lanka : archaeobotanical study at the cave site of Beli-Lena. In Harris, D. R. et Hillman, G. C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 269–281(London: Unwin Hyman)

Linares, O.F. (1976). Garden hunting in the American tropics. *Human Ecology*, 4, 331–349

Linares, O.F. (1984). Peoples and resources in the tropics. *Science*, 226, 952–954

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Miège (1954). Les cultures vivrières en Afrique Occidentale. *Cahiers d'Outre-Mer*,

7, 25–50

Morán, E.F. (1990). *A Ecologia Humana das Populações de Amazônia* (Petrópolis, Brésil: Editora Vozes Ltda.)

Morán, E.F. (1996). Utilisation des connaissances des populations indigènes dans la gestion des ressources des divers écosystèmes amazoniens. *Chapitre 75 du présent ouvrage*, pp. 1193–1208

Morin, E. (1990). De l'interdisciplinarité. *Actes du Colloque Carrefour des Sciences*, pp. 21–29 (Paris: CNRS)

Myers, N. (1992). *The Primary Source: Tropical Forests and Our Future* (New York: W.W. Norton and Co.)

Ohtsuka, R. (1996). Changements alimentaires et nutritionnels chez les Gidra des plaines de Papouasie-Nouvelle-Guinée. *Chapitre 25 du présent ouvrage*, pp. 437–452

Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (eds) (1990). *Population Ecology of Human Survival: Bioecological Studies of the Gidra in Papua New Guinea* (Tokyo: University of Tokyo Press)

Oslisly, R., Peyrot, B., Abdessadok, S. et White, L. (1996). Le site de Lopé 2: un indicateur de transition écosystémique *ca* 10 000 BP dans la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon). *C.R. Acad. Sc., Paris*, série 2 A, 323, 933–939

Pagezy, H. (1996). Aspects psychoculturels de l'exploitation des ressources naturelles dans la région du lac Tumba (Zaïre). In Froment A., Garine I. de, Binam Bikoï, Ch. et Loung J-F. (eds) *Bien Manger et Bien Vivre: Anthropologie Alimentaire et Développement en Afrique intertropicale: du Biologique au Social*, pp. 447–458 (Paris: L'Harmattan-ORSTOM)

Posey, D.A. (1992). Interpreting and applying the "reality" of indigenous concepts: what is necessary to learn from the natives? In Redford, K.H. et Padoch, C. (eds) *Conservation of Neotropical Forests. Working from Traditional Resource Use*, pp. 21–34 (New York: Columbia University Press)

Reeves, H., De Rosnay, J., Coppens, Y. et Simonnet, D. (1996). *Le plus belle histoire du monde. Les secrets de nos origines* (Paris: Éditions du Seuil)

Robinson, J.G. et Redford, K.H. (eds) (1991). *Neotropical Wildlife Use and Conservation* (Chicago: University of Chicago Press)

Robinson, M.R. et Tiger, L. (eds) (1991). *Man and Beast Revisited* (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press)

Toledo, V.M. (1992). What is ethnoecology? Origins, scope and implications of a rising discipline. *Etnoecológica*, 1, 5–21

White, J. C. (1989). Ethnoecological observations on wild and cultivated rice and yams in northeastern Thailand. In Harris, D. R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 152–158 (Londres: Unwin Hyman)

Whiten, A. and Widdowson, E.M. (eds) (1992). *Foraging Strategies and Natural Diet of Monkeys, Apes and Humans* (Oxford: Clarendon Press)

Yen, D.E. (1989). The domestication of environment. In Harris, D. R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming: the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 55–75 (Londres: Unwin Hyman)

PREMIÈRE PARTIE
Les ressources alimentaires des forêts tropicales en relation avec les tendances évolutives et le peuplement des différents blocs continentaux

RESSOURCES ALIMENTAIRES DES FORÊTS TROPICALES : une mise en perspective des tendances évolutives et de l'impact du peuplement humain

Doyle McKEY, Olga F. LINARES, Charles R. CLEMENT
et Claude Marcel HLADIK

Introduction

Dans la première partie de cet ouvrage centré sur les interactions bio-culturelles en relation avec l'alimentation en forêt tropicale, nous mettrons d'abord l'accent sur le contexte environnemental dans lequel les pressions de sélection ont favorisé l'émergence de certaines espèces et celle des chaînes trophiques qui leur sont associées. Différentes échelles de temps doivent être prises en considération pour comprendre les interactions très variées entre les animaux, les plantes et tous les microorganismes qui ont façonné l'actuelle biodiversité du milieu forestier à partir des substrats abiotiques d'origine. Cette vaste fresque d'un passé souvent fort éloigné permet de situer les activités de subsistance des populations humaines – allant de la chasse-cueillette à l'agriculture, d'un simple aménagement du milieu à la domestication des espèces végétales, et d'un entretien rudimentaire de quelques animaux à une transformation radicale de leur comportement social et de leur mode de reproduction – dans le contexte global de la coévolution entre les espèces, afin de mieux comprendre les interactions actuelles et les possibilités de développement du futur.

C'est dans cette optique que Maley (1996) présente les fluctuations du bloc forestier tropical africain (chapitre 3 du présent ouvrage), évènements au cours desquels les populations préhistoriques avaient à faire face à des transformations profondes de leurs ressources. Des phénomènes semblables, en Amérique tropicale, ont également provoqué la fragmentation du bloc forestier et entraîné la diversification des écosystèmes dont les conséquences sur la gestion seront examinées dans les trois dernières parties de cet ouvrage.

Les populations humaines des forêts tropicales

Le consensus est loin d'être établi entre les spécialistes, en ce qui concerne la date d'apparition des premiers hommes dans les écosystèmes forestiers tropicaux et quelles ont pu être leurs premières stratégies de subsistance (voir par exemple les discussions dans le numéro spécial de 1991 de *Human Ecology*). Les données récentes, présentées dans les chapitres qui suivent, permettent de préciser dans ce domaine plusieurs points importants. Il s'agit notamment de savoir si les populations actuelles de chasseurs-cueilleurs ont – ou n'ont pas – la possibilité de trouver en forêt une nourriture adéquate en quantité et en qualité, sans avoir recours aux produits des agriculteurs afin de comprendre s'ils ont pu réellement, dans un passé plus ou moins lointain, pénétrer seuls dans les forêts denses. Qu'en est-il, dans l'un ou l'autre de ces cas, des relations entre les chasseurs et les agriculteurs et de l'histoire de l'utilisation des plantes par les populations humaines (Harris et Hillman, 1989), tout particulièrement dans forêts tropicales ?

Deux approches différentes sont proposées dans cettre première partie, respectivement par Cooke et Piperno (chapitre 4) et par Bahuchet (chapitre 5). Les deux premiers auteurs s'appuient sur les résultats des fouilles archéologiques, notamment sur les traces des structures d'implantation, les restes de plantes carbonisés dans les foyers, les outils et autres artefacts, les ossements, les pollens et les phytolythes, qui permettent de mettre en évidence les différences régionales au cours de périodes successives. Ils montrent que des populations de chasseurs-cueilleurs d'Amérique Centrale avaient déjà commencé, il y a 12 000 ans, à brûler les forêts de moyenne altitude et qu'une longue « période d'expérimentation » a précédé l'utilisation systématique de plantes cultivées. À l'époque de la conquête par les Européens, il existait des formes d'associations extrêmement complexes de plantes cultivées, qui, dans certaines régions, étaient plantées sur des billons ou intégrées à d'autres systèmes de culture à haut rendement (Linares et Ranere, 1980). Le développement de ces sytèmes élaborés a nécessairement pris place au cours des longues périodes de « maturation » et certaines plantes, considérées actuellement comme secondaires, devaient alors être des ressources essentielles. La diversification de tels systèmes a été favorisée par les micro-environnements variés dans lesquels la faune terrestre ou marine était suffisamment abondante pour permettre un mode de vie sédentaire. Cooke et Piperno nous mettent en garde, toutefois, contre toute utilisation abusive d'une extrapolation, à partir des données archéologiques, des possibilités actuelles de mouvements de populations ; car le climat et la végétation présents ont été profondément modifiés par rapport à ce qu'il furent il y a quelques millénaires.

La seconde étude portant sur ces problèmes de migration de populations, dans un passé plus ou moins lointain, et d'utilisation des forêts tropicales, est basée sur une approche tout à fait novatrice. Bahuchet, dans le chapitre 5, propose des hypothèses sur les voies de migration et les dates d'occupation des régions forestières de l'Afrique centrale à partir d'une comparaison des langues actuelles des Pygmées Aka et Baka. En effet, ces deux ethnies parlent des langues structurellement très éloignées l'une de l'autre. Mais la comparaison de leur vocabulaire, en particulier la recherche des termes communs dans les ensembles (complexes culturels) relatifs à la vie dans le milieu forestier, montre une similitude remarquable. Bahuchet retient l'hypothèse la plus vraisemblable d'une origine commune, les différentes populations Pygmées dérivant d'un groupe ancestral (les Baakaa) dont provient le fond lexical de connaissances sur le milieu forestier. Les déplacements des différents groupes, leur isolement du groupe d'origine, et leurs contacts avec d'autres populations les ont amenés à adopter les structures linguistiques et une partie du vocabulaire propres aux populations avec lesquelles ils établissaient des contacts ; mais ces populations ne possédant pas de vocabulaire spécialisé sur le milieu forestier ni les techniques adaptées à son utilisation, les différents groupes Pygmées ont conservé une grande partie de leur base lexicale d'origine. L'évaluation de l'ancienneté des changements liguistiques reste néanmoins difficile, et c'est par des recoupements avec d'autres données, culturelles et biologiques (notamment les marqueurs génétiques) concernant ces populations, que Bahuchet arrive à préciser la date de séparation des différents groupes humains. Il montre ainsi comment la comparaison des vocabulaires permet de jeter un regard nouveau sur le passé, les ancêtres communs aux divers groupes, leurs migrations et leurs divergences, en allant jusqu'à une approche de l'économie de subsistance des populations forestières préhistoriques.

Ces deux études montrent comment les différentes dimensions d'une expérience acquise sur l'utilisation de forêts tropicales peuvent être mises à profit afin mieux comprendre les modes de subsistance actuels. Elles montrent également que les méthodes d'étude les plus efficaces peuvent différer selon le contexte régional. Il est certain, par exemple, que dans les populations amérindiennes qui ont été déplacées et réduites en nombre dans des proportions catastrophiques, à la suite de la conquête Européenne (comme le souligne Posey dans le chapitre 7), les liens entre les données linguistiques et les traces archéologiques seraient probablement difficiles à établir. En revanche, dans les régions tropicales africaines, les méthodes archéologiques classiques, notamment la mise au jour, l'identification et la datation de restes organiques, qui exigent beaucoup de temps et de crédits, n'ont pas été utilisées systématiquement sur une grande échelle. Cela ne signifie d'ailleurs

nullement qu'elles n'y soient pas utilisées et que leur mise en pratique à grande échelle ne puisse apporter, dans un futur proche, une vision totalement renouvelée de la préhistoire du continent africain. Il existe sur ce point un regain d'intérêt ; et le développement des recherches archéologiques en Afrique centrale (voir par exemple : Lanfranchi et Schwartz, 1990) pourrait, comme pour l'Asie tropicale (Bellwood, 1985) apporter suffisamment d'éléments pour aboutir à une connaissance exhaustive des populations humaines qui, dans le passé, ont habité les différentes régions tropicales du monde.

L'évolution des ressources des forêts tropicales

L'Homme n'est qu'un élément très récent des écosystèmes forestiers tropicaux, si l'on se place dans le contexte de l'évolution, qui, par le jeu des compétitions – et de la coopération entre les espèces, un aspect majeur des forces de l'évolution (Leigh et Rowell, 1995) – aboutit aux chaînes trophiques actuelles et aux contraintes de l'environnement. Ces contraintes portent sur l'abondance, la disponibilité dans le temps et la répartition dans l'espace, des végétaux, selon leur compositon. Les facteurs de disponibilité de ressources affectent en premier lieu les animaux consommateurs de plantes – vertébrés et invertébrés – qui constituent eux-mêmes une ressource ; mais leur abondance, leur diversité et leur répartition imposent une réponse adaptée des sytèmes agricoles.

De fait, les peuples forestiers indigènes ont du analyser, pour leur faire face, la nature des contraintes d'un environnement modelé depuis un lointain passé. Les sytèmes de gestion peuvent apporter des transformations si importantes de l'environnement que les contraintes écologiques s'estompent, si elles ne disparaissent pas complètement dans certains cas (Balée, 1989) ; et l'étude de ces réponses adaptatives des populations forestières nous apporte des connaissances fort utiles pour une gestion durable des forêts tropicales.

La végétation des forêts tropicales est caractérisée par sa grande diversité spécifique et par le fait que les individus de la plupart des espèces sont en petit nombre et disséminés dans une mosaïque forestière (Whitmore, 1991). Mais il existe des exeptions et une étude approfondie des rares cas de forêts tropicales à faible diversité spécifique pourrait apporter les éléments permettant de trancher entre les différentes hypothèses sur les mécanismes de diversification des espèces (Connell et Lowman, 1989).

La structure des populations végétales et leur taux de renouvellement détermine la quantité maximale qu'un consommateur peut prélever sans affecter le fonctionnement de l'écosystème ; mais c'est aussi la composition des différentes parties d'un végétal, qui détermine ce qui est consommable. Et la classification en éléments nutritifs et en éléments nuisibles au consommateur reste assez floue, parce que fonction des capacités de digestion et de détoxification propres aux différentes espèces consommatrices.

Tendances évolutives des parties comestibles des végétaux

La composition biochimique des différents éléments d'une plante est en grande partie prévisible, car la fonction détermine la composition globale. Par exemple, les feuilles qui sont les organes où s'opère la synthèse de nouvelle matière, renferment nécessairement un mélange d'enzymes et de co-enzymes ; leur composition globale inclut donc un ensemble d'acides aminés essentiels et de sels minéraux. Toutefois, la plus grande partie de la matière des feuilles se trouve sous forme de cellulose, un composé que les mammifères monogastriques (comme c'est le cas d'*Homo sapiens*) ne sont pas capables de digérer pour en tirer de l'énergie. Certaines feuilles peuvent donc constituer un aliment intéressant pour l'Homme, en tant que source d'acides aminés essentiels (*cf.* Mialoundama, 1996, chapitre 15 du présent ouvrage) ; mais elles ne pourraient pas être utilisées comme un aliment de base indispensable aux apports en énergie.

En revanche, les organes de mise en réserve des végétaux – graines et tubercules riches en amidon – ont un profil de composition adapté à leur fonction (*cf.* A. Hladik et Dounias, 1996, chapitre 14 du présent volume) qui en fait l'aliment de base par excellence des humains et de beaucoup d'autres espèces animales. Les corps gras, en particulier ceux des graines – ou ceux des arilles entourant les graines, qui constituent un « empaquetage » de taille réduite mais de grande valeur énergétique, favorisant la dissémination des graines par les consommateurs – sont des denrées alimentaires de grande valeur du point de vue du consommateur. En fait, pour tout consommateur, un aliment se définit en fonction de sa disponibilité dans l'environnement, des possibilités de digestion et d'assimilation, ainsi que de la perception gustative de certaines substances dont il nous faut préciser le rôle dans les mécanismes de coévolution entre les espèces végétales et animales.

Il est un produit des forêts tropicales que l'on peut considérer comme l'archétype des aliments de mammifères : c'est la pulpe sucrée des fruits, que viennent consommer les animaux en contribuant simultanément à la dissémination des graines de la plante. La réponse positive au goût des sucres correspond à une adaptation des mammifères à trouver des sources de nourriture procurant de l'énergie sous une forme relativement concentrée. L'efficacité de la dissémination des semences, par ce système de coopération entre la plante et l'animal qui s'en nourrit, est bien adaptée aux structures des forêts tropicales, dans lesquelles les individus d'une même espèce sont éloignés les uns des autres. Elle était également adaptée aux conditions de vie qui prévalaient vraisemblablement pour les premières formes d'angiospermes dont les graines devaient germer dans les clairières riches en matière organique mais dispersées dans une forêt primitive de gymnospermes peu diversifiées (Estrada

et Fleming, 1986). Cela explique qu'une très large proportion des espèces d'arbres et de lianes des forêts des forêts tropicales actuelles fonctionnent toujours selon ce principe d'association entre les végétaux et les animaux servant à leur propagation et que la morphologie et la composition biochimique des fruits résultent de ces inter-relations (C.M. Hladik, chapitre 8 du présent ouvrage).

La coévolution entre les animaux frugivores et les végétaux n'est cependant que rarement spécifique (une espèce animale ne dispersant les graines que d'une espèce végétale). Au contraire, les phénomènes de « coévolution diffuse » sont de beaucoup les plus répandus, correspondant à des associations variables entre des groupes de plantes et des groupes d'espèces animales. Au cours de l'évolution, les taxons végétaux sont restés inchangés sur de longues périodes et il est vraisemblable que les adaptations des espèces animales se soient produites par séquences successives, un groupe de frugivores pouvant en remplacer un autre en tant que disséminateur des graines d'un même ensemble de végétaux (Herrera, 1985). Il apparaît d'ailleurs que l'Homme a pris le relai dans ce processus ; mais, comme le souligne Redford (1996, chapitre 23 du présent ouvrage), beaucoup d'espèces de frugivores qui subissent une pression de chasse excessive, sont en voie d'extinction. Les végétaux dont les graines étaient disséminées par ces animaux perdront des possibilités de se reproduire ; ceux qui se maintiendront seront surtout des espèces dont l'Homme assure la dissémination (voir Janzen et Martin, 1982).

Le fait que les relations entre les plantes et les animaux frugivores ne soient pas spécifiques entraîne une compétition non seulement entre les animaux, mais également entre les espèces végétales qui ont à partager les services des disséminateurs de graines. Cette compétition est à l'origine d'un accroissement de la « récompense » offerte au consommateur des fruits, accroissement qui a ses limites lorsque l'énergie investie par la plante dans son fruit risque d'excéder le bénéfice d'une dissémination efficace. Si les fruits de chaque espèce tendent à s'enrichir en substances nutritive lorsque beaucoup de végétaux dépendent des mêmes agents disséminateurs, une stratégie alternative consiste à décaler la période de production par rapport à celle des autres producteurs de fruits. Une nécessité engendrée par les pressions de sélection, correspond aussi au phénomène « d'empaquetage global » évoqué ci-dessus ; car les graines les plus grosses – qui apportent aux plantules une réserve augmentant leurs chances de survie – ne pourraient être avalées que par un petit nombre de consommateurs de grande taille si elles étaient entourée d'une pulpe épaisse. Les fruits ne conservent alors une dimension compatible avec celle des disséminateurs de graines, tout en leur offrant la « récompense » nécessaire à l'efficacité du système, que lorque les produits

nutritifs sont très concentrés dans la pulpe (Herrera, 1985). Ainsi les fruits des Myristicaceae qui ont une grosse graine unique, sont entourés d'une pulpe fine (l'arille) dont la richesse en corps gras constitue un apport d'énergie tout à fait utilisable par un consommateur animal. De la même façon, de nombreux palmiers ont de gros fruits avec un péricarpe relativement fin ; mais les disséminateurs tels que le marsupiaux, coatis, singes et humains, trouvent un avantage à les consommer en raison des fortes teneurs en graisses ou en amidon (Kahn, 1996, chapitre 16 du présent ouvrage).

Les fruits des espèces de forêt tropicale à pulpes sucrées, grasses ou amylacées sont donc des ressources alimentaires intéressantes du point de vue énergétique. L'Homme a su tirer profit des formes sauvages spontanées ; mais il a surtout réussi dans cette association avec les plantes, en développant des systèmes de gestion qui augmentent localement la densité des producteurs ainsi que par la domestication des espèces, comme le montrent Guillaumet (chapitre 6) et Posey (chapitre 7) dans le présent ouvrage.

Tendances évolutives des parties non comestibles des végétaux

À l'inverse de ces adaptations bénéfiques à la fois au végétal et à l'animal consommateur, correspondant chez ce dernier à une préférence pour les produits sucrés, la réponse négative des consommateurs vis à vis des produits amers, astringents ou excessivement acides est une adaptation du système de perception permettant d'éviter les parties toxiques des végétaux ou celles dont la valeur nutritionnelle se trouve neutralisée par la présence de certains agents anti-nutritionnels. Chez les mammifères, l'expression la plus visible de cette réponse génétiquement programmée apparaît sous la forme du « réflexe gusto-facial » qui se manifeste chez le nouveau-né par le rejet des substances amères (Steiner et Glaser, 1984). Cette réponse adaptative initiale, que l'on retrouve dans toutes les populations humaines, a nécessairement évolué en parallèle avec la composition des végétaux (Johns, 1990 ; Hladik, chapitre 8 du présent ouvrage).

Mais la présence des produits qui rendent certaines parties des végétaux non comestibles s'explique, en grande partie, par les mécanismes de défense biochimique mis en place au cours de l'évolution. L'efficacité d'une espèce végétale se trouverait altérée par la présence d'animaux pouvant consommer une grande partie de son feuillage (diminuant ainsi ses capacités photosynthétiques) ou de ses organes de mise en réserve, graines ou tubercules. En général, les pressions de sélection de l'environnement n'ont laissé subsister que les formes végétales contenant des produits qui en réduisent la digestibilité ou qui les rendent toxiques. Et de leur côté, les consommateurs ont évolué en fonction de la présence de ces produits qu'ils peuvent éviter en les percevant comme amers (par exemple les alcaloïdes) ou astrigents (par exemple les tannins), ou, dans certains cas,

par le développement de systèmes physiologiques de neutralisation des produits toxiques des plantes qui forment l'essentiel de leur nourriture (Rosenthal et Berenbaum, 1992).

Ces mécanismes de coévolution entre les défenses chimiques d'une espèce végétale particulièrement importante pour les cultivateurs des régions forestières tropicales, le manioc, et les animaux consommateurs de la plante, sont examinés par McKey et Beckerman (chapitre 9 du présent ouvrage). Le modèle proposé rend compte de l'importance respective de la sélection artificielle et de la sélection naturelle dont les forces, en opposition ou en synergie, dans un environnement très hétérogène et dans différentes cultures, ont provoqué l'apparition d'une étonnante diversité de formes.

Dans le chapitre final de cette première partie de l'ouvrage (chapitre 10), Dove présente les conséquences, dans le domaine culturel, d'une autre forme d'adaptation des espèces végétales à la présence de consommateurs animaux. Cette adaptation, dite « *mast-fruiting* » consiste à produire périodiquement et de façon synchronisée entre tous les arbres d'une même espèce, une très grande quantité de fruits. C'est un phénomène relativement fréquent en Asie, notamment dans la famille de Dipterocarpaceae qui, certaines années, produisent une énorme quantité des graines qui, bien que non toxiques, échappe en grande partie aux animaux consommateurs. Dove montre comment la production massive des fruits de Dipterocarpaceae a modelé de façon directe et indirecte (à travers les réponses comportementales du sanglier, le principal consommateur de ces fruits), non seulement la façon dont le peuple Dayak gère son environnement, mais également la manière dont cette civilisation perçoit et interprête les relations entre Nature et Culture.

Les systèmes de gestion passés et actuels des forêts tropicales

L'intégration harmonieuse de populations humaines, en dépit de leur apparition relativement tardive dans les écosystèmes forestiers tropicaux, est une vision qui ressort de tous les chapitres de cette première partie. Aussi longtemps que les principes de fonctionnement de ces écosystèmes complexes sont respectés (même s'ils ne sont pas entièrement compris), l'équilibre d'une nouvelle association entre espèces laisse entrevoir sa durabilité.

Il apparaît également, de plus en plus clairement, que la plupart des forêts que l'on considérait comme « primitives » ont été intensément utilisées par des groupes humains au cours de très longues périodes (voir notamment Balée, 1989 ; Posey, 1996 chapitre 7 du présent ouvrage). Rostain (1991) a montré des traces au niveau des paysages correspondant vraisemblablement à un remodelage par l'homme dans un passé plus ou moins lointain (figure 1.1). Cela signifie donc que l'utilisation des forêts n'entraîne pas nécessairement une perte catastrophique de leur biodiversité.

Figure 1.1
Des champs surélevés établis sur des buttes compararables à celles que les populations Kayapó ont utilisé dans le Bassin Amazonien auraient laissé leur empreinte sur ce paysage en limite de forêt de la région de Diamant, en Guyane Française (photo S. Rostain).

De la gestion des ressources forestières, il résulte une « domestication du paysage », selon le concept proposé, dans le cas des aborigènes d'Australie, par Hynes et Chase (1982). Ces auteurs ont introduit le terme de « domiculture », afin de différencier cette forme de domestication par rapport au concept habituel, qui fait référence à la modification du patrimoine génétique d'une espèce. Un paysage domestiqué a été modifié par les populations humaines à partir d'un état initial de grande biodiversité, pour aboutir à une forme dans laquelle la biodiversité se maintient mais où les densités des espèces utilisables par l'Homme ont été augmentées. Cette amélioration quantitative des ressources est considérée par Lathrap (1977) comme la première démarche des groupes humains vers les systèmes agricoles ; toutefois, ainsi que l'ont clairement indiqué Hynes et Chase (1982) et Yen (1989), la domiculture n'a pas toujours fait évoluer les sociétés qui la pratiquent vers l'agriculture.

Dans les forêts tropicales humides de Papouasie-Nouvelle-Guinée, la gestion des ressources a entraîné la formation d'un paysage de forêts jardinées et domestiquées (Groube, 1989). Dans l'ouest de Sumatra, Michon *et al.* (1986) et Foresta and Michon (1996, chapitre 68 du présent ouvrage) ont observé et décrit les paysages forestiers domestiqués, enrichis en arbres fruitiers et autres espèces utiles, qui résultent à la fois de l'aménagement du milieu forestier et des transformations de l'agro-écosystème. Beaucoup des paysages aménagés d'Amazonie que Balée (1989) a décrits sont également enrichis en espèces à fruits comestibles. Comme à Sumatra, certains de ces paysages résultes de remaniements au sein même de la forêt, d'autres ont pour origine les agro-écosystèmes.

Dès que les groupes humains commencèrent à gérer les ressources de leur environnement, il ont aussi, le plus souvent, entamé le processus de modification génétique des populations végétales qui leurs étaient utiles. Il s'agit là de domestication dans le sens du terme généralement employé, c'est-à-dire que le patrimoine génétique de l'espèce végétale (ou animale) est modifié dans le sens le plus profitable à l'Homme. La survie d'une population végétale ou animale totalement domestiquée dépend entièrement des humains (Harlan, 1975).

Bien que la plupart des discussions concernant le domestication des plantes et ses centres d'origine soient focalisées sur les annuelles cultivées, on ne peut pas ignorer l'importance des plantes pérennes des régions forestières tropicales qui sont actuellement domestiquées ou semi-domestiquées. L'hypothèse, émise par Clement (1989), qu'il y aurait, dans le nord-ouest de l'Amazonie, un important centre de diversification génétique de ces espèces utiles, est basée sur l'observation des très nombreuses formes d'arbres fruitiers domestiquées et semi-domestiquées de cette région (voir Clement, 1996, chapitre 12 du présent ouvrage).

La majorité des paysages forestiers tropicaux qui furent habités, au cours de périodes suffisamment longues, par des populations humaines, sont marqués par une mosaïque de zones d'utilisation diverses incluant les traces des aménagements forestiers et des agro-écosystèmes. Si nous voulons continuer le développement des régions tropicales humides en leur donnant la capacité de subvenir aux besoins de populations plus nombreuses sans porter atteinte à la biodiversité des forêts, nous devons rapidement apprendre des peuples qui ont su gérer cette diversité sur le long terme, comment améliorer un paysage en le domestiquant.

Références

Balée, W. (1989). The culture of Amazonian forests. *Advances in Economic Botany*, 7, 1-21

Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119

Bellwood, P. (1985). *Prehistory of the Indo-Malaysian Archipelago* (Sydney : Academic Press)

Clement, C.R. (1989). A center of crop genetic diversity in western Amazonia. *BioScience*, 39, 624-631

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Connell, J.H. et Lowman, M.D. (1989). Low diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist*, 134, 88-119

Cooke, R.G. et Piperno, D. (1996). Le peuplement de l'Amérique Centrale et de

l'Amérique du Sud et les adaptations aux forêts tropicales avant la colonisation européenne. *Chapitre 4 du présent ouvrage*, pp. 77–96

De Foresta, H. et Michon, G. (1996). Établissement et gestion des agroforêts paysannes en Indonésie : quelques enseignements pour l'Afrique forestière. *Chapitre 68 du présent ouvrage*, pp. 1081–1101

Dove, M.R. (1996). Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture. *Chapitre 10 du présent ouvrage*, pp. 203–216

Estrada, A. et Fleming, T.H. (eds) (1986). *Frugivores and Seed Dispersal* (Dordrecht: Dr W. Junk Publisher)

Guillaumet, J.-L. (1996). Les plantes alimentaires des forêts humides intertropicales et leur domestication : exemples africains et américains. *Chapitre 6 du présent ouvrage*, pp. 121–130

Groube, L. (1989). The taming of the rain forests: a model for Late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds.) *Foraging and Farming - The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 292-304 (Londres : Unwin Hyman)

Harlan, J.R. (1975). *Crops and Man* (Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy/Crop Science Society of America)

Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds) (1989). *Foraging and Farming - The Evolution of Plant Exploitation* (Londres : Unwin Hyman)

Herrera, C.M. (1985). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertabrates. *Oikos*, **44**, 132-141

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Hladik, C.M. (1996). Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. *Chapitre 8 du présent ouvrage*, pp. 145–164

Human Ecology (1991). *Special Issue : Human Foragers in Tropical Forests*. **19** (2)

Hynes, R.A. et Chase, A.K. (1982). Plants, sites and domiculture: Aboriginal influence upon plant communities in Cape York Peninsula. *Archaeology in Oceania*, 17, 38-50

Janzen, D.H. et Martin, P. (1982). Neotropical anachronisms : what the gomphotheres ate. *Science*, **215**, 19-27

Johns, T. (1990). *With Bitter Herbs They Shall Eat It. Chemical Ecology and the Origins of Human Diet and Medicine* (Tucson : The University of Arizona Press)

Kahn, F. (1996). Les palmeraies amazoniennes : ressources alimentaires et aménagement des écosystèmes forestiers. *Chapitre 13 du présent ouvrage*, pp. 261–274

Lanfranchi, R. et Schartz, D. (eds) (1990). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique* (Paris : ORSTOM)

Lathrap, D.W. (1977). Our father the cayman, our mother the gourd : Spinden revisited, or a unitary model for the emergence of agriculture in the New World. In Reed, C.A. (ed.) *Origins of Agriculture*, pp. 713-752 (La Hague : Mouton)

Leigh, E.G. Jr. et Rowell, T. (1995). The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization. *Écologie*, **26**, 131–158

Linares, O.F. et Ranere, A.J. (eds) (1980). *Adaptive Radiations in Prehistoric Panama*. Peabody Museum Monographs 5 (Cambridge, Massachussets : Harvard University Press)

Maley, J. (1996). Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine au cours des vingt derniers millénaires. *Chapitre 3 du présent ouvrage*, pp. 55–76

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Mialoundama, F. (1996). Intérêt nutritionnel et socio-économique du genre *Gnetum* en Afrique centrale. *Chapitre 15 du présent ouvrage*, pp. 295–300

Michon, G., Mary, F. et Bompard, J. (1986). Multistoried agroforestty garden system in West Sumatra, Indonesia. *Agroforestry Systems*, **1**, 117-129

Posey, D.A. (1996). Importance des espèces semi-domestiquées en Amazonie : impact sur la flore et la faune de leur dissémination par les Indiens Kayapó et ses conséquences sur les systèmes de gestion. *Chapitre 7 du présent ouvrage*, pp. 131–144

Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage*, pp. 401–424

Rosenthal, G.A. et Berenbaum, M. (eds) (1992). *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, 2nd ed. (San Diego: Academic Press)

Rostain, S. (1991). *Les champs surélevés amérindiens de la Guyane*, Collection "La Nature et l'Homme". (Cayenne : ORSTOM-IGN)

Steiner, J.E. et Glaser, D. (1984). Differential behavioral responses to taste stimuli in non-human primates. *Journal of Human Evolution*, **13**, 709-723

Whitmore, T.C. (1991). *Tropical Rain Forests* (Oxford : Clarendon Press)

Yen, D.E. (1989). The domestication of environment. In Hartis, D.R. et Hillman, G.C. (eds.) *Foraging and Farming - The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 55-75 (Londres : Unwin Hyman)

FLUCTUATIONS MAJEURES DE LA FORÊT DENSE HUMIDE AFRICAINE
au cours des vingt derniers millénaires

Jean MALEY

Introduction

Les grandes variations des paléoenvironnements et des végétations survenues sur la zone tropicale africaine depuis la fin du Néogène peuvent s'interpréter dans un contexte global de variation des températures et en particulier des périodes de refroidissement qui ont été synchrones de l'extension des calottes glaciaires sur les zones polaires antarctique et arctique (Ruddiman *et al.*, 1989 ; Maley, 1980 et à paraître, a). Concernant la forêt dense et les savanes adjacentes, les variations révélées par la palynologie dans les dépôts du delta du Niger (Poumot, 1989 ; Morley et Richards, 1993) se situent dans ce même contexte. Au cours du Pliocène puis du Pléistocène, l'étude du $\delta^{18}O$ (variations des proportions de cet isotope de l'oxygène dans les sondages effectués sous la mer) montre un accroissement progressif de l'amplitude des variations glaciaires, avec deux étapes principales, la première survenue vers 2,5 millions d'années et la seconde il y a environ 800 000 ans (Ruddiman *et al.*, 1989). Un fort accroissement de la variabilité climatique est intervenu depuis cette dernière date, avec en particulier des phases de refroidissement plus intenses suivant une périodicité dominante de 100 000 ans (Start et Prell, 1984). Pour la fin du Quaternaire, des données polliniques obtenues sur des enregistrements sédimentaires marins dans le Golfe de Guinée (depuis environ 250 000 ans) et lacustres dans le domaine forestier (depuis environ 25 000 ans) illustrent bien l'impact de ces variations sur la végétation, avec une réduction maximum de la forêt dense entre 20 000 et 15 000 BP (*Before Present*, nombre d'années écoulées jusqu'à 1950).

Reculs et fragmentations de la forêt dense synchrones des phases glaciaires

L'étude des paléoenvironnements et de leur variation a souvent mis en évidence des phases de forte aridité. Ainsi, par exemple, les « stone lines » présentes à la base de nombreux profils pédologiques, témoignent que de vastes régions actuellement forestières ont perdu une grande partie de leur couverture arborée et que les sols ont subi de fortes érosions à diverses époques du Quaternaire. Une de ces dernières phases, grâce à des ateliers d'une industrie préhistorique (Sangoen) en place sur une stone line, a pu être située entre 70 000 et 40 000 BP (Lanfranchi et Schwartz, 1991 ; Schwartz et Lanfranchi, 1993). Cette période aride, dénommée régionalement « Maluékien », a été synchrone d'une longue phase glaciaire aux latitudes moyennes et hautes. On doit toutefois remarquer que les périodes les plus arides en terme de végétation, associées à de fortes baisses de la pluviosité et à une fragmentation maximum du bloc forestier (voir *infra*), n'ont pas été nécessairement accompagnées de fortes érosions, comme cela semble avoir été le cas pour la période 20 000 à 15 000 BP avec de faibles vitesses de sédimentation en milieu lacustre (voir le Barombi Mbo, Giresse *et al.*, 1994) ou en mer au débouché du fleuve Congo-Zaïre (Giresse *et al.*, 1982).

Par contre une phase de forte érosion semble être intervenue peu après, à la fin du Pléistocène (Giresse *et al.*, 1982; Schwartz, 1990; Schwartz et Lanfranchi, 1993). En effet, des données précises ont été obtenues récemment par Runge (1992) dans l'est du Zaïre, au sud-est de Kisangani. L'étude de coupes dégagées le long la Route N 3 en direction de Bukavu, dans la région de Osokari à Walikale (vers 1°20'S - 28°E), dans un secteur actuellement forestier et situé à environ 100 km de la limite forêt-savane, a mis en évidence deux générations de « stone-lines ». Dans l'altérite et à environ 1 m sous la plus ancienne se trouvent des restes de troncs d'arbres qui ont été datés de 17 650 ± 1020 et 18 310 ± 860 BP ; la stone-line la plus récente a été datée de l'Holocène récent (J. et F. Runge, à paraître). La première « stone line » se situerait donc entre environ 17 000 et le début de l'Holocène et probablement durant la transition du dernier glaciaire à l'interglaciaire actuel car Giresse *et al.* (1982) ont montré qu'au débouché en mer du fleuve Congo-Zaïre les apports terrigènes avaient été multipliés par 6 vers 11 500 ans, preuve d'une forte érosion sur le bassin versant. La vitesse de sédimentation a été aussi multipliée par 3 dans le lac Barombi Mbo vers cette époque (Giresse *et al.*, 1994). Une stone-line pouvant être rattachée à cette phase érosive a été retrouvée dans le sud du Cameroun (Kadomura et Hori, 1990) et du Nigéria (Maley, 1993). En efet, dans la partie inférieure du colluvium situé juste au-dessus de cette stone-line, ont été récoltés des charbons de bois

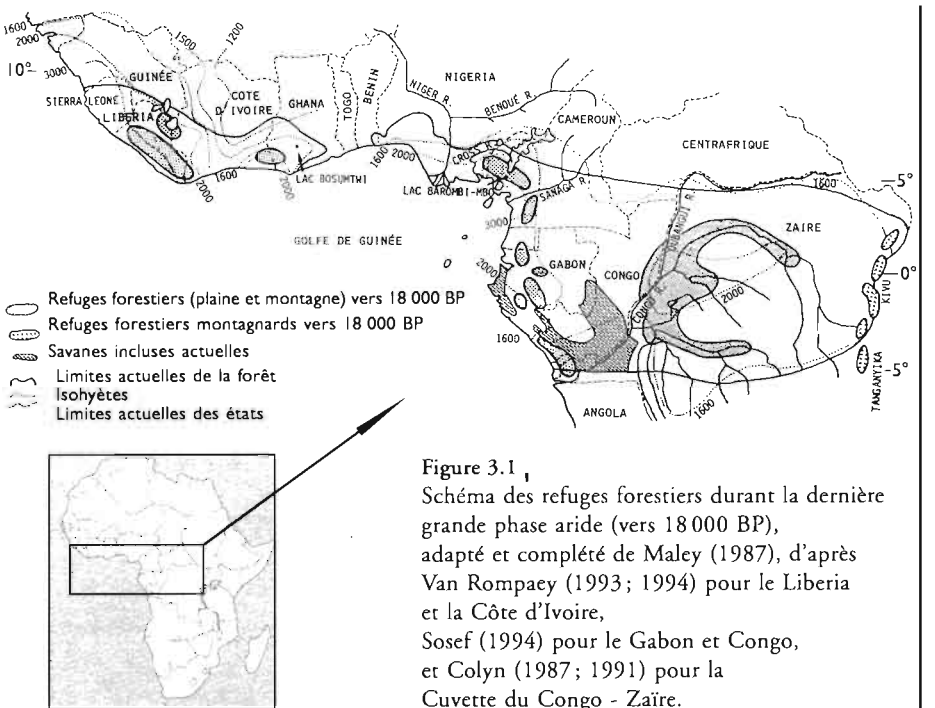
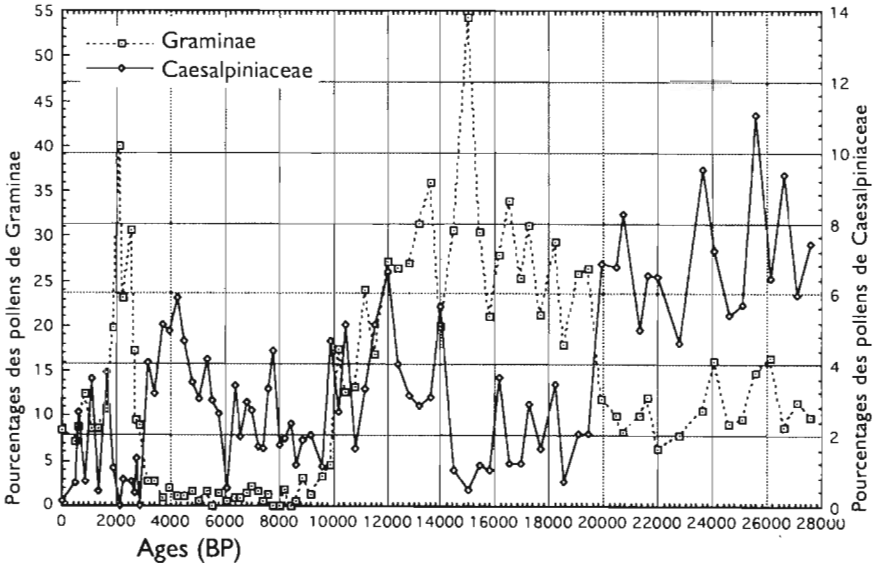


Figure 3.1
Schéma des refuges forestiers durant la dernière grande phase aride (vers 18 000 BP), adapté et complété de Maley (1987), d'après Van Rompaey (1993; 1994) pour le Liberia et la Côte d'Ivoire, Sosef (1994) pour le Gabon et Congo, et Colyn (1987; 1991) pour la Cuvette du Congo - Zaïre.

ayant donné des âges compris entre 11 200 et 8 500 BP (5 datations rapportées dans Maley, 1993).

L'étude des pollens fossiles conservés dans des sédiments lacustres accumulés depuis des millénaires, permet de retracer l'histoire des végétations régionales. Ces études polliniques ont apporté des arguments importants qui prouvent la réalité de la fragmentation de la forêt entre 20 000 et 15 000 BP, confirmant et précisant les conclusions auxquelles avaient abouti divers biogéographes qui ont analysé les flores et les faunes qui vivent actuellement en régions forestières et dont la répartition porte encore la trace de ces bouleversements passés (Moreau, 1966; Hamilton, 1976; Maley, 1987; Colyn, 1991; Sosef, 1994). Ainsi les analyses polliniques effectuées au lac Bosumtwi (Ghana) ont montré la disparition régionale de la forêt entre environ 19 000 et 15 000 BP (Maley, 1987, 1989, 1991). Par contre, les analyses polliniques faites au lac Barombi Mbo (figure 3.1) ont montré qu'entre 20 000 et 15 000 BP environ, bien que la forêt ait fortement reculé, elle s'était maintenue dans l'Ouest Cameroun sous forme d'importants ilôts forestiers (Brenac, 1988; Maley, 1987, 1991; Maley *et al.*, 1990a; Giresse *et al.*, 1994) qui correspondent au refuge décrit dans cette région par divers biogéographes (Richards, 1963; Lachaise *et al.*, 1988; Sosef, 1991).

La fragmentation du bloc forestier lors de cette période aride s'est traduite aussi par l'extension dans la zone occupée actuellement par la forêt



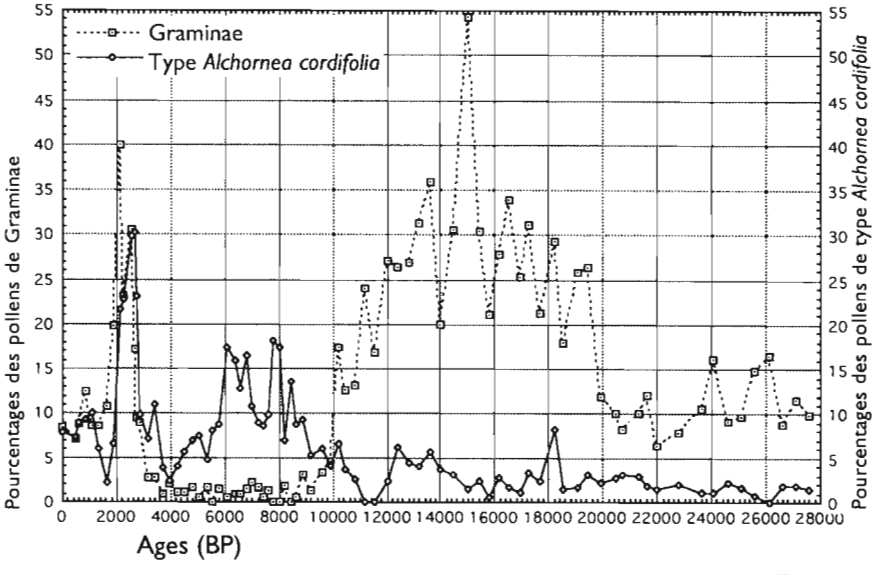


Figure 3.2

Évolution des pourcentages relatifs des pollens de deux taxons caractéristiques par rapport à celui des graminées dans les dépôts quaternaires (carotte BM-6) du lac Barombi Mbo, Ouest Cameroun (d'après Brenac et Maley, en préparation). Les âges sont interpolés à partir de 12 dates au radiocarbone; pour toutes les questions concernant ce site et les données botaniques, géologiques, stratigraphiques, etc., *cf.* Letouzey, 1985; Brenac, 1988; Maley, 1989, 1991, 1992; Maley *et al.*, 1990a; Giresse *et al.* 1991, 1994.

(voir suite de légende, page ci-contre)

(suite de légende de la page ci-contre)

• **Gramineae.** Ce taxon constitue la quasi totalité des pollens d'herbacées non aquatiques et il est caractéristique des milieux ouverts de type savane. Son extension a été la plus forte entre 20 000 et 10 000 BP. Par contre le fait que les pollens d'arbres ont continué à largement dominer entre 20 000 et 15 000 BP avec une moyenne de 50 à 60 %, montrent que les milieux forestiers, sous forme d'une mosaïque forêt/savane, ont persisté dans cette région en formant un « refuge ».

• **Type *Alchornea cordifolia*.** Ce taxon correspond à des arbustes pionniers caractéristiques des forêts « secondaires » : ils se développent en abondance dans tous les types d'ouverture du milieu forestier où ils participent activement à la reconstitution de la forêt, comme par exemple lors de la phase de péjoration climatique du début de l'Holocène récent (vers 3 000 - 2 000 BP) où la courbe de ses pollens suit assez étroitement celle des pollens de Gramineae.

• **Caesalpiniaceae** (total des pollens de Caesalpiniaceae). Cette famille est surtout caractéristique des milieux forestiers « primaires » de type sempervirent (voir le texte). Les Caesalpiniaceae produisent peu de pollens, de ce fait même 1 ou 2 % sont significatifs d'une certaine importance locale (*cf.* Brenac, 1988 ; Reynaud, en préparation). Il faut noter leurs pourcentages élevés avant 20 000 ans indiquant leur forte domination du milieu forestier. Ensuite, bien qu'ils aient baissé fortement entre 20 000 et 15 000 BP, ils se maintiennent dans le refuge forestier régional. Ensuite, à partir d'environ 14 000 ans, ils sont relativement abondants jusque vers 3 000 BP lorsqu'ils régressent très fortement durant la phase de péjoration climatique qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP. Depuis 2 000 ans leur importance est relativement faible et très variable.

dense de diverses formations végétales de milieux ouverts et de type plus ou moins xérique. Cela est bien illustré pour la dernière grande période aride par les analyses polliniques dans les deux sites indiqués ci-dessus (réf. *supra*) : au Bosumtwi, les pollens de taxons de milieux ouverts ont dominé complètement à cette époque, tandis qu'au Barombi Mbo, ces pollens ont beaucoup augmenté, mais ils n'ont quasiment jamais dominé sur ceux des arbres (figure 3.2). Or actuellement, jusqu'au coeur des forêts les plus humides, on trouve des végétations xériques rélictuelles en position de refuges (inverses) isolés en divers points de la forêt africaine, où pour des raisons surtout de sols ou de climat local défavorable, les forêts denses périphériques n'ont pas pu les submerger, comme par exemple au Mont Nimba (Côte d'Ivoire et Guinée ; Schnell, 1952) ou en quelques points des Monts de Cristal (Gabon ; Reitsma *et al.*, 1992), ou encore dans la large enclave savanicole de la Lopé, vers le centre du Gabon (Aubréville, 1967 ; L.J. White, 1992). Dans le sud-ouest du Cameroun, près de Bipindi, Villiers (1981) a aussi décrit sur la grande colline rocheuse de Nkoltsia une prairie à Euphorbes cactiformes (figure 3.3) et surtout une forêt basse claire à *Julbernardia letouzeyi* que cet auteur, ainsi que Letouzey (1983), ont rattaché aux forêts zambéziennes australes.

Figure 3.3
Sur les flancs du rocher d'Ako-Akas, inselberg isolé
au sein de la forêt dense humide du sud Cameroun, près d'Ebolowa,
existe une prairie de Cyperaceae avec un végétation basse
composée surtout d'euphorbes cactiformes (*Euphorbia letestui*).
Ce peuplement végétal correspond à une végétation relictuelle de type xérique,
en position de refuge inverse, isolée
au sein du bloc forestier (photo J. Maley, ORSTOM).

Les analyses polliniques effectuées dans des sites de basse altitude de l'Afrique équatoriale, en-dessous de 500 m, au Bosumtwi, au Barombi Mbo (figure 3.4) ainsi que dans la région de Brazzaville, à Bilanko, qui est situé vers 600 m (Elenga, 1992; Elenga *et al.*, 1991; Maley et Elenga, 1993; Elenga *et al.*, 1994), ont montré qu'avant l'Holocène des taxons forestiers montagnards – *Olea capensis* (syn. *O. hochstetteri*), *Podocarpus* cf. *latifolius* et *Ilex mitis* (ces deux derniers seulement à Bilanko) – s'étaient étendus à basse altitude. Comme pour les végétations xériques, des refuges (inverses) de végétation montagnarde, avec essentiellement *Podocarpus latifolius*, se retrouvent encore actuellement à basse altitude (*cf.* White, 1981), comme pour le site de Kouyi, entre 600 et 700 m dans la forêt du Chaillu au Congo (Maley *et al.*, 1990b). Ces extensions montagnardes à basse altitude ont été la conséquence des abaissements de la température qui ont accompagné certaines phases arides et fraîches, particulièrement celle qui a culminé vers 18.000 ans et dont la température a été estimée inférieure à l'actuelle de 3° à 4° C en moyenne annuelle (Maley et Livingstone, 1983; Maley, 1987, 1989, 1991). Les études effectuées dans les montagnes de l'Afrique orientale ont abouti à des valeurs similaires (Bonnefille *et al.*, 1992; Vincens *et al.*, 1993).

Figure 3.4
Le Barombi-Mbo est un grand cratère d'explosion avec en son centre un lac de 2 km de diamètre. Il est situé dans les forêts denses humides de basse altitude de l'ouest Cameroun. Les carottages effectués en son centre, sous 110 mètres d'eau, permettent, par l'étude des pollens, de reconstituer l'histoire de la végétation de cette région depuis environ 28 000 ans (photo J. Maley, ORSTOM).

Toute la zone occupée actuellement par la forêt dense humide a donc subi durant cette période relativement aride et froide, synchrone des grandes extensions glaciaires des latitudes moyennes et hautes, de profonds bouleversements des environnements, ainsi que de sa végétation et de sa faune. Toutefois les secteurs forestiers qui présentent actuellement des biodiversités élevées et un nombre relativement grand de taxons endémiques ont été interprêtés par la plupart des biogéographes comme correspondant à des zones refuges qui auraient été peu ou pas affectées par les phases arides (Moreau, 1969 ; Hamilton, 1976 ; Mayr et O'Hara, 1986 ; Maley, 1987 ; Colyn, 1991 ; Sosef, 1994 ; etc.).

Les recherches menées en Afrique et en Amazonie depuis une dizaine d'années ont aussi montré que, durant l'Holocène, les forêts tropicales avaient subi des fragmentations et reculs qui, toutefois, n'ont pas eu l'ampleur des phénomènes survenus entre 20 000 et 15 000 BP. On doit ainsi conclure que les périodes globalement chaudes de type interglaciaire ne sont pas uniquement des périodes d'extension forestière, comme cela était généralement avancé, mais qu'elles ont pu aussi conduire à d'importantes destructions dans les massifs forestiers. Le paragraphe suivant est une synthèse des données actuellement disponibles concernant les principales fluctuations de ces massifs forestiers durant l'Holocène.

Les principales fluctuations des forêts de l'Afrique équatoriale et de l'Amazonie durant l'Holocène

Les études palynologiques et sédimentologiques effectuées depuis une dizaine d'années sur les dépôts de divers lacs situés dans les zones forestières d'Amazonie et d'Afrique ont apporté des informations importantes sur l'évolution de la végétation et des paléoenvironnements au cours du Quaternaire récent. L'évolution comparée de ces deux blocs forestiers montre tout d'abord entre 15 000 et 20 000 BP une phase de forte aridité et de régression forestière synchrone pour l'Afrique (*cf. supra*) et pour l'Amazonie (Absy *et al.*, 1991 ; Servant *et al.*, 1993 ; Van der Hammen et Absy, 1994 ; Cooke et Piperno, 1996, chapitre 4 du présent ouvrage). Après environ 15 000 ans, les blocs forestiers amazonien et africain ont été le théâtre de longues phases de recolonisation, entrecoupées de reculs temporaires. Vers 9 500 ans les forêts étaient complètement réinstallées (Amazonie : Absy *et al.*, 1991 ; Servant *et al.*, 1993 ; Afrique : Maley, 1991 ; Giresse *et al.*, 1994). Ensuite, alors que la forêt s'est maintenue ou s'est même accrue en Afrique (Maley, 1991), il s'est produit à partir d'environ 8 000 ans une nouvelle régression d'une partie de la forêt amazonienne, particulièrement dans la région périphérique sud-est de Carajas, actuellement un peu moins humide (Absy *et al.*, 1991 ; Servant *et al.*, 1993), et dans la Mata Atlantica, forêt côtière située plus au sud (Ledru, 1993). Cette régression a été maximum entre 7 000 et 4 000 BP. Toutefois dans la région plus humide du piémont des Andes, en Equateur, la forêt a été présente depuis 7 000 BP (base des carottes étudiées) jusqu'à l'Actuel (Bush et Colinvaux, 1988). Après 5 000 BP la forêt amazonienne a recolonisé le secteur de Carajas et, avec des oscillations, a atteint une limite proche de l'actuelle vers 3 600 BP (Absy *et al.*, 1991 ; Sifeddine *et al.*, 1994). La régression forestière a été d'un type particulier dans la région de Carajas car elle a été caractérisée d'une part par le développement de *Piper* qui est un taxon forestier pionnier, et d'autre part par la grande abondance dans les sédiments étudiés de fins débris végétaux carbonisés, preuve du rôle des incendies dans l'ouverture de la forêt (Absy *et al.*, 1991 ; Martin *et al.*, 1993 ; Servant *et al.*, 1993). Des incendies ont eu lieu à peu près pendant la même période en divers points de l'Amazonie orientale (Soubiès, 1980) et dans la Mata Atlantica, entre 6 500 et 3 500 BP (Vernet *et al.*, 1994). Ces auteurs concluent que, quel que soit l'origine de ces incendies, naturelle ou anthropique, ils n'ont pu se produire que pendant des périodes sèches qui fragilisent la forêt et la rendent plus facilement inflammable soit par la foudre, soit par l'Homme (Sifeddine *et al.*, 1994). Le contrôle des incendies apparaît comme un phénomène essentiellement climatique, car après la reconstitution de la forêt, vers 3 600 BP, les feux ont diminué considérablement, bien que rien

n'indique que l'Homme ait quitté ces diverses régions (*cf.* Cooke et Piperno, 1996). Une dernière période de recrudescence des incendies a été mise en évidence à Carajas, entre 2 700 et 1 500 BP (Sifeddine *et al.*, 1994).

Fait remarquable, c'est approximativement lorsque la forêt amazonienne avait atteint à nouveau une extension proche de l'actuelle que la forêt africaine a commencé à son tour à régresser. En effet, des données polliniques venant du Cameroun, du lac Barombi Mbo (Maley, 1992 ; Giresse *et al.*, 1994 ; Brenac et Maley, en préparation), du lac Mboandong (Richards, 1986) et d'autres lacs en cours d'étude (lac Njupi : Maley, en préparation ; lac Ossa : Reynaud, en préparation) et du Congo central (Elenga *et al.*, 1992, 1994 ; Schwartz, 1992) et occidental (Niari : Vincens *et al.*, 1994) montrent à partir de 3 000 BP une forte régression des pollens arborés au profit de ceux des milieux ouverts. Au Barombi Mbo, par exemple, où les dépôts holocènes ne présentent pas de hiatus sédimentaires, les pollens de Gramineae culminent entre 2 500 et 2 000 BP (Maley, 1992 ; Brenac et Maley, en préparation) (Figure 3.2). Pour le lac Bosumtwi au Ghana, situé dans le bloc forestier occidental, le changement climatique majeur s'est produit un peu plus tôt vers 3 700 BP, se traduisant par une régression brutale du lac de plus de 120 mètres (Talbot *et al.*, 1984), sans que la forêt diminue dans la région proche de ce lac (Maley, 1991). Toutefois, on peut penser que dès cette époque les forêts périphériques régionales ont été affectées, particulièrement au niveau du Bénin et du Togo, initiant une nouvelle coupure (*Dahomey gap*) de la bande forestière située au nord du Golfe de Guinée (Maley, 1991). Un tel déphasage entre le bloc forestier occidental (guinéen) et le bloc plus central (congolais) est attribué, en particulier, à l'influence contrastée, sur le dynamisme de la mousson, des températures marines de surface dans le Golfe de Guinée (Maley, 1995 ; à paraître, b).

Pour la partie orientale du Domaine Guinéo-Congolais, des données convergentes avec celles du Cameroun et du Congo occidental ont été obtenues récemment en deux points de la partie orientale de la cuvette congolaise, dans l'est du Zaïre. Tout d'abord le premier site étudié se situe en Ituri près d'Epulu, vers 1° 30' N - 28° 30' E, où des recherches ont été effectuées sur des charbons de bois provenant de la partie supérieure des sols (T. et J. Hart et R. Deschamps, commun. pers.). Ce secteur d'Epulu se situe actuellement en forêt et à plus de 100 km de la limite forêt-savane. Les principaux résultats ont montré que depuis environ 2 500 BP les incendies ont été relativement fréquents et qu'en particulier deux arbres typiques des milieux savanicoles y ont été aussi déterminés et placés plus précisément entre 2 500 et 2 000 BP, environ (T. et J. Hart, R. Deschamps, comm. pers.). Le second site se situe plus au sud, à plus de 300 km au sud-est de Kisangani, non loin

du Kivu (Runge, 1992) : les coupes observées se situent entre Osokari et Walikale (vers 1° 20' S - 28° E). La stone-line la plus récente mise en évidence dans ces coupes contient des charbons de bois qui ont été datés de 2 170 ± 175 et 1 835 ± 130 BP (J. et F. Runge, à paraître). La phase érosive associée à cette stone-line est approximativement synchrone de la période à incendies plus fréquents qui a été repérée en Ituri. On peut donc conclure qu'entre environ 2 500 et 2 000 - 1800 BP la forêt ne recouvrait plus ces deux secteurs du Zaïre oriental, ce qui témoigne donc d'une phase relativement aride vers le début de l'Holocène récent.

Cette phase aride a été retrouvée en dehors du bloc forestier africain, grâce à des données polliniques et sédimentologiques venant d'autres points de l'Afrique tropicale, montrant qu'il s'agit d'une phase de péjoration climatique généralisée qui a affecté la majeure partie de la zone tropicale africaine et suivant les régions, à des périodes différentes entre 3 700 et 2 000 BP (Maley, 1990a ; 1992). Cette péjoration a aussi frappé la zone sahélienne (Sénégal et Tchad : Maley, 1981 ; Lézine, 1989) et la zone des savanes boisées plus méridionales du Cameroun et du Nigéria, en y provoquant, vers 2 500 - 2 000 BP, une érosion intense associée au dépôt de sédiments grossiers qui constituent la base d'une « Basse Terrasse » (Maley, 1981 ; 1992). Cette formation fluviatile relativement généralisée a été retrouvée aussi en zone forestière au Gabon et au Zaïre (Maley et Brenac, à paraître). Des analyses polliniques effectuées en Afrique orientale témoignent aussi d'importantes destructions forestières au sud-ouest de l'Uganda (Taylor, 1990) et au nord du lac Tanganyika (Vincens, 1993).

Pour cette phase climatique défavorable qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP, le terme de « péjoration climatique » serait peut-être mieux adapté que celui de phase « aride », car on pourrait penser que cette phase climatique particulière a résulté d'une accentuation de la saisonnalité due à un certain raccourcissement de la saison des pluies annuelles et en même temps à un accroissement des lignes de grain dans une ambiance chaude et évaporante (*cf.* Maley, 1981, 1982 ; Maley et Elenga, 1993). La vaste extension de cette péjoration climatique ne peut donc résulter que d'un important changement climatique généralisé à la zone tropicale africaine et dont divers indices semblent montrer qu'elle aurait pu s'étendre aux zones tropicales d'autres continents.

La pénétration des feux en milieu forestier

Le rôle des feux, particulièrement en forêt, a dû être important à cette époque, d'une manière comparable à ce qui a été observé à Carajas en Amazonie (*cf.supra*). Actuellement et habituellement les feux allumés par l'Homme et

qui parcourent les savanes périphériques ne pénètrent pas à travers les lisières de la forêt (Swaine, 1992). Ils sont en particulier arrêtés par la végétation basse et luxuriante (lianes, fougères, arbustes) qui matérialisent les lisières et qui restent vertes durant la saison sèche (Spichiger et Pamard, 1973). Toutefois certaines années nettement plus sèches que la normale, les feux réussissent à pénètrer dans les forêts semi décidues périphériques. Au Ghana, Hall et Swaine (1981) et Swaine (1992) ont ainsi défini dans la forêt au contact des savanes une « zone du feu » où le feu pénètrerait environ tous les 15 ans. De nombreux témoignages rapportent qu'au début de 1983, année exceptionnellement sèche causée par un allongement de presque 2 mois de la saison sèche annuelle, une propagation exceptionnelle des feux en forêt est intervenue en Côte d'Ivoire (Bertault, 1990), au Ghana (Swaine, 1992 ; Hawthorne, 1993), mais aussi au Cameroun, en Centrafrique, au Zaïre et probablement dans d'autres régions forestières. À Bornéo il en a été de même cette année là durant laquelle des feux ont pu même se propager à travers des forêts humides sempervirentes. Cette sécheresse à Bornéo a été associée au développement d'un El Niño très intense (fort réchauffement des eaux marines de surface) (Goldammer et Seibert, 1990). La propagation des feux dans l'intérieur du bloc forestier est donc un phénomène très inhabituel et il en est de même pour les feux naturels déclenchés en forêt par la foudre, qui restent circonscrits. On peut citer l'exemple d'un *Pterocarpus soyauxii*, haut de 40 m, qui a brulé dans une forêt du centre du Gabon (Tutin *et al.*, 1994).

Toutefois, lorsqu'exceptionnellement le feu dévaste un secteur forestier, si aucun autre feu ne survient dans les mois ou les années suivantes (Swaine, 1992), la régénération forestière est alors très rapide et elle débute par un faciès particulier où dominent des grandes Monocotylédones appartenant aux Marantaceae et Zingiberaceae et dans lesquelles la densité des arbres de type pionnier est faible car ils sont étouffés par le développement de ces grandes herbacées (De Foresta, 1990 ; L. White, sous presse). Ce faciès correspond aux « forêts clairsemées » décrites par divers auteurs et qui occupent parfois des étendues considérables, comme par exemple au Gabon, au nord du Congo et à l'extrême est du Cameroun (*cf.* Maley, 1990a). Ainsi on pourrait donc penser que le développement de ces « forêts à Marantaceae » est la trace d'anciens incendies (Swaine, 1992). Toutefois il apparaît aussi que ces « forêts clairsemées » ont leur propre dynamisme lorsqu'elles constituent les premiers stades de recolonisation de la forêt sur des savanes, comme à la Lopé (L.White, 1992 et sous presse) ou au Mayombe (De Foresta, 1990). Les grandes étendues des savanes périforestières qui encerclent actuellement d'une manière quasi continue tout le massif forestier, au nord et au sud, et qui sont caractérisées par une densité d'arbres très faible

(Letouzey, 1968, 1985 ; F. White, 1983), pourraient être la résultante des phases de retraits successifs du massif forestier survenus au cours des phases de péjoration climatique de l'Holocène récent (entre environ 3 700 et 2 000 BP, suivant les régions). À titre d'hypothèse, on pourrait penser que le retour fréquent des feux durant cette phase de retrait, surtout entre 2 500 et 2 000 BP, aurait peut-être détruit les premières régénérations dominées par les Marantaceae et ainsi conduit aux étendues herbeuses observées actuellement, dans lesquelles les arbres typiquement savanicoles auraient eu beaucoup de difficultés à s'implanter, du fait de la fréquence des feux d'origine humaine ou naturelle.

D'un point de vue historique, après la fin de cette péjoration climatique il y a environ 2 000 ans, les données sédimentologiques et polliniques disponibles montrent que le climat est redevenu rapidement humide sur l'Afrique tropicale et que la forêt dense s'est rapidement reconstituée en envahissant à nouveau progressivement les étendues précédemment savanisées (Maley, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992 ; Brenac et Maley, en préparation). Alors que la destruction des forêts par le feu est un phénomène quasi instantané, leur reconstitution sur de vastes étendues est un phénomène très lent. De plus, il est probable qu'au cours des deux derniers millénaires la reconquête forestière a subi des arrêts ou même des retours en arrière (*cf.* Reynaud et Maley, 1994).

Quelques données concernant l'influence de l'Homme sur le milieu forestier :

L'Holocène

Dans la littérature on a rendu parfois l'Homme des époques préhistoriques responsable de grandes destructions du milieu forestier. Toutefois on peut rappeler à ce propos que de tout temps la forêt africaine a été parcourue par des groupes de Pygmées, mais leur mode de vie particulier et leur faible nombre font qu'ils ne laissent quasiment pas de traces (Bahuchet, 1996, chapitre 5 du présent ouvrage). Par contre, on sait que les agriculteurs Bantous ont des pratiques culturales qui modifient localement la végétation (pratique des brûlis) et qui peuvent laisser des traces archéologiques diverses (outils de pierre ou de fer, poteries). Il serait donc important de savoir depuis quand le bloc forestier de l'Afrique centrale, après sa reconstitution au début de l'Holocène, a été habité par des agriculteurs. Dans une synthèse récente sur l'archéologie de la partie centrale du bassin du Congo-Zaïre, Eggert (1992, 1993) constate que le niveau à poterie le plus ancien (l'Horizon de Imbonga) se situe entre 2 500 et 2 000 BP. Plus à l'ouest, dans les régions occidentales du Gabon, des traces d'habitats accompagnés de

restes archéologiques de type « Néolithique » apparaissent dès 4 000 - 5 000 BP (Clist, 1990 ; Oslisly, 1993). Cependant, pour cette dernière région, la première période de relativement forte densité de l'habitat est plus tardive et correspond à l'introduction de la technologie du fer, probablement par les Bantous, à partir d'environ 2 500 BP (Clist, 1990 ; Oslisly, 1993, à paraître).

En effet, entre le sud Cameroun, le Gabon et les forêts du Congo occidental, Schwartz (1992), se basant sur les nombreuses datations au radiocarbone disponibles pour ces régions, constate que la métallurgie conquiert de 2 250 à 2 100 BP environ, soit environ deux siècles, tout l'espace compris entre Yaoundé et Pointe Noire (1000 km) : une telle vitesse de propagation ne paraît guère compatible avec la présence d'un couvert végétal forestier, dense et continu (Schwartz, 1992). Cet auteur (*ibidem*) émet finalement l'hypothèse que cette pénétration rapide des Bantous porteurs du fer n'aurait été possible que grâce aux multiples ouvertures du massif forestier d'origine paléoclimatique au cours de l'Holocène récent. Les données présentées ci-dessus qui montrent l'extension à toute l'Afrique centrale d'une phase de péjoration climatique qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP, correspondent bien à la période d'expansion de la métallurgie (Oslisly, à paraître). Ainsi les nombreuses ouvertures et reculs de la forêt causés par cette phase climatique défavorable, associée probablement à la propagation de nombreux incendies, auraient facilité et peut-être suscité une migration des Bantous à cette époque.

Ensuite, à partir d'environ 2 000 BP, le climat étant redevenu plus humide, les données disponibles montrent que la forêt s'est rapidement reconstituée (Maley, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992), bien que les Bantous aient continué à vivre en forêt africaine et à y pratiquer leurs techniques agricoles, comme cela apparaît avec l'accroissement des pollens de palmier à huile (*Elaeis guineensis*) dans quelques analyses polliniques (Elenga *et al.*, 1992 ; Vincens, 1993 ; Brenac et Maley, en préparation).

La période contemporaine

Diverses constatations ont été faites, surtout au cours du XXe siècle, montrant qu'un processus de recolonisation forestière est en cours en divers points de la périphérie de la forêt africaine où des observations précises ont été effectuées (*cf.* Maley, 1990a). Ce phénomène a beaucoup étonné les observateurs car il se produit malgré la propagation annuelle des feux allumés par l'Homme et, fait apparemment encore plus étonnant, les pratiques agricoles traditionnelles ainsi que le passage du bétail accentuent le phénomène, en particulier en éliminant les herbes qui favorisent la propa-

gation et l'intensité des feux : ces processus ont été très bien décrits en Côte d'Ivoire dans le V Baoulé depuis une trentaine d'années (*cf.* Miège, 1966 ; Spichiger et Pamard, 1973 ; Blanc-Pamard et Peltre, 1984 ; Gautier, 1990). Au Cameroun, au sud de l'Adamaoua, le processus a été aussi bien décrit par un botaniste de grande expérience, Letouzey (1968, 1985). Le phénomène de colonisation forestière qu'il a pu observer depuis une trentaine d'années (observations de terrain confirmées par la comparaison des photos aériennes anciennes et récentes) se produit en particulier dans les jachères, après l'abandon des champs par les paysans, et donc sans un stade intermédiaire de végétation savanicole, comme cela avait été souvent avancé : « En réalité l'occupation agricole temporaire favorise l'embroussaillement et le reboisement de certains sites. Ce phénomène de reboisement des savanes est parfaitement visible sur photographies aériennes et intéresse des surfaces considérables (au sud de l'Adamaoua), de l'ordre de grandeur de plusieurs centaines de milliers d'hectares : bassins de la Kadei, du Lom-Pangar-Djerem, du Ndjim-Mbam-Noun-Kim, etc. » (Letouzey, 1985). Comme autre exemple, on peut aussi indiquer que les premiers explorateurs Allemands, Kund et Tappenbeck, avaient installé le poste de Yaoundé en 1888 au niveau du contact forêt/savane, comme cela a été décrit par le Chef de Poste Zenker en 1895 (in Laburthe-Tolra, 1970). Aujourd'hui, 100 ans plus tard, malgré – ou peut-être plutôt, à cause de – l'afflux des populations dans toute la région, on constate que la forêt s'est installée presque partout jusqu'au fleuve Sanaga qui est situé à une soixantaine de kilomètres au nord. On a ici un bel exemple d'agroforesterie réussie. En conclusion, on constate donc qu'en plein XXe siècle les forêts tropicales possèdent toujours un dynamisme considérable qu'on pourrait peut-être associer à des observations plus générales concernant l'accélération actuelle de leur régénération (Phillips et Gentry, 1994).

Vu la généralisation du phénomène de transgression forestière à tout le massif forestier africain, celui-ci est certainement contrôlé à l'origine par des paramètres climatiques. D'après les recherches dans le sud Cameroun de Tsaléfac et Dagorne (1990) et de Tsaléfac (1991), il y aurait généralement chaque année au mois de mars, au début de la saison des pluies, une recrudescence des nuages convectifs, et donc des pluies, au niveau de la zone du contact forêt/savane, du simple fait que les sols des savanes sont plus chauds, ce qui favorise la convection dans les masses d'air qui se sont rechargées en humidité au dessus de la forêt par évapotranspiration. Toutefois cette recrudescence des nuages convectifs ne peut intervenir que parce que le front de la mousson subit des poussées précoces vers le nord, ce qui place ces phénomènes dans un cadre beaucoup plus global.

Conclusion

Alors que c'est essentiellement l'aridité du climat qui avait été la cause des grandes fragmentations forestières entre 15 000 et 20 000 BP, lors d'une période de refroidissement global, les fragmentations forestières qui se sont produites en Amazonie et en Afrique durant l'Holocène, période relativement chaude, sont aussi d'origine climatique, mais elles seraient dues surtout à la propagation de vastes incendies. Pour le bloc forestier guinéo-congolais, suite à l'extension maximum de l'Holocène moyen, un recul très important est intervenu entre 3 000 et 2 000 BP, accompagné de profondes ouvertures dans les secteurs climatiquement les plus instables. Ces ouvertures dans le bloc forestier, particulièrement dans le secteur Cameroun - Gabon - Congo, y aurait peut-être incité des migrations Bantous. L'aspect en mosaïque des forêts actuelles de type « congolais » (mélange de forêts de types sempervirent et semi-décidu) et même de quelques secteurs « biafréen », comme au Cameroun (Letouzey, 1968, 1985 ; Maley, 1990a), remonterait peut-être à l'Holocène récent et pourrait être rattaché à ces phénomènes. Enfin, l'opposition des tendances climatiques entre l'Afrique et l'Amazonie au cours de l'Holocène serait à associer aux fluctuations des températures marines de surface (Maley, 1989, 1991), en particulier à des phénomènes de type El Niño (Martin *et al.*, 1993) et à la circulation atmosphérique transversale de type Walker qui leur est associée (*cf.* Flohn, 1984, 1986 ; Maley, à paraître, b).

Remerciements

Certaines des données et des conclusions utilisées dans ce chapitre ont été obtenues dans le cadre de divers programmes réalisés avec l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération), en particulier depuis 1992 avec le programme ECOFIT (Ecosystèmes et Paléoécosystèmes des Forêts Intertropicales en rapport avec les Changements Globaux). L'auteur a aussi bénéficié de diverses informations inédites fournies par des scientifiques financés par la New-York Zoological Society : Teresa et John Hart (Ituri, Zaïre), et Lee White (La Lopé, Gabon). Ce chapitre est la contribution 95-071 de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM/CNRS, URA 327).

Références

Absy, M.L., Cleef, A.L., Fournier, M., Martin,L., Servant,M., Sifeddine, A., Da Silva, M.F., Soubies, F, Suguio, K., Turcq, B. et Van der Hammen,Th. (1991). Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-

est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. *Comptes Rend. Acad. Sc.*, Paris, II, 312, 673–678

Aubréville, A. (1967). Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 7, 13–22

Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119

Bertault, J.G. (1990). Comparaison d'écosystèmes forestiers naturels et modifiés après incendie en Côte d'Ivoire. In H. Puig (ed.) *Atelier sur l'Aménagement et la Conservation de l'Ecosystème Forestier tropical humide*, Cayenne, pp. 1–25 (Paris : UNESCO)

Blanc-Pamard, C. et Peltre, P. (1984). Dynamique des paysages préforestiers et pratiques culturales en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire Centrale). In *Le Développement rural en question* Mémoire 106, pp. 55–74 (Paris : ORSTOM)

Bonnefille, R., Chalié, F., Guiot, J. et Vincens, A. (1992). Quantitative estimates of full glacial temperatures in equatorial Africa from palynological data. *Climate Dynamics*, 6, 251–257

Brenac, P. (1988). Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest Cameroun entre 25.000 et 11.000 ans B. P. *Actes Xe Symposium Ass. Palynologues Langue Française, Trav. Sect. Sci. et Tech. Inst. Français Pondichéry*, 25, 91–103

Bush, M.B. et Colinvaux, P.A. (1988). A 7000-year pollen record from the Amazon lowlands, Ecuador. *Vegetatio*, 76, 141–154

Clist, B. (1990). Des derniers chasseurs aux premiers métallurgistes : sédentarisation et débuts de la métallurgie du fer (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale). In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*. pp. 458–478, Série Didactiques (Paris : ORSTOM)

Colyn, M.M. (1987). Les Primates des forêts ombrophiles de la cuvette du Zaïre : interprétations zoogéographiques des modèles de distribution. *Revue Zool. afr.*, 101, 183–196

Colyn, M.M. (1991). L'importance zoogéographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation : le cas des Primates Simiens. *Annales Musée Royal d'Afrique Centrale, Sc. Zool., Tervuren*, 264, 1–250

Cooke, R.G. et Piperno, D. (1996). Le peuplement de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud et les adaptations aux forêts tropicales avant la colonisation européenne. *Chapitre 4 du présent ouvrage*, pp. 77–96

De Foresta, H. (1990). Origine et évolution des savanes intramayombiennes (Congo). II. Apports de la botanique forestière. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique.*, pp. 326–335 (Paris : ORSTOM)

Eggert, M.K. (1992). The Central African rain forest : historical speculation and archaeological facts. *World Archaeology, The Humid Tropics*, 24, 1–24

Eggert, M.K. (1993). Central Africa and the archaeology of the equatorial rain forest : reflections on some major topics. In Shaw, Th., Sinclair, P., Andah, B.

et Okpoko, A. (eds) *The Archaeology of Africa : food, metals and towns*. pp. 289–329 (Londres et New-York : Routledge publ.)

Elenga, H. (1992). *Végétation et climat du Congo depuis 24.000 ans BP. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Batéké et du littoral*. Thèse Science, Univ. Aix-Marseille 3

Elenga, H., Schwartz, D. et Vincens, A. (1992). Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 83–90

Elenga, H., Vincens, A. et Schwartz, D. (1991). Présence d'éléments forestiers montagnards sur les Plateaux Batéké (Congo) au Pléistocène supérieur : nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, **22**, 239–252

Elenga, H., Schwartz, D. et Vincens, A. (1994). Pollen evidence of late Pleistocene-Holocene vegetation and climate changes in West Equatorial Africa : analysis of continental sequences of Bateke Plateaus (Congo). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 345–356

Flohn, H. (1984). *Tropical rainfall anomalies and climatic change*. Bonner Meteo. Abhandl. **31**

Flohn, H. (1986). Singular events and catastrophes now and in climatic history. *Naturwissenschaften* 73, 136–149

Gautier, L. (1990). Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, **45**, 627–641

Giresse, P., Bongo-Passi, G., Delibrias, G. et Duplessy, J.C. (1982). La lithostratigraphie des sédiments hémipélagiques du delta du fleuve Congo et ses indications sur les paléoclimats de la fin du Quaternaire. *Bull. Soc. Géol. France*, **24**, 803–815

Giresse, P., Maley, J. et Kelts, K. (1991). Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geol.*, **71**, 151–175

Giresse, P., Maley, J. et Brenac, P. (1994). Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **107**, 65–78

Goldammer, J.G. et Seibert, B. (1990). The impact of droughts and forest fires on tropical lowland rain forest of East Kalimatan. In Goldammer, J.G. (ed.), *Fire in the Tropical Biota*. Ecological Studies, **84** (Berlin : Springer–Verlag)

Hall, J.B. et Swaine, M.D. (1981). *Distribution and Ecology of vascular plants in a tropical rain forest : Forest vegetation in Ghana*. (La Haye : W. Junk Publ.)

Hamilton, A.C. (1976). The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments : a review. *Palaeoecology of Africa*, **9**, 63–97

Hawthorne, W.D. (1993). *Fire damage and forest regeneration in Ghana.*, Ghana Forestry Dept. Report (Londres : ODA et NRI)

Kadomura, H. et Hori, N. (1990). Environmental implications of slope deposits in humid tropical Africa : evidence from southern Cameroon and western Kenya. *Geographical Report, Tokyo Metropolitan University*, **25**, 213–236

Laburthe-Tolra, P. (1970). *Yaoundé d'après Zenker.* Ann. Fac. Lettres et Sc. Hum., 2 (Yaoundé: Fac. Lettres et Sc. Hum.)

Lachaise, D., Cariou, M.L., David, J.R., Lemeunier, F., Tsacas, L. et Ashburner, M. (1988). Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Evolutionary Biology* 22, 159–225

Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (1991). Les remaniements de sols pendant le Quaternaire supérieur au Congo. Evolution des paysages dans la région de la Sangha. *Cah. ORSTOM, série Pédologie*, 26, 11–24

Ledru, M.P. (1993). Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Res.*, 39, 90–98

Letouzey, R. (1968). *Etude phytogéographique du Cameroun.* Encyclopédie Biologique, (Paris: Lechevalier)

Letouzey, R. (1983). Quelques exemples camerounais de liaison possible entre phénomènes géologiques et végétation. *Bothalia*, 14, 739–744

Letouzey, R. (1985). *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000.* Inst. Carte Intern. Végétation, Toulouse et Inst. Rech. Agron., Yaoundé

Lezine, A. M. (1989). Late Quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary Res.*, 32, 317–334

Maley, J. (1980). Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In Williams, M.A.J. et Faure, H. (eds).*The Sahara and the Nile*, pp. 63–86, (Rotterdam: Balkema Publ.)

Maley, J. (1981). *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle.* Travaux et Documents, 129, (Paris: ORSTOM)

Maley, J. (1982). Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical North Africa. *Quaternary Res.*, 18, 1–16

Maley, J. (1987). Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307–334

Maley, J. (1989). Late Quaternary climatic changes in the African rain forest: the question of forest refuges and the major role of sea surface temperature variations. In Leinen,M. et Sarnthein,M. (eds) *Paleoclimatology and Paleometeorology: modern and past patterns of global atmospheric transport.* NATO Adv. Sc. Inst., Ser. C, Math. & Phys. Sc., 282, 585–616, (Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.)

Maley, J. (1990a). Histoire récente de la forêt dense humide africaine: essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 367–382 (Paris: ORSTOM)

Maley, J. (1990b). Synthèse sur le domaine forestier africain au Quaternaire récent. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 383– 389, (Paris: ORSTOM)

Maley, J. (1991). The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79–98

Maley, J. (1992). Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 363–365

Maley, J. (1993). The climatic and vegetational history of the equatorial regions of Africa during the Upper Quaternary. In Shaw, Th., Sinclair, P., Andah, B. et Okpoko, A. (eds) *The Archaeology of Africa : food, metals and towns.*, pp. 43–52. (London et New-York : Routledge publ.)

Maley, J. (1995). Holocene changes in the African rain forest : Paleomonsoon and sea surface temperature variations. *14eCongrès Intern. Quaternaire*, Berlin : 10 (abstract)

Maley, J. (à paraître, a). The African rain forest – main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to the Quaternary. In Watling, R., Swaine, M.D. et Alexander, I.J. (eds) *West African Forests : studies in the Guinea-Congolian Domain*, (Edimburg : The Royal society of Edimburg Publ.)

Maley, J. (à paraître, b). Middle to late Holocene changes in tropical Africa and other continents. Paleomonsoon and sea surface temperature variations. In Dalfes, H.N. Kukla, G. et Weiss, H. (eds). *Third millenium BC abrupt climate change and Old World social collapse*, NATO Adv. Sc. Inst. Series

Maley, J. et Brenac, P. (à paraître). Etude des variations de la végétation forestière et des paléoenvironnements du Sud Cameroun au cours de l'Holocène. In *La dynamique à long terme du contact forêt/savane*, Séminaire ECOFIT, Yaoundé, Nov. 1994. (Paris : ORSTOM)

Maley, J., Caballé, G. et Sita, P. (1990b). Etude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc Congolais du Massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Etude de la pluie pollinique actuelle. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 336–352 (ORSTOM : Paris)

Maley, J. et Elenga, H. (1993). Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique tropicale. *Veille Climatique Satellitaire, Lannion*, 46, 51–63

Maley, J. et Livingstone, D.A. (1983). Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur : premières données polliniques. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 2, 296, 1287–1292

Maley, J., Livingstone, D.A., Giresse, P., Thouveny, N., Brenac, P., Kelts, K., Kling, G., Stager, C., Haag, M., Fournier, M., Bandet, Y. et Zogning, A. (1990a). Lithostratigraphy, Volcanism, Paleomagnetism and Palynology of Quaternary lacustrine deposits from Barombi Mbo (West Cameroon) : preliminary results. In Le Guern, F. et Sigvaldason, G.E. (eds) *The Lake Nyos event and Natural CO_2 degassing*, II (Numéro spécial) *J. Volcan. et Geoth. Res.*, 42, 319–335

Martin, L., Fournier, M., Mourguiart, P., Sifeddine A., Turcq, B., Absy, M.L. et Flexor, J.M. (1993). Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. *Quaternary Res.*, 39, 338–346

Mayr, E. et O'Hara, R.J. (1986). The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40, 55–67

Miège, J. (1966). Observations sur les fluctuations des limites Savanes-Forêts en Basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc. Dakar*, **19**, 149–166

Moreau, R.E. (1966). *The bird faunas of Africa and its islands*. (New-York : Academic Press)

Moreau, R.E. (1969). Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. *J. Zool.* London, **158**, 39–61

Morley, R.J. et Richards, K. (1993). Gramineae cuticle : a key indicator of Late Cenozoic climatic change in the Niger delta. *Rev. Palaeobotan. Palyno.*, 77, 119–127

Oslisly, R. (1993). *Préhistoire de la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon)*. Trav. et Docu. ORSTOM/ Microfiches, **96** (Paris : ORSTOM)

Oslisly, R. (à paraître). The middle Ogooué valley, Gabon, from 3500 yrs BP : cultural changes and palaeoclimatic implications. *Azania*

Phillips, O.L. et Gentry, A.H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, **263**, 954–958

Poumot, C. (1989). Palynological evidence for eustatic events in the tropical Neogene. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 13, 437–453

Reitsma, J.M., Louis, A.M. et Floret, J.J. (1992). Flore et végétation des inselbergs et dalles rocheuses : première étude au Gabon. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., sect. B, Adansonia*, 14, 73–97

Reynaud, I et Maley, J. (1994). Histoire récente d'une formation forestière du sud-ouest Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sc., Série II, Paris*, **317**, 575–580

Richards, P.W. (1963), Ecological notes on West African vegetation. II, Lowland forest of the Southern Bakundu Forest Reserve. *J. Ecology*, **51**, 123–149

Richards, K. (1986). Preliminary results of pollen analysis of a 6,000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroun. *Hull Univ. Geography Dept. Misc. Ser.*, 32, 14–28

Ruddiman, W.F., Sarnthein, M., Backman, J., Baldauf, J.G., Curry, W., Dupont, L.M., Janececk, T., Pokras, E.M., Raymo, M.E., Stabell, B., Stein, R. et Tiedemann, R. (1989). Late Miocene to Pleistocene evolution of climate in Africa and the low-latitude Atlantic : overview of Leg 108 results. *Proceed. Ocean Drill. Prog., Sc. Res.*, **108**, 463–484

Runge, J. (1992). Geomorphological observations concerning palaeoenvironmental conditions in eastern Zaïre. *Z. Geomorphologie, Suppl. Bd.*, 91, 109–122

Runge, J. et Runge, F. (à paraître). Late Quaternary palaeoenvironmental conditions in eastern Zaire (Kivu) deduced from remote sensing, morpho-pedological and sedimentological studies (phytoliths, pollen, C-14 data). manuscrit, 19 p

Schnell, R. (1952). *Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba (A.O.F.)*. Mémoire Inst. Français Afrique Noire, 22, (Dakar : IFAN)

Schwartz, D. (1990). Relations sols-reliefs-variations paléoclimatiques en Afrique centrale. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 186–192 (Paris : ORSTOM)

Schwartz, D. (1992). Assèchement climatique vers 3 000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, 163, 353–361

Schwartz, D. et Lanfranchi, R. (1993). Les cadres paléoenvironnementaux de l'évolution humaine en Afrique Centrale Atlantique. *L'Anthropologie*, 97, 17–50.

Servant, M., Maley, J., Turcq, B., Absy, M.L., Brenac, P., Fournier, M. et Ledru, M.P. (1993). Tropical forest changes during the late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planet Change*, 7, 25–40

Sifeddine, A., Fröhlich, F., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Soubiès, F., Turcq, B., Suguio, K. et Volkmer-Ribeiro, C. (1994). La sédimentation lacustre, indicateur des changements des paléoenvironnements au cours des 30 000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *C. R. Acad. Sc., Série II, Paris*, 318, 1645–1652

Sosef, M.S.M. (1991). New species of Begonia in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges. *Wageningen Agric. Univ. Papers, Studies in Begoniaceae*, 4, 120–151

Sosef, M.S.M. (1994). Refuge Begonias : taxonomy, phylogeny and historical biogeography of Begonia sect. Loasibegonia and sect. Scutobegonia in relation to glacial rain forest refuges in Africa. Thesis Univ. *Wageningen Agric. Univ. Papers, Studies in Begoniaceae*, 5

Soubiès, F. (1980). Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbons dans les sols (6 000 – 3 000 ans BP). *Cahiers ORSTOM, Géologie*, 11, 133–148

Spichiger, R. et Pamard, C. (1973). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : Etude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, 28, 21–37

Start, G.G. et Prell, W.L. (1984). Evidence for two Pleistocene climatic modes : data from DSDP site 502. In Berger A.L. et Nicolis C. (eds) *New perspectives in climate modelling*. Developments in Atmospheric Science, 16, 3–22 (Elsevier)

Swaine, M.D. (1992). Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *J. Vegetation Sc.*, 3, 365–374

Talbot, M.R., Livingstone, D.A., Palmer, P.G., Maley, J., Melack, J.M., Delibrias, G. et Gulliksen, S. (1984) Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeoecology of Africa*, 16, 173–192

Taylor, D.M. (1990). Late Quaternary pollen records from two Ugandan mires : evidence for environmental change in the Rukiga Highlands of southwest Uganda. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 80, 283–300

Tsaléfac, M. (1991). Convection et formations végétales au Cameroun. *Veille Clim. Satel.*, 39, 26–31

Tsaléfac, M. et Dagorne, D. (1990). Convection, relief et pluviométrie au Cameroun en Mars et Octobre. *Veille Clim. Satel.*, 34, 13–23

Tutin, C.E., White, L.J., Mackanga-Missandzou, A. et Fernandez-Puente, M. (1994). Coup de foudre fatal pour un seigneur de la forêt : observation d'un

phénomène naturel au coeur de la Réserve de la Lopé, au Gabon. *Canopée, Bull. ECOFAC*, 1, 9

Van der Hammen, Th. et Absy, M.L. (1994). Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109** : 247–261

Van Rompaey, R.S. (1993). *Forest gradient in West Africa : a spatial gradient analysis*. Doctoral Thesis, Wageningen Agric. Univ.

Van Rompaey, R.S. (1994). *Rain forest Refugia in Liberia*. Proceedings AETFAT Conference, (Wageningen : Kluwer Academic Publications)

Vernet, J.L., Wengler, L., Solari, M.E., Ceccantini, G., Fournier, M., Ledru, M.P. et Soubiès, F. (1994). Feux, climats et végétations au Brésil central durant l'Holocène : les données d'un profil de sol à charbons de bois (Salitre, Minas Gerais). *C. R. Acad. Sc., série II, Paris*, **319**, 1391–1397

Villiers, J.F. (1981). *Formations climatiques et rélictuelles d'un inselberg inclus dans la forêt dense camerounaise*. Thèse Université Paris VI

Vincens, A. (1993). Nouvelle séquence pollinique du Lac Tanganyika : 30 000 ans d'histoire botanique et climatique du bassin nord. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **78**, 381–394

Vincens, A., Chalié, F., Bonnefille, R., Guiot, J. et Tiercelin, J.J. (1993). Pollen-derived rainfall and temperature estimates from Lake Tanganyika and their implication for Late Pleistocene water levels. *Quaternary Res.*, **40**, 343–350. et **41**, 253–254

Vincens, A., Buchet, G., Elenga, H., Fournier, M., Martin, L., De Namur, C., Schwartz, D., Servant, M. et Wirrmann, D. (1994). Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R. Acad. Sc., série II, Paris*, **318**, 1521–1526

White, F. 1981. The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *Afr. J. Ecology*, **19**, 33–54

White, F. (1983). *The vegetation of Africa*. Maps and Memoirs (Paris : UNESCO/AETFAT/UNSO)

White, L.J. (1992). *Vegetation history and logging disturbance : effects on rain forest mammals in the Lope Reserve*. Ph. D. Thesis, University of Edinburgh

White, L.J. (sous presse). Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in the Lopé Réserve, Gabon. In Weber, White, Vedder et Simons-Morland (eds) *African rain forest ecology and conservation*. (Yale : Yale University Press)

LE PEUPLEMENT DE L'AMÉRIQUE CENTRALE ET DE L'AMÉRIQUE DU SUD ET LES ADAPTATIONS
aux forêts tropicales avant la colonisation européenne

Richard G. COOKE et Dolores PIPERNO

Introduction

Nous présentons ici une synthèse des données archéologiques et paléo-écologiques, basée sur les pollens, les phytolithes et les éléments limnologiques. Elle concerne la fin de la période glaciaire (vers 14 000 -10 000 BP), au cours de laquelle les chasseurs-cueilleurs ont pénétré dans les forêts tropicales du Nouveau Monde. Elle concerne également la longue période qui a suivi, encore peu connue, pendant laquelle les plantes furent domestiquées et cultivées par des techniques que l'on peut qualifier d'*horticulture*, qui aboutissent (dans certaines contrées) à l'*agriculture* – chacun de ces termes nécessitant une définition précise, dans un domaine où les controverses sont encore vives. Selon Harlan (1975 : 64) qui a particulièrement approfondi ces notions, cultiver implique une série d'activités visant à l'entretien de la plante, notamment la préparation du sol avant le semis, le sarclage, l'élagage et la protection, ainsi que l'arrosage et l'apport d'engrais. La *culture* résulte de ces activités humaines, tandis que la *domestication* des plantes – comme celle des animaux – est une réponse génétique des espèces ainsi concernées par ces activités. Par conséquent, on peut cultiver des espèces sauvages ; et les plantes en culture ne sont pas nécessairement des espèces domestiquées. En ce qui concerne l'*horticulture*, nous suivrons la définition de Harris (1989 : 20) : culture de type jardin, à petite échelle, concernant quasiment autant d'espèces sauvages que d'espèces domestiquées, tandis que pour l'*agriculture*, nous retenons la proposition de Rindos (1984 : 185) qui implique une utilisation principale de plantes domestiquées. Pour nous, un agrosystème de type intensif implique que la productivité soit améliorée par des manipulations intentionnelles d'un ou de plusieurs des paramètres physiques permettant une croissance vigoureuse.

Le peuplement initial des forêts néotropicales

Bien que la période des migrations vers le continent américain et les trajets suivis par les populations soient encore sujets à caution, l'Homme était à coup sûr déjà arrivé à l'extrême pointe de l'Amérique du Sud au début de la dernière période glaciaire (vers 14 000 BP[1]). Des datations concernant des traces d'implantations au Brésil qui remonteraient à 30 000 BP – ou même à plus de 200 000 BP – ne sont admises que par très peu de spécialistes (Dillehay, 1989 ; Lynch, 1990 ; Whitley et Dorn, 1993).

Les types de végétation que les populations avaient à traverser n'étaient pas analogues aux formations végétales actuelles, en raison de grandes différences climatiques (température et répartition saisonnière des pluies). Des données paléo-écologiques montrent que beaucoup des milieux dont le climat actuel est fortement saisonnier recevaient moins de pluie et que la végétation y était de type plus ouvert. Il apparaît notamment que les côtes nord du Venezuela, recouvertes de savanes arborées (Leyden, 1985), n'ont pas pu constituer un refuge pour les plantes mésophiles. Il en est de même de la région de plaine du Petén, au Guatemala, qui durant la fin de la glaciation (vers 11 000 BP) subissait un climat plus froid et plus aride qu'actuellement, et où il y avait une végétation herbacée ponctuée d'îlots boisés – type forêt tempérée de chênes (Leyden, 1984 ; Leyden *et al.*, 1993). À Panama, les collines de moyenne altitude (500 à 650 mètres) de la côte Pacifique étaient, entre 14 000 et 10 000 BP, recouvertes de forêts de chênes, de houx et de magnolias, espèces qui, actuellement, caractérisent la végétation au-dessus de 1500 mètres (Bush et Colinvaux, 1990 ; Bush *et al.*, 1992). Les pluies étaient alors moins abondantes et plus saisonnières. Des échantillons de sol prélevés à 20 mètres au-dessus du niveau de la mer sur la côte Pacifique de Panama (Monte Oscuro) ont montré qu'au début de l'Holocène, les savanes ont été remplacées par la forêt dense humide (Piperno, non publié).

En ce qui concerne le climat et la végétation du Bassin Amazonien – où les variations locales étaient sans doute extrêmement importantes – à la fin de la période glaciaire, les avis des paléo-écologistes divergent (Van der Hammen, 1992 ; *cf.* Bush *et al.*, 1990 ; Colinvaux, 1987).

Les données relatives à quelques sites archéologiques de montagne (à plus de 1500 mètres d'altitude), en Amérique Centrale et en Amérique du Sud, suggèrent qu'une période chaude et humide vers 12 500 BP a été suivie par un retour du froid et des conditions plus sèches vers 11 000 – 10 000 BP. Ce brusque refroidissement qui correspond à la période « Dryas Récent » de

(1) Toutes les datations notées BP (*Before Present*) correspondent au calcul brut (sans recalibration), par la technique du Carbone 14, du nombre d'années écoulées jusqu'en 1950.

l'Ancien Monde, est particulièrement évident dans les Andes de Colombie (Leyden *et al.*, 1993 ; Van der Hammen, 1978 ; 1992 ; Van der Hammen *et al.*, 1992).

Nous ne saurons sans doute jamais précisément quels itinéraires ont été choisis par les premiers immigrants pour traverser l'Amérique du Sud : ce ne sont pas nécessairement des trajets le long des côtes, ni des parcours exclusivement sous le dense couvert forestier. La plupart des sites archéologiques de la fin de la période glaciaire, en Amérique tropicale, présentent des caractéristiques correspondant aux normes culturelles des chasseurs-cueilleurs (Paléo-Indiens) que l'on situe arbitrairement vers 11 500 – 10 000 BP. Si l'on extrapole à partir des données obtenues par des sondages dans des sédiments lacustres des périodes correspondantes (Ardila-Calderón et Politis, 1989 ; Bush *et al.*, 1992 ; Bartlett et Barghoorn, 1973 ; Gruhn *et al.*, 1977 ; López, 1991 ; Piperno *et al.*, 1991a ; Ranere et Cooke, 1991 ; Weber, 1993), les populations auraient occupé une grande diversité de milieux : les forêts tempérées de pins et de chênes et les plateaux de type paramó (Guatemala, Andes de Colombie) ; les forêts de chênes d'altitude (à moyenne altitude au Panama et au Costa Rica) ; les forêts denses humides de plaine (côte Caraïbe de Panama et certaines zones de Colombie et du Brésil) ; forêts broussailleuses et savanes (Panama central et sa côte Pacifique ; côtes du Venezuela et certaines régions du Brésil). Les types d'outils et les ossements d'animaux trouvés permettent de déduire que la chasse aux grands mammifères actuellement disparus (chevaux, mastodontes et grands édentés) a été pratiquée à grande échelle (Gruhn et Bryan, 1984 ; Lynch, 1990). Certaines espèces de primates actuellement disparues, des rongeurs et des paresseux de type mégalonyche ont survécu jusqu'à 7 000 – 6 000 BP, aux Antilles, dans les plus grandes des îles couvertes de forêt où elles disparurent avec les premières implantations humaines (Woods et Eisenberg, 1989). Les espèces de grande taille se sont éteintes avant les plus petites, ce qui suggère une relation de cause à effet entre la colonisation par l'Homme et la disparition des grands mammifères (voir également Janzen et Martin, 1982).

La chasse et l'utilisation des plantes ont nécessairement modifié – mais vraisemblablement sur une petite échelle – la végétation des zones tropicales de la fin de la période glaciaire. À La Yeguada (Panama), on trouve les premières traces des forêts de chênes de basse altitude brûlées par l'Homme vers 11 000 BP (Piperno *et al.*, 1991a, 1992). En Amazonie Brésilienne, (Mato Grosso, Rondónia), les dépôts des abris sous roche renferment des charbons de bois, des morceaux de résine et des noix de palme carbonisées. L'origine de ce complexe culturel dit « Dourado » pourrait remonter à 14 000 BP ; toutefois la datation reste incertaine. Sa disparition, datée au ^{14}C, se situe entre 10 900 et 8 800 BP (Miller, 1987).

Domestication des plantes, horticulture et agriculture

Les données concernant l'alimentation des groupes humains dans les forêts tropicales d'Amérique, après le changement climatique survenu vers 11 000 - 9 000 BP, sont assez disparates. La domestication des plantes et l'émergence des techniques horticoles sont plus difficiles à cerner que la soudaine manifestation de l'agriculture autour des villages vers 5 000 - 2 000 BP. Les régions dont le climat était marqué par une saison sèche importante (qui sont actuellement des savanes et des régions agricoles) ont été beaucoup mieux prospectées que les zones humides qui, pour beaucoup, sont encore couvertes de forêts denses.

Au moment où les premiers occidentaux découvrirent le Nouveau Monde, les plantes domestiquées par les populations des basses terres et de moyenne altitude comprenaient le maïs (*Zea mays*), le manioc (*Manihot esculenta*), le canna (*Canna edulis*), la truffette acide (*Oxalis tuberosa*), la patate douce (*Ipomoea batatas*), en tant que sources d'aliments de base ; la coca (*Erythroxylon coca*), le coton (*Gossypium* spp.) et le tabac (*Nicotiana* spp.) ; ainsi que de nombreux fruits et légumes et condiments, notamment l'avocat (*Persea americana*), la goyave (*Psidium guajava*), la papaye (*Carica papaya*), les anones (*Annona* spp.), le haricot koro (*Canavalia*), l'arachide (*Arachis hypogaea*), le poivre (*Capsicum* spp.), les cucurbites (*Cucurbita* spp.) et l'ananas (*Ananas comosus*). Les divers types de haricots (genre *Phaseolus*), dont la domestication a probablement été réalisée dans les régions situées à plus de 1 500 m d'altitude, ont pu devenir des plantes de grande importance lorsque les conditions du milieu s'y prêtaient. Le cacao (*Theobroma cacao*) fut cultivé sur une large échelle en Amérique Centrale. D'autres espèces du genre *Theobroma* ont été cultivées en Amazonie. Les sapotes et sapotilles (Sapotaceae), ainsi que le monbin et autres fruits du même genre (*Spondias* spp.) furent largement dispersés autour des villages (Brücher, 1989 ; McClung de Tapia, 1992 ; Pearsall, 1992).

Les paléobotanistes ont quelques difficultés à déterminer, parmi les palmiers, quelles espèces étaient de véritables cultigènes. L'une des espèces dont on est certain qu'il s'agit bien d'une forme domestiquée, *Bactris gasipaes*, au fruit particulièrement riche, a pu constituer une nourriture de base pour les populations de certaines forêts humides (Clement et Mora, 1987), bien que Roosevelt (1991 : 26) ait exprimé l'avis contraire. Le coyol (*Acrocomia mexicana*) en Amérique Centrale et les palmiers des genres *Attalea, Jessenia* et *Lepidocaryum* dans le bassin de l'Amazone, forment de vastes « palmeraies » où la récolte s'effectuait (et s'effectue encore, pour certaines espèces ; *cf.* Clement, 1996, chapitre 12 du présent ouvrage) et procurait des fruits, du vin de palme, ainsi que des poteaux et des feuillages servant à confectionner

Figure 4.1
Jeune femme, enterrée vers 1400 BP avec la pierre plate servant à moudre le maïs, sur le site de Cerro Juan Díaz, côte Pacifique du Panama (photo A. Pérez). Depuis 4 000 - 3 000 BP, les changements du génome du maïs ont permis un accroissement considérable de son potentiel d'utilisation.

la toiture des habitations (Lentz, 1990 ; Mora *et al.*, 1991 : 43). L'accroissement de la taille des fruits du genre *Acrocomia* observé par Smith (1980), à Panama, au cours des périodes successives (6 000 - 1 500 BP) résulte vraisemblablement d'une sélection massale, dont les hommes pouvaient ou non avoir conscience.

Que nous apportent l'étude des sites archéologiques (figure 4.1) et les données de la paléobotanique dans le domaine de l'origine des plantes cultivées et de leur dispersion ? C'est à propos du maïs que les recherches ont été les plus approfondies et les plus diversifiées ; et bien qu'il persiste des controverses (par exemple Eubanks, 1995 ; Galinat, 1995 ; Piperno et Pearsall, 1993) la plupart des spécialistes tendent à penser que ce cultigène provient d'une variété de graminée sauvage, la téosinte : *Zea mays* ssp. *parviglumis* var. *parviglumis*. On trouve actuellement cette plante dans les vallées de moyenne altitude (entre 800 et 1 500 m), sur les versants du côté Pacifique du Mexique central, une région qui est soumise à une saison sèche marquée (Iltis, 1987).

À partir de ce centre d'origine, on peut établir différentes trajectoires de dispersion du maïs, selon différentes chronologies. Les plus anciens macrorestes de maïs carbonisé proviennent des grottes de Coxcatlán (Mexique central). Supposés vieux de 8 000 à 6 500 ans, il ont en fait pu être datés de 5 000 BP par la méthode de spectrographie de masse (Long *et al.*, 1989). Ce maïs, bien que d'un type primitif, est nettement différencié génétiquement de la téosinte (Benz et Iltis, 1990). La base génétique des transformations de la téosinte en maïs « domestiqué » sont en cours d'étude à partir des données de la biologie moléculaire (par exemple : Dorweiler *et al.*, 1993).

Dans le sud du Mexique, des restes carbonisés de maïs apparaissent vers 5 000-4 000 BP, mais ne deviennement généralement abondants qu'après 3 000 BP (Cooke et Ranere, 1992b ; Pearsall, 1992 ; Roosevelt, 1980 ; Rust et Leyden, 1994 ; Sheets, 1994). Cependant, un cultivar de maïs primitif (théoriquement semblable à la forme actuelle du « popcorn d'Argentine ») aurait été disséminé auparavant si l'on se réfère à des données récentes sur les pollens et les phytolithes provenant de carottages lacustres et de sites archéologiques, ainsi qu'aux analyses des isotopes stables d'ossements humains (Norr, 1990, 1995 ; Piperno et Pearsall, 1993).

D'autres cultigènes importants pourraient avoir une aire initiale de domestication localisée soit en Amérique du Nord, soit en Amérique du Sud ; par exemple la chayotte (*Sechium edule*), la sapotille, la papaye ainsi que certains palmiers (Newstrom, 1991 ; Prance, 1984 [*cf.* Corrales et Mora, 1990] ; Ugent *et al.*, 1984). Les courges et le poivre proviennent de genres incluant un certain nombre d'espèces qui ont pu être cultivées en différents lieux, à différentes époques et qui se déplacèrent par la suite (Decker, 1985 ; Eshbaugh *et al.*, 1983 ; Nee, 1990). D'autres cultigènes, notamment le manioc, ont une origine beaucoup plus complexe, éventuellement polyphylétique, avec plusieurs centres d'origine (Ugent *et al.*, 1986 : 98 ; *cf.* McKey et Beckerman, Chapitre 9 du présent ouvrage). La patate douce (*Ipomoea batatas*) résulterait de « l'intégration fonctionnelle d'ensembles de chromosomes de différentes espèces » (Brücher, 1989 : 8).

Le haricot (*Phaseolus vulgaris*) – un cultigène typique du Nouveau Monde et de grande ancienneté (éventuellement du début de l'Holocène) – comprend des cultivars régionaux provenant probablement d'une souche sauvage pantropicale (Gepts *et al.*, 1986). Quant à l'avocat, les restes abondants que l'on trouve au Mexique dès 10 000 BP, laissent à penser qu'il a pour origine l'Amérique du Nord ou l'Amérique Centrale et qu'il a subi une sélection graduelle par les populations qui l'ont cultivé (Smith, 1989).

Il est généralement plus difficile de retrouver la trace, sur les sites archéologiques, des plantes à tubercules comestibles que celles des plantes dont on

utilise les graines (voir cependant Hather, 1994). Les parties de tubercules préservées, pouvant confirmer leur utilisation précoce, n'ont été retrouvées ni en Amérique Centrale, ni dans les bassins de l'Amazone ou de l'Orénoque – lieu d'origine probable de ces espèces à tubercules – mais dans les zones arides du Pérou et de l'Équateur, le long des côtes ou dans les abris sous roche des régions montagneuses.

L'aire géographique et la période où furent domestiquées le manioc et la patate douce sont mal définies. Bien que l'on ait certains indices montrant qu'elles auraient pu être manipulées par l'Homme dès environ 8 000 BP, les matériaux identifiés avec certitude, provenant de ces espèces domestiquées, sont datés de 4 000 - 3 000 BP (Pearsall, 1988 ; Ugent *et al.*, 1986). Certains archéologues (par exemple Lathrap, 1973 ; Reichel-Dalmatoff, 1986) déduisent la présence du manioc amer (les variétés toxiques, nécessitant une préparation adéquate) des petits éclats de pierre qu'ils ont trouvés sur des sites datés de 5 000 - 4 000 BP – ces éclats tranchants étant utilisés sur les grattoirs à manioc – ainsi que des assiettes de terre cuite aux bords relevés. Mais cette association entre les artefacts observés et l'utilisation du manioc est remise en question par différents chercheurs (*cf.* McKey et Beckerman, 1996, Chapitre 9 du présent ouvrage). Les données archéologiques disponibles dans diverses régions ne permettent pas de confirmer l'hypothèse selon laquelle la mise en culture des plantes à tubercules (reproduction par multiplication végétative d'un fragment de plante) aurait précédé la domestication des plantes dont on sème les graines. Dans la vallée de Caquetá (Colombie) et dans le Panama Central, le manioc est apparu longtemps après le maïs, d'après les données des paléobotanistes (Bartlett et Barghoorn, 1973 ; Mora *et al.*, 1991 ; Piperno et Clary, 1984). Les plantes observées par la suite comme constituant les principales cultures, lorsque les premiers européens arrivèrent au Nouveau Monde, sont évidemment celles qui se sont avérées les mieux adaptées aux conditions de l'environnement forestier tropical et de ses modifications au cours des périodes qui ont précédé.

Les résultats des recherches les plus récentes ont montré la grande importance des plantes à tubercules et des espèces dont les graines ou les fruits furent utilisés, et qui, par la suite, sont devenues des espèces secondaires ou utilisées uniquement en cas de disette ; par exemple : la marante ou herbe aux flèches (*Maranta arundinacea*), les genres *Calathea* et *Cyperus*, ainsi que les amarantes, de nombreuses espèces de palmiers et légumineuses arborescentes (Pearsall, 1988 ; Piperno, 1989). Sur la côte Pacifique du Panama, la marante, les gousses et les graines de *Hymenea courbaril*, ainsi que les fruits des palmiers des genres *Astrocaryum, Acrocomia, Bactris* et *Elaeis* sont les prin-

Figure 4.2
Les restes carbonisés des fruits de palmier (B : photo M. Cardaile de Schrimpff) du site de Calima, Colombie (vers 9 000 - 7 000 BP) témoignent de l'utilisation généralisée des palmiers, tels *Scheelea zonensis* (A : photo R. Cooke) comme aliment ou comme matériel de construction depuis les temps précolombiens dans les forêts néotropicales.

cipaux restes fossilisés observables sur les sites datés de 8 500 à 2 500 BP (Cooke et Ranere, 1992b ; Smith, 1980). Les données archéologiques de Colombie (Calima, Caquetá) confirment que les fruits de palmiers (figure 4.2) étaient beaucoup consommés (Cooke, 1992a). Dès le début de l'Holocène, il y a eu manipulation de certaines espèces végétales qui ont perdu de leur importance par la suite, en particulier dans les moyennes altitudes de la région Sud-Ouest du Mexique (Flannery, 1986 ; Flannery et Marcus, 1983 : 33 - 34). Sanoja (1989) pense que la marante et le taro (genre *Xanthosoma*) furent parmi les premières espèces domestiquées sur la côte septentrionale du Venezuela.

Les processus de déforestation et l'utilisation des terres

La déforestation de certaines régions et la culture itinérante – un système qui implique un brûlis pour dégager de petites parcelles, avec une rotation des jachères sur ces parcelles – est observable dès le début de l'Holocène. À Calima, dans le Nord-Ouest de la Colombie, certains sites datés entre 9 000 et 7 000 BP correspondent vraisemblablement à des hameaux dispersés. Les outils de pierre trouvés sur place et la composition des sols indiquent que la forêt fut mise à bas – ce que confirment les analyses polliniques des sites voisins (Bray, 1995 ; Schrimpff *et al.*, 1989). Les variations de l'environnement observées sur les sites archéologiques du Panama Central (côté Paci-

fique) au cours des périodes successives, traduisent l'impact de plus en plus marqué des cultures itinérantes, avec un maximum vers 3 600 BP (Piperno *et al.*, 1991b). En dépit d'une certaine réticence de quelques archéologues à admettre la validité des descriptions de l'environnement à partir des pollens et des phytolithes (Fritz, 1994a, b), la présence du maïs en Amérique tropicale semble confirmée, bien avant 4 000 BP. En effet, on trouve dans les sédiments lacustres et les sites archéologiques de diverses régions, en zone humide de basse altitude et dans les moyennes altitudes moins humides, la marque d'une déforestation intensive entre 9 000 et 4 000 BP – notamment au Belize et au Guatemala, sur la côte Pacifique du Honduras, au Costa Rica, au Panama (y compris le Darien), dans la vallée de Calima (nord-ouest de la Colombie) et en Amazonie occidentale – (Bray, 1995 ; Cooke et Ranere, 1992b ; de Schrimpff *et al.*, 1989 ; Mora *et al.*, 1991 ; Pearsall, 1988 ; Pearsall et Piperno, 1990 ; Piperno, 1990, 1994a, b ; Piperno *et al.*, 1991b ; Rue, 1987 ; Sheets, 1994). Dans de nombreux sites, l'horticulture et la culture itinérante existèrent avant l'apparition des techniques de la céramique qui nécessitent un important apport de bois de feu. Les plus anciennes pièces de poterie ont été collectées à Santarém (bassin inférieur de l'Amazone, Brésil) et datées des environs de 7 000 BP, sur la côte caraïbe de Colombie (vers 6 000 BP) ; celles des côtes de l'Équateur sont datées de 5 200 BP, celles de la côte Pacifique de Panama (vers 4 500 BP) et celles du Costa Rica, d'au moins 4 000 BP (Hoopes, 1994).

Les traces d'implantations de plus grande importance (pouvant dépasser 1 000 habitants), qui montrent des variations dans le statut social des occupants des différentes constructions, sont datées de 5 000 à 2 000 BP. Les régions côtières au climat saisonnier bien marqué furent les premières concernées par ce type d'implantation, notamment l'Équateur, les côtes Pacifiques du Guatemala et du Panama Central, les côtes Caraïbes de Colombie et du Venezuela, ainsi que le bassin inférieur de l'Amazone (Fowler, 1991 ; Hansell, 1988 ; Lathrap *et al.*, 1975 ; Marcos, 1988 ; Reichel-Dalmatoff, 1986 ; Roosevelt *et al.*, 1991 ; Sanoja, 1989 ; Stothert, 1988) ; mais cette particularité pourrait correspondre à un biais géographique (Sheets, 1994). Des formes de maïs à plusieurs rangs de grosses graines, aux caractéristiques génétiques très variables, ont indiscutablement rendu possible ces implantations humaines à grande échelle. Mais c'est également le voisinage des écosystèmes marins ou fluviatiles, très productifs, qui ont contribué à la sédentarisation des populations. La pêche en haute mer s'est développée en Équateur vers 4 000 BP, tandis que dès 7 000 BP, la pêche dans les eaux peu profondes des criques se pratiquait sur la côte Pacifique du Panama où elle s'est intensifiée dans les années 5 000 - 4 000 BP (Cooke, 1992b).

La place que ces ressources halieutiques ont occupée dans le régime alimentaire a nécessairement influencé l'importance relative de la chasse en forêt et le choix des gibiers. Ainsi la faune terrestre du Panama, entre 7 000 et 1 500 BP fut davantage appauvrie par la chasse que celle du Costa Rica et du pays Maya (3 000 - 500 BP). Dans les zone humides peu peuplées s'est développée une chasse au petit gibier – rongeurs et autres mammifères commensaux – qui se sont multipliés sur les sites horticoles (Linares et White, 1980). Dans les zones forestières à climat saisonnier où l'homme a sensiblement transformé le milieu, le daim à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) qui était l'objet d'une chasse assidue pouvait presque être assimilé à une espèce « domestique ». L'exploitation des ressources animales était par ailleurs marquée par des rituels et des pratiques sans rapport direct avec leur utilisation alimentaire. Quatre espèces furent réellement domestiquées et utilisées à des fins alimentaires par les populations forestières des basses terres : un canard, *Cairina moschata*, la dinde, *Meleagris gallopavo*, le cochon d'inde, *Cavia porcellus* et le chien *Canis familiaris* (Byrd, 1976 ; Cooke et Ranere, 1989, 1992a ; Hamblin, 1984 ; Kerbis, 1980 ; Pohl, 1990, 1994 ; Stahl and Norton, 1987 ; Wing, 1978).

L'intensification de l'agriculture, grâce à l'aménagement de terrasses et aux champs labourés des zones humides, atteignit son apogée après 3 000 BP dans les régions Maya de basse altitude, en Colombie septentrionale (Calima, Sinú), dans l'Est de la Bolivie et sur la côte de l'Équateur (Darch, 1983 ; Denevan *et al.*, 1987 ; Jacob, 1995 ; Plazas *et al.*, 1988 ; Pohl *et al.*, 1990 ; Turner et Miksicek, 1984 ; Turner et Harrison, 1978, 1983). Le maïs et les plantes à tubercules étaient mis en culture dans des champs labourés (Piperno, 1988 : 177-182 ; Siemens *et al.*, 1988). Un champ Maya dont les sillons sont encore visibles et où l'on voit encore les rangs de tiges de maïs, fut découvert au Salvador, enfoui sous les cendres d'une éruption volcanique survenue il y a 1 500 ans (Sheets, 1982, 1992). Les Maya cultivaient le palmier donnant les noix de coyol en plantations importantes et le cacaoyer dans des champs labourés des zone humides (Lentz, 1990). L'intensification des pratiques agricoles n'apporta point cependant un meilleur état nutritionnel à toutes les catégories de la population car on observe, sur les squelettes de nombreux individus des sépultures d'Amérique Centrale, les traces indélébiles d'une malnutrition prolongée (Norr, 1990).

Dans certaines régions, les traces de brûlis apparaissent si brusquement dans les dépôts sédimentaires et sur les sites archéologiques, qu'on pense qu'il y a eu des déplacements de populations. Ceci s'applique en particulier aux basses terres Maya sur lesquelles la déforestation démarre sur une large échelle vers 3 000 BP (Leyden, 1987 ; Rue, 1987). Les populations qui se déplacent,

apportant avec elles de nouvelles plantes cultivées et une nouvelle langue, sont considérées comme la cause première des grands changements culturels survenus dans les Caraïbes, dans l'Orénoque et en Amazonie (Meggers, 1987 ; Sanoja, 1989). Des phénomènes aléatoires (comme les éruptions volcaniques) ont pu également affecter localement la démographie et être la cause des déplacements de populations (Linares *et al.,* 1975 ; Sheets, 1983, 1992, 1994).

On doit rester prudent dans l'utilisation des données ethnographiques actuelles, de la linguistique et des marqueurs génétiques pour comprendre la cause des interruptions brutales dans les traces laissées sur les lieux habités (voir par exemple : Barrantes *et al.,* 1990). Sur les terrains peu nombreux où des études achéologiques approfondies concernent la période qui précède l'émergence des techniques agricoles (Belize, Panama Central, et certaines vallées de Colombie), on constate une progression exponentielle de la population et non la croissance lente que l'on aurait pu supposer.

Après la conquête par les Européens, dans les années 1600, la chute de la population – qui dans certaines régions a pu être drastique – et la réorganisations des systèmes socio-économiques ont transformé la répartition des implantations amériendiennes dans le paysage. Dans le bassin de l'Amazone, les sols noirs profonds, riches en phosphore, et les accumulations de matériaux sur les anciens sites d'implantation, constituent les preuves que la population était beaucoup plus nombreuse que ce qu'on déduit des documents historiques, écrits après que la maladie, l'esclavage et les conflits fratricides – souvent induits par les conquérants européens – aient accompli leur œuvre de destruction (Mora *et al.*, 1991 ; Roosevelt, 1991). Dans les basses terres Maya, en Amazonie Colombienne, au Panama Central et au Darien, les forêts – dont la flore était alors bien différente de celle de la fin de la glaciation et du début de l'Holocène – ont rapidement reconquis l'espace où, avant le contact avec les Européens, d'importantes populations agricoles étaient établies sur de vastes territoires (Leyden, 1987 ; Mora *et al.,* 1991 ; Piperno *et al.,* 1991b). Cette reconquête forestière relativement rapide, même sur les zones les plus dégradées, implique que de larges espaces boisés ont subsisté dans les temps précolombiens, le long des cours d'eau et sur les monts et les collines.

Conclusion

Nous pouvons espérer que l'hypothèse nulle suggérée par Bailey *et al.*, (1989), impliquant que « les groupes humains n'auraient jamais vécu dans les forêts tropicales sans avoir recours à des formes domestiquées de plantes et d'animaux » encouragera les archéologues et les paléobotanistes à rechercher les données permettant de la tester rigoureusement. La recherche des éléments

fossilisés des restes de plantes alimentaires, leur identification et leur datation en s'appuyant sur les dernières techniques de spectrométrie de masse, devrait apporter dans ce domaine un nouvel éclairage. Les approches multidisciplinaires de l'histoire des forêts sont heureusement devenues des pratiques courantes en Amérique tropicale. La composition floristique de chaque forêt ainsi que son histoire est toujours sensiblement différente de celle des forêts des régions voisines. Chaque bassin versant a ses caractéristiques et la périodicité des précipitations a des conséquences très variables sur la façon dont les hommes peuvent manipuler les forêts. Ces variables locales et régionales doivent être prises en compte pour replacer dans leur contexte les reconstitutions de flores du passé, en les liant aux types de sol et aux changement globaux du paysage (voir par exemple : Brenner *et al.*, 1990 ; Dahlin, 1983 ; Hodell *et al.*, 1995 ; Messenger, 1991 ; Turner et Harrison, 1978, 1983). Cela s'applique aussi bien à l'étude des grands bassins de l'Amérique du Sud dont la flore est particulièrement hétérogène (Colinvaux, 1987 ; Morán, 1996, chapitre 76 du présent ouvrage), qu'à celle de l'Amérique Centrale où des variations extrêmes de température et de pluviométrie s'observent sur de très courtes distances.

Les chasseurs-cueilleurs de la fin de la période glaciaire ne pouvaient pas éviter la forêt dans certaines régions qu'ils colonisèrent. La domestication des plantes et leur mise en culture remontent au début de l'Holocène. Les sociétés précolombiennes qualifiées habituellement d'archaïques (c'est-à-dire formées de petits groupes mobiles et ne possédant pas, le plus souvent, les techniques de la poterie), ne sont pas aussi faciles à mettre en évidence et à décrire que les entités organisées en villages politiquement structurés, qui cultivaient un petit nombre de plantes aux caractéristiques bien définies dans de grandes plantations, fabriquaient des objets de terre cuite et de pierre polie et pratiquaient déjà les échanges commerciaux à longue distance (voir par exemple : Flannery, 1976). Du point de vue du démographe et de l'écologue, la minceur du dossier que nous possédons sur cette période « Archaïque » est parfaitement explicable, puisque l'agriculture implique une population plus nombreuse et des activités centrées autour d'implantations autrement plus permanentes que celles des populations pratiquant la cueillette et l'horticulture.

Comme le remarque Rindos (1984 : 191), la production alimentaire passe nécessairement par une longue période d'expérimentation avant que l'on atteigne un point irréversible de « décollage ». Ce processus n'a rien à voir avec une lente croissance continue ; au contraire, chaque plante alimentaire domestiquée peut être considérée comme une sorte de « booster » qui aide au décollage. Notre connaissance de cette importante période d'expérimentation sur les plantes de forêts néotropicales et sur les espèces animales qui peuplaient

ces forêts pourrait progresser considérablement si l'attention des archéologues (et l'allocation des crédits de recherche) se focalisait davantage sur les cultures « Pré-céramique » et « Archaïque ». La vision d'un enchaînement entre ces civilisations qui ont précédé l'agriculture et les grandes civilisations agricoles économiquement structurées pourrait quelque peu contrarier les auteurs des théories qui attribuent imprudemment les grands changement culturels aux brusques déplacements des populations.

Références

Ardila-Calderón, G.I. et G.G. Politis (1989). Nuevos datos para un viejo problema : investigación y discusiones en torno al poblamiento de América del Sur. *Banco de la República, Museo del Oro, Boletín*, 23, 3-45

Bailey, R.C., Head, G., Jenike, M., Owen, B., Rechtman, R. et Zechenter, E. (1989). Hunting and gathering in tropical rain forest : is it possible? *American Anthropologist*, 75, 59–82

Barrantes, R., Smouse, P.E., Mohrenweiser, H.W., Gershowitz, H., Azofeifa, J., Arias, T.D. et Neel, J.V. (1990). Microevolution in Lower Central America : genetic characterization of the Chibcha-speaking groups of Costa Rica and Panama, and a taxonomy based on genetics, linguistics and geography. *American Journal of Human Genetics*, 46, 63-84.

Bartlett, A.S. et Barghoorn, E.S. (1973). Phytogeographic history of the Isthmus of Panama, during the past 12 000 years. (A history of vegetation, climate and sea-level change). In Graham, A. (ed.) *Vegetation and Vegetational History of Northern South America*, pp. 233–247 (New York : Elsevier)

Benz, B.F. et Iltis, H.H. (1990). Studies in archaeological maize, In The "wild" maize from San Marcos cave reexamined. *American Antiquity*, 55, 500–511

Bray, W.M. (1995). Searching for environmental stress : climatic and anthropogenic influences on the landscape of Colombia. In Stahl, P. (ed.), *Archaeology in the Lowland American Tropics : Current Analytical Methods and Applications*, pp.96-112. (Cambridge : Cambridge University Press)

Brenner, M., Leyden, B. et Binford, M.W. (1990). Recent sedimentary histories of shallow lakes in the Guatemalan savannas. *Journal of Paleolimnology*, 4, 239–252

Brücher, H. (1989). *Useful Plants of Neotropical Origin*. (Amsterdam : Elsevier)

Bush, M.B. et Colinvaux, P.A. (1990). A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *Journal of Vegetation Science*, 1, 105–118

Bush, M.B., Weimann, M.C., Piperno, D.R., Liu, K.–B., et Colinvaux, P.A. (1990). Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research*, 34 : 330–345

Bush, M.B., Colinvaux, P.A., Oliveira, P.E. de, Krissek, L.A., Miller, M.C. et Rowe, W.E. (1992). A 14 300-yr paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecological Monographs*, 62 : 251–275

Byrd, K. (1976). *Changing Animal Utilization Patterns and their Implications : South-West Ecuador*. Ph.D. thesis, University of Florida, Gainesville

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Clement, C.R. et Mora, J.E. (1987). Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*, Arecaceae) : multi-use potential for the lowland humid tropics. *Economic Botany*, 41 : 302–311

Colinvaux, P.A. (1987). Amazonian diversity in light of the palaecological record. *Quaternary Science Reviews*, 6 : 93–114

Cooke, R.G. (1992a). Etapas tempranas de la producción de alimentos vegetales en la Baja Centroamérica y partes de Colombia. *Revista de Arqueología Americana*, 6, 35-70

Cooke, R.G. (1992b). Prehistoric nearshore and littoral fishing in the eastern tropical Pacific : an ichthyological evaluation. *Journal of World Prehistory*, 6, 1–49

Cooke, R.G. et Ranere, A.J. (1989). Hunting in prehistoric Panama : a diachronic perspective. In Clutton–Brock, J. (ed.) *The Walking Larder : Patterns of Domestication, Pastoralism and Predation*, pp. 295–315 (London : Unwin Hyman)

Cooke, R.G. et Ranere, A.J. (1992a). Precolumbian influences on the zoogeography of Panama : an update based on archaeozoological and documentary data. In Darwin, S.P. and Welden, A.L. (eds) *Biogeography of Meso America*. Tulane Studies in Zoology and Botany (Supp. Publ.), 1 : 21–58

Cooke, R.G. et Ranere, A.J. (1992b). Prehistoric adaptations to the seasonally dry forests of Panama. *World Archaeology*, 24 : 114–133

Corrales, F. and Mora, J. (1990). Sobre el proto-pejibaye en Costa Rica. *Serie Técnica Pejibaye (Gulielma). Boletín Informativo*, 2 (Universidad de Costa Rica)

Dahlin, B.D. (1983). Climate and prehistory in the Yucatán Peninsula. *Climatic Change*, 5 : 245–263

Darch, J.P. (ed.) (1983). *Drained Field Agriculture in Central and South America* (Oxford : British Archaeological Reports International Series, 189)

Decker, D.S. (1985). Numerical analysis of allozyme variation in *Cucurbita pepo*. *Economic Botany*, 39 : 300–309

Denevan, W.M., Mathewson, K. et Knapp G. (1987). *Pre-Hispanic Agricultural Fields in the Andean Region. Part I* (Oxford : British Archaeological Reports International Series)

Dillehay, T. (1989). *Monte Verde : a Late Pleistocene Settlement in Chile*. Vol. 1 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Dorweiler, J., A. Stec, J. Kermicle, and J. Doebley (1993). Teosinte glume architecture 1 : a genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science*, 262, 233-235

Eshbaugh, W.H., Guttman, S.I. et McCleod, M.J. (1983). The origin and evolution of domesticated *Capsicum* species. *Journal of Ethnobiology*, 3, 49–54

Eubanks, M. (1995). A cross between two maize relatives : *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis*. *Economic Botany*, 49, 171-182

Flannery, K.V. (ed.) (1976). *The Early Mesoamerican Village* (New York : Academic Press)

Flannery, K.V. (ed.) (1986). *Guilá Naquitz : Archaic Foraging and Early Agriculture in Oaxaca, Mexico* (Orlando : Academic Press)

Flannery, K.V. et Marcus, J. (1983) (eds). *The Cloud People : Divergent Evolution of the Zapotec and Mixtec Civilizations* (New York : Academic Press)

Fowler, W.R. (ed.) (1991). *The Formation of Complex Society in Southeastern Mesoamerica* (Boca Ratón, Fl. CRC Press)

Fritz, G.J. (1994a). Are the first American farmers getting younger? *Current Anthropology*, 35, 305-309

Fritz, G.J. (1994b). Reply to D.R. Piperno. *Current Anthropology*, 35, 639-643

Galinat, W.C. (1995). The origin of maize : grain of humanity. *Economic Botany*, 49, 3-12

Gepts, P., Osborn, T.C., Rashka, K. et Bliss, F.A. (1986). Phaseolin–protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) : evidence for multiple centers of domestication. *Economic Botany*, 40, 451–468

Gruhn, R. et Bryan, A.L. (1984). The record of Pleistocene megafaunal extinctions at Taima-Taima, northern Venezuela. In Martin, P.S. et Klein, R.G. (eds) *Quaternary Extinctions : a Prehistoric Revolution*, pp. 128–137 (Tucson : University of Arizona Press)

Gruhn, R., Bryan, A.L. et Nance, J.D. (1977). Los Tapiales : a Paleo–Indian campsite in the Guatemalan highlands. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 121, 235–273

Hamblin, N.L. (1984). *Animal Use by the Cozumel Maya* (Tucson : University of Arizona Press)

Hansell, P. (1988). *The Rise and Fall of an Early Formative Community : La Mula–Sarigua, Central Pacific Panama*. Ph.D. Thesis, Department of Anthropology, Temple University, Philadelphia

Harlan, J. (1975). *Crops and Man* (Madison : American Society of Agronomy, Crop Science Society of America)

Harris, D.R. (1989). An evolutionary continuum of people–plant interaction. In Harris, D.R. and Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming : the Evolution of Plant Exploitation*, pp. 11–26 (London : Unwin Hyman)

Hather, J.G. (1994). The identification of charred root and tuber crops from archaeological sites in the Pacific. In Hather, J.G. (ed.) *Tropical Archaeobotany : Applications and New Developments*, pp. 51-64 (Londres : Routledge)

Hodell, D.A., Curtis, J.H., et Brenner, M. (1995). Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature*, 375, 391-394

Hoopes, J.W. (1994). Ford revisited : a critical view of the chronology and relationships of the earliest ceramic complexes in the New World, 6000-1500 B.C. *Journal of World Prehistory*, 8, 1-49

Iltis, H.H. (1987). Maize evolution and agricultural origins. In Soderstrom, T.R., Hilu, K.W., Campbell, C.S. and Barkworth, M.E. (eds) *Grass Systematics and Evolution*, pp. 195–213 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Jacob, J.S. (1995). Ancient Maya wetland agricultural fields in Cobweb Swamp, Belize : construction, chronology, and function. *Journal of Field Archaeology*, 22, 175-190

Janzen, D. et Martin, P.S. (1982). Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*, 215, 19–27

Kerbis, J.C. (1980). The analysis of faunal remains from the Vidor site. *Vínculos (Costa Rica)*, 6: 125–140

Lathrap, D.W. (1973) The antiquity and importance of long-distance trade relationships in the moist tropics of lowland South America. *World Archaeology*, 5, 170–186

Lathrap, D.W., Collier, D. et Chandra, H. (1975). *Ancient Ecuador: Culture, Clay and Creativity, 3000–300 B.C.* (Chicago: Field Museum of Natural History)

Lentz, D.L. (1990). *Acrocomia mexicana*: palm of the ancient Mesoamericans. *Journal of Ethnobiology*, 10, 183–194

Leyden, B.W. (1984). Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81, 4856–4859

Leyden, B.W. (1985). Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia basin, Venezuela. *Ecology*, 66, 1279–1295

Leyden, B.W. (1987). Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research*, 28, 407–414

Leyden, B.W., Brenner, M., Hodell, D.A., and Curtis, J.H. (1993). Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. *Climate Change in Continental Isotopic Records Geophysical Monograph* 78

Linares, O.F., Sheets, P.D. et Rosenthal, E.J. (1975). Prehistoric agriculture in tropical highlands. *Science*, 187, 137–145

Linares, O.F. et White, R.S. (1980). Terrestrial fauna from Cerro Brujo (CA–3) in Bocas del Toro and La Pitahaya (IS–3) in Chiriqui. In Linares, O.F. and Ranere, A.J. (eds) *Adaptive Radiations in Prehistoric Panama*, pp. 181–193. Peabody Museum Monographs, 5 (Cambridge: Harvard University Press)

Long, A., Benz, B., Donahue, J., Jull, A., and L. Toolin. 1989. First direct AMS dates on early maize from Tehuacán, Mexico. *Radiocarbon* 31, 1035-40.

López, C.E. (1991). *Investigaciones Arqueológicas en el Magdalena medio (Cuenca del Río Carare, Departamento de Santander)* (Santa Fe de Bogotá: Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Banco de la República)

Lynch, T.F. (1990). Glacial-age man in South America? A critical review. *American Antiquity*, 55, 12–36

Marcos, J.G. (1988). *Real Alto: la Historia de un Centro Ceremonial Valdivia*, 2 vols (Quito: Corporación Editora Nacional)

McClung de Tapia, E. (1992). The origins of agriculture in Mesoamerica and Central America. In Wesley Cowan, C., et P.J. Watson (eds) *The Origins of Agriculture: an International Perspective*, pp. 143-171. (Washington: Smithsonian Institution Press)

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Meggers, B. (1987). The early history of man in Amazonia. In Whitmore, T.C. and Prance, G.T. (eds) *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*, pp. 151–212 (Oxford: Clarendon Press)

Messenger, L.C. (1991). Climatic settings and prehistoric social complexity. In Fowler, W.R. (ed.) *The Formation of Complex Society in Southeastern Mesoamerica*, pp. 237–275 (Boca Ratón, Fl : CRC Press)

Miller, E.T. (1987). Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. In Núñez, L. et Meggers, B. (eds) *Investigaciones Paleoindias al Sur de la Línea Ecuatorial*, pp. 37–61 (San Pedro, Chile : Universidad del Norte)

Mora, S., Herrera, L.F., Cavelier, I. et Rodríguez, C. (1991). Cultivars, anthropic soils and stability : a preliminary report of archaeological research in Aracuara, Colombian Amazonia. *University of Pittsburgh Latin American Archaeology Reports*, 2

Morán, E.F. (1996). Utilisation des connaissances des populations indigènes dans la gestion des ressources des divers écosystèmes amazoniens. *Chapitre 75 du présent ouvrage*, pp. 1193–1208

Nee, M. (1990). The domestication of *Cucurbita*. *Economic Botany*, 44 (3, supplement), 56–68

Newstrom, L.E. (1991). Evidence for the origin of chayote, *Sechium edule* (Cucurbitaceae). *Economic Botany*, 45, 410-428.

Norr, L. (1990). *Nutritional Consequences of Prehistoric Subsistence Strategies in Lower Central America*. Ph.D. Thesis, Department of Anthropology, University of Illinois at Urbana-Champaign

Norr, L. (1995). Interpreting dietary maize from stable isotopes in the American tropics : the state of the art. In Stahl, P.W. (ed.), *Archaeology in the Lowland American tropics : Current Analytical Methods and Applications*, pp. 198-223. (Cambridge : Cambridge University Press)

Pearsall, D.M. (1988). An overview of formative period subsistence in Northern South America : paleoethnobotanical data and perspectives. In Kennedy, B.V. et LeMoine, M. (eds) *Diet and Subsistence : Current Archaeological Perspectives*, pp. 149–158 (Calgary : University of Calgary)

Pearsall, D.M. (1992). The origins of plant cultivation in South America. In Wesley Cowan, C., et P.J. Watson (eds) *The Origins of Agriculture : an International Perspective*, pp. 173-205. (Washington : Smithsonian Institution Press)

Pearsall, D. et Piperno, D.R. (1990). Antiquity of maize cultivation in Ecuador : summary and reevaluation of the evidence. *American Antiquity*, 55, 324–337

Piperno, D.R. (1988). *Phytolith Analysis : an Archaeological and Geological Perspective* (San Diego : Academic Press)

Piperno, D.R. (1989). Non-affluent foragers : resource availability, seasonal shortages and the emergence of agriculture in Panamanian tropical forests. In Harris, D.R. and Hillman, G.L. (eds) *Foraging and Farming : the Evolution of Plant Domestication*, pp. 538–554 (London : Unwin Hyman)

Piperno, D.R. (1990). Aboriginal agriculture and land usage in the Amazon Basin, Ecuador. *Journal of Archaeological Science*, 17, 665–677

Piperno, D.R. (1994a). On the emergence of agriculture in the New World. *Current Anthropology*

Piperno, D.R. (1994b). Phytolith and charcoal evidence for prehistoric slash-and-burn agriculture in the Darien rain forest of Panama. *The Holocene*, 4, 321-325

Piperno, D.R., Bush, M.B. et Colinvaux, P.A. (1991a). Paleoecological perspectives on human adaptation in Panama. I. The Pleistocene. *Geoarchaeology*, **6**, 201–226

Piperno, D.R., Bush, M.B. et Colinvaux, P.A. (1991b). Paleoecological perspectives on human adaptation in Panama. II. The Holocene. *Geoarchaeology*, 6, 227–250

Piperno, D.R., Bush, M.B., et Colinvaux, P.A. (1992). Patterns of articulation of culture and the plant world in prehistoric Panama: 11,500 BP - 3000 BP. In Ortiz-Troncoso, O.R. and Van der Hammen, T. (eds) *Archaeology and Environment in Latin America*, pp. 109-127. (Amsterdam : Instituut Albert Egges van Giffen)

Piperno, D.R. et Clary, K.H. (1984). Early plant use and cultivation in the Santa María Basin, Panama : data from phytoliths and pollen. In Lange, F.W. (ed.) *Recent Developments in Isthmian Archaeology*, pp. 85–121 (Oxford : British Archaeological Reports International Series, 212)

Piperno, D.R., et D.M. Pearsall (1993). Phytoliths in the reproductive structures of maize and teosinte : implications for the study of maize evolution. *Journal of Archaeological Science*, **20**, 337-362

Plazas, C., Falchetti, A.M., Van der Hammen, T. et Botero, P. (1988). Cambios ambientales y desarrollo cultural en el Bajo Río San Jorge. *Boletín del Museo de Oro (Colombia)*, **20**, 55–88

Pohl, M.D. (1990). The ethnozoology of the Maya : faunal remains from five sites in Petén, Guatemala. In Willey, G.R. (ed.), Excavations at Seibal. *Memoirs of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University*, 17(3)

Pohl, M.D. (1994). The economics and politics of Maya meat eating. In Brumfiel, E. (ed.), *The Economic Anthropology of the State*, pp. 119-148. (Lanham MD : University Press of America)

Pohl, M., Bloom, P. et Pope, K.O. (1990). *Ancient Maya Wetland Agriculture in northern Belize : Excavations on Albion Island* (Boulder CO : University of Minnesota Department of Anthropology and Westview Press)

Prance, G.T. (1984). The pejibaye, *Gulielma gasipaes* (HBK) Bailey, and the papaya, *Carica papaya* L. In Stone, D.Z. (ed.), *Pre–Columbian Plant Migration*, pp. 87–104 (Cambridge : Harvard University, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology)

Ranere, A.J. et Cooke, R.G. (1991). Paleoindian occupation in the Central American tropics. In Bonnichsen, R. et Turnmire, K.L. (eds) *Clovis, Origins and Human Adaptation*, pp. 237–254 (Corvallis, OR : Center for the Study of the First Americans)

Reichel–Dalmatoff, G. (1986). *Arqueología de Colombia* (Santa Fe de Bogotá : Banco de la República)

Rindos, D. (1984). *The Origins of Agriculture : an Evolutionary Perspective* (Orlando : Academic Press)

Roosevelt, A.C. (1980). *Parmana : Prehistoric Maize and Manioc Subsistence along the Amazon and Orinoco* (New York : Academic Press)

Roosevelt, A.C. (1991). *Moundbuilders of the Amazon: Geophysical Archaeology on Marajó Island, Brazil* (San Diego: Academic Press)

Roosevelt, A.C., Housley, R.A., Imazio da Silveira, M., Maranca, S.and Johnson, R. (1991). Eighth millennium pottery from a prehistoric shell midden in the Brazilian Amazon. *Science*, 254, 1621–1624

Rue, D.J. (1987). Early agriculture and early postclassic Maya occupation in western Honduras. *Nature*, 326, 285–286

Rust, W., et B.W. Leyden (1994). In Johannessen, S., and C.A. Hastorf (eds). *Corn and Culture in the Prehistoric New World*, pp. 181-202. (Boulder CO: University of Minnesota and Westview Press)

Sanoja, M. (1989). Origins of cultivation around the Gulf of Paria, northeastern Venezuela. *National Geographic Research*, 5, 446–458

Schrimpff, M. de, Bray, W.M. et Herrera, L. (1989). Reconstruyendo el pasado en Calima: resultados recientes. *Boletín del Museo de Oro (Colombia)*, 24, 3–14

Sheets, P.D. (1982). Prehistoric agricultural systems in El Salvador. In Flannery, K.V. (ed.) *Maya Subsistence: Studies in Memory of Dennis E. Puleston*, pp. 99–118 (New York: Academic Press)

Sheets, P.D. (1983). *Archeology and Volcanism in Central America: the Zapotitlán Valley of El Salvador* (Austin: Texas University Press).

Sheets, P.D. (ed.) (1984). Investigaciones arqueológicas en la Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Vínculos (Costa Rica)*, 10

Sheets, P.D. (1992). *The Cerén Site: a Prehistoric Village Buried by Volcanic Ash in Central America.* (Fort Worth: Harcourt Brace Jovanovich)

Sheets, P.D. (1994). Summary and conclusions. In Sheets, P.D., et McKee, B.R. (eds), *Archaeology, Remore Sensing and Vulcanism in the Arenal Region, Costa Rica*, pp. 312-325, (Austin: University of Texas Press)

Siemens, A.H., Hebda, R.J., Navarrete-Hernández, M., Piperno, D.R., Stein. J.K., et Zolá-Báez, M.G. (1988). Evidence for a cultivar and a chronology from patterned wetlands in central Veracruz, Mexico. *Science*, 242, 105-107

Smith, C.E. Jr. (1980). Plant remains from the Volcan sites. In Linares, O.F. and Ranere, A.J. (eds) *Adaptive Radiations in Prehistoric Panama*, pp. 151–174 Peabody Museum Monographs, 5 (Cambridge: Harvard University Press)

Smith, C.E. Jr. (1989). Evidencia arqueológica actual sobre los inicios de la agricultura en América. In *Coloquio V. Gordon Childe. Estudios sobre la Revolución Neolítica y la Revolución Urbana*, pp. 91–112 (México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México)

Stahl, P.W. et Norton, P. (1987). Precolumbian animal domesticates from Salango, Ecuador. *American Antiquity*, 52: 382–391

Stothert, K. (ed.) (1988). *La Prehistoria Temprana de Santa Elena, Ecuador: Cultura Las Vegas*. Miscelánea Antropológica Ecuatoriana, Serie Mongoráfica, 10

Turner, B.L., III et Harrison, P.D. (eds) (1978). *Pre–Hispanic Maya Agriculture* (Albuquerque: University of New Mexico Press)

Turner, B.L., III et Harrison, P.D. (eds) (1983). *Pulltrouser Swamp. Ancient Maya Habitat, Agriculture and Settlement in Northern Belize* (Austin: University of Texas Press)

Turner, B.L., III et Miksicek, C.H. (1984). Economic plant species associated with prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany*, **38**, 179–193

Ugent, D., Pozorski, S. et Pozorski, T. (1984). New evidence for the ancient cultivation of *Canna edulis* in Peru. *Economic Botany*, **38**, 417–432

Ugent, D., Pozorski, S. et Pozorski, T. (1986). Archaeological manioc (*Manihot*) from coastal Peru. *Economic Botany*, **40**, 78–102

Van der Hammen, T. (1978). Stratigraphy and environments of the Upper Quaternary of the El Abra corridor and rock shelters (Colombia). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 25, 111–162

Van der Hammen, T. (1992). Cambios en la vegetación y el clima en la Amazonia. In Corporación Araucuara (eds), *Historia, Ecología y Vegetación*, pp.105-124 (Bogotá : Fondo FEN/ Corporación Colombiana para la Amazonia 'Araracuara' / Fondo de Promoción de la Cultura)

Van der Hammen, T., Duivenvoorden, J.F., Lips, J.M., Urrego, L.E., et Espejo, N. (1992). Late Quaternary of the middle Caquetá River area (Colombian Amazonia). *Journal of Quaternary Science*, 7, 45–55

Weber, R.L. (1993). Current Research (The Amazon, eastern Brazil, and the Orinoco). *American Antiquity*, **58**, 151–54

Whitley, D.S., et R.I. Dorn (1993). New perspectives on the Clovis vs. pre-Clovis controversy. *American Antiquity*, **58**, 626–647.

Wing, E. (1978). The use of dogs for food : an adaptation to the coastal environment. In Voorhies, B. et Stark, B. (eds) *Prehistoric Coastal Adaptations*, pp. 24–41 (New York : Academic Press)

Woods, C.A. et Eisenberg, J.F. (1989). The land mammals of Madagascar and the Greater Antilles : comparison and analysis. In Woods, C.A. (ed.) *Biogeography of the West Indies : Past, Present and Future*, pp. 799–826 (Gainesville : Sandhill Crane Press)

FRAGMENTS POUR UNE HISTOIRE DE LA FORÊT AFRICAINE ET DE SON PEUPLEMENT : les données linguistiques et culturelles

Serge BAHUCHET

Introduction

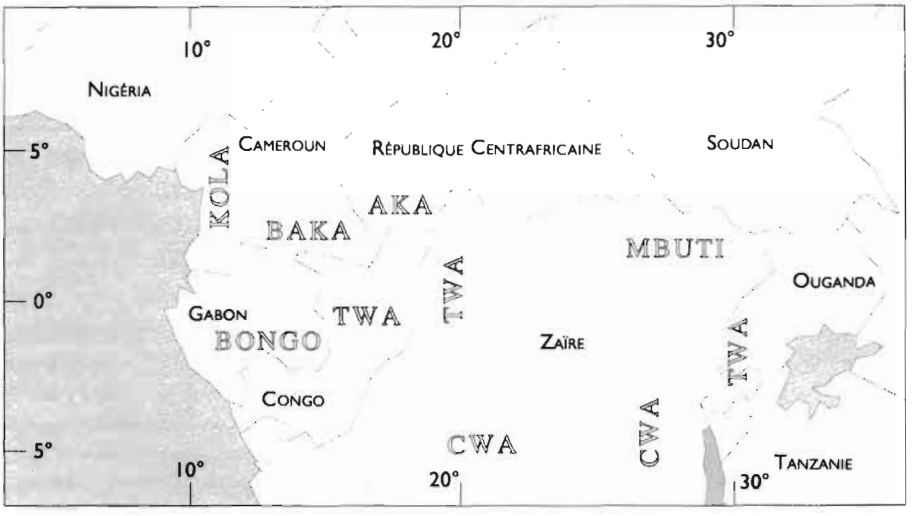
Le peuplement de l'Afrique centrale reste une des grandes inconnues de l'histoire de ce continent. Nous n'avons qu'une idée très approximative de la date d'arrivée des premiers hommes dans l'écosystème forestier équatorial, et de leur lieu d'origine. Cette région est aujourd'hui constituée d'une juxtaposition des types de végétations à très haute diversité spécifique, dans les forêts d'altitude ou les basses terres, en relation avec les variations locales du régime des pluies. Elle est également peuplée d'une mosaïque d'ethnies, dont les langues, les cultures, les économies, les sociétés et même la morphologie diffèrent (Bahuchet, 1986).

À la différence de leurs voisins agriculteurs, les Pygmées possèdent des techniques et une économie hautement adaptées à la chasse et à la collecte dans la forêt équatoriale ; néanmoins, ces deux sociétés entretiennent des relations étroites qui peuvent être décrites comme une forme de vassalisme (ou mieux un clientélisme, *cf.* Turnbull, 1965b ; Demesse, 1980 ; Bahuchet, 1985). Le contraste de leurs styles de vie, en même temps que leur dépendance mutuelle, soulève de nombreuses questions : d'où viennent-ils ? Ces deux populations sont-elles là depuis leurs origines ? Les Pygmées et les agriculteurs sont-ils arrivés en même temps pour se disperser ensuite, ou bien s'agissait-il de populations différentes ayant pénétré en forêt par vagues de migration successives ? Si les Pygmées, actuellement fragmentés en plusieurs groupes dispersés, étaient les seuls habitants de cette région avant l'arrivée des agriculteurs, constituaient-ils une ou plusieurs populations ? Si ces groupes viennent d'un environnement différent, comme on le suppose quelquefois, il devrait être possible de trouver quelques vestiges culturels de leurs langue et style de vie anciens.

La distinction entre les Pygmées et leurs voisins agriculteurs s'établit clairement à plusieurs niveaux. En premier lieu, les études génétiques révèlent que les différences entre les populations Pygmées et celles des agriculteurs qui les entourent ont nécessité un isolement de l'ordre de 20 000 ans (Cavalli-Sforza, 1986 : 414). En second lieu, les différences culturelles apparaissent nettement : les agriculteurs considèrent les Pygmées comme socialement, idéologiquement et politiquement différents (et réciproquement). En dépit de ces distinctions, on sait aussi que les Pygmées sont en contact avec les populations d'agriculteurs depuis au moins 500 ans et très certainement depuis beaucoup plus longtemps. Cependant, la nature de ces interactions, leur durée et les implications pour la reconstruction du mode de vie passé restent objets de débats (Headland, 1987 ; Bailey *et al.*, 1989 ; voir *a contrario* Bahuchet *et al.*, 1991).

Cependant, en l'absence de témoins archéologiques, la linguistique reste l'un des seuls outils permettant de reconstituer le passé, en particulier si l'on compare le vocabulaire de groupes différents et si l'on étudie les mécanismes d'emprunt. En effet, des termes partagés par deux langues nous permettent de déterminer des domaines de la vie pour lesquels les groupes étaient en contact, par opposition à ceux où des « niches » différentes étaient maintenues (Bahuchet, 1987). Cette méthode ne doit pas être restreinte aux interactions entre Pygmées et villageois, mais elle peut aussi s'appliquer aux divers groupes Pygmées afin d'obtenir une vision générale des contacts, migrations et adaptations aux divers écosystèmes d'Afrique centrale. Sans une telle approche. aussi sommaire soit-elle, il est difficile de comprendre les modes de vie et utilisations actuelles de la forêt équatoriale.

Pour comprendre les relations entre les divers groupes Pygmées d'Afrique (figure 5.1) et l'origine de leurs relations avec les agriculteurs, d'autres disciplines doivent intervenir : archéologie, anthropologie, écologie. En effet, une discipline est impuissante à *elle seule* à reconstruire un processus historique, et seule la conjonction d'approches différentes le permettra. Ainsi l'archéologie de l'Afrique équatoriale, bien que naissante, est prometteuse, mais les mauvaises conditions de conservation des restes osseux dans le sol forestier ne permettent pas aux archéologues de reconstituer la préhistoire des divers groupes culturels *actuels*. L'écologie nous enseigne quelles sont les ressources disponibles dans un écosystème particulier, mais elle ne peut nous dire si elles furent utilisées et encore moins par qui et comment. Mais quand les résultats d'une discipline servent à vérifier ou réfuter ceux d'une autre, alors apparaît une meilleure image du passé. Dans ce chapitre, je vais utiliser à la fois la linguistique comparative et l'ethnologie, pour reconstituer certains aspects de l'adaptation écologique et des contacts entre sociétés de cultures différentes, à partir de l'étude des Pygmées Aka et Baka.



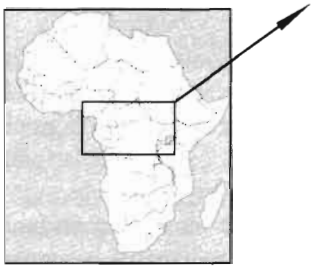


Figure 5.1
Localisation actuelle,
dans les régions forestières équatoriales d'Afrique,
des principales populations pygmées :
Aka, Baka, Bongo, Cwa, Kola, Mbuti et Twa.

Il faut cependant attirer l'attention sur le fait que les analyses linguistiques s'appliquent à une échelle de temps limitée ; en particulier elles ne pourraient pas se substituer aux recherches archéologiques.

Comparaison entre Pygmées Aka et Baka

Les Pygmées Aka et Baka parlent aujourd'hui deux langues différentes, issues de différentes populations d'agriculteurs : l'aka est une langue bantoue, alors que le baka appartient à la famille oubanguienne (Thomas, 1979). L'étude comparative que j'ai menée est basée sur le vocabulaire (environ 10 000 mots) issu de l'*Encyclopédie des Pygmées Aka* (Bahuchet et Thomas, 1981), et pour le baka, j'ai principalement utilisé le *Dictionnaire Baka-Français* (environ 4 000 mots) de Brisson et Boursier (1979). En dépit de l'appartenance du baka et de l'aka à deux familles linguistiques différentes, on a relevé 644 termes similaires dans les deux langues.

De plus ces termes ont été comparés avec de larges vocabulaires de toutes les langues voisines, du sud de la RCA, du Congo, Cameroun et Zaïre, afin de définir les étymologies ou d'identifier les emprunts (Bahuchet, 1989a).

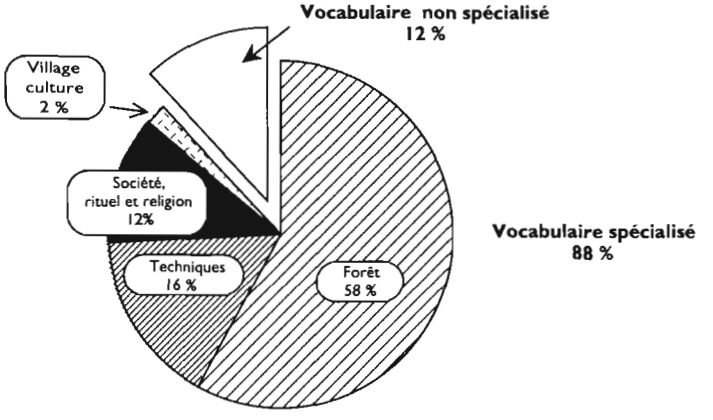


Figure 5.2 Répartition thématique des mots du vocabulaire commun aux Aka et aux Baka (au total: 644 mots)

Il en résulte que ce vocabulaire commun aux deux langues pygmées est très spécialisé et forme un ensemble très cohérent (figure 5.2): 88 % (564 mots) appartiennent au vocabulaire spécialisé (contre seulement 45 % pour la langue baka dans son ensemble), et 75 % (480 mots) concernent la forêt (faune, flore, comportement animal, etc.), les outils et les techniques.

Il est également important de noter que les Aka et les Baka partagent plus de vocabulaire technique entre eux qu'avec les autres langues bantoues et oubanguiennes parlées dans la région par des agriculteurs.

Ajoutons un commentaire à propos de la situation linguistique et ses implications sociologiques. L'aka est une langue bantoue du groupe C10, selon la classification de Guthrie [1], de même qu'une dizaine d'autres langues parlées par des Grands Noirs agriculteurs. Néanmoins l'aka est une langue à part entière, qui n'est parlée par personne d'autre (en tant que langue maternelle), et sans compréhension mutuelle avec les autres langues bantoues du même groupe C10. Cela signifie que, à un certain moment du passé, les ancêtres des Aka ont emprunté une langue à un groupe de grands Noirs de langue bantoue C10, puis que ces langues ont ultérieurement divergé (Bahuchet et Thomas, 1986). Le même processus s'est produit avec les Pygmées Baka, qui sont apparentés au sous-groupe Gbandili-Sere des langues oubanguiennes (section de la famille Adamawa-Oubangui, selon la classifi-

(1) Guthrie (1967-71) a classé les quelque 500 langues bantoues en 19 sections (A à S). Dans chaque section, les langues sont regroupées en unités plus petites, affectées d'un nombre (10, 20, 30 etc.). La section C comprend de nombreuses langues, de C10 à C60. Les autres langues du groupe C10, parlées par des agriculteurs, sont le ngando, le mbati, le pande, le ngundi, le mbomotaba, le bondongo et l'enyele.

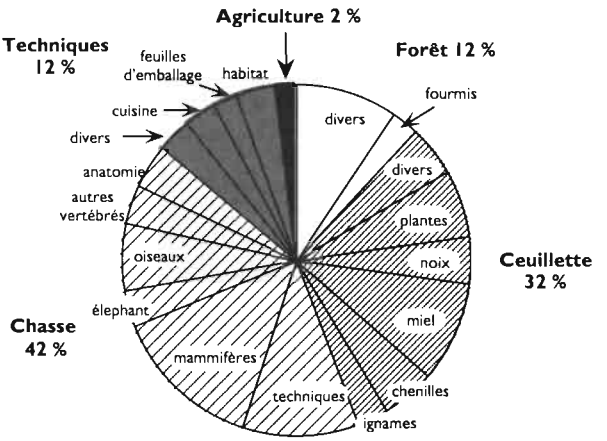


Figure 5.3 Thèmes relatifs aux techniques de chasse et de cueillette du vocabulaire commun aux Aka et aux Baka (au total : 480 mots)

cation de Greenberg, 1966, modifiée par Bouquiaux et Thomas in Samarin, 1971 : 225). Dans les deux cas, chaque langue pygmée partage la plus grande partie de son vocabulaire avec les langues génétiquement apparentées des Grands Noirs. On a discuté ailleurs de ce que l'ethnolinguistique historique et comparée nous apprend sur la nature des relations entre les ancêtres des Pygmées Aka et Baka et les ancêtres des Grands Noirs apparentés (Bahuchet, 1993). Il nous suffit de mentionner ici que 29 % du vocabulaire se rapportant au relations sociales, en particulier les termes concernant le mariage, sont communs aux deux groupes de langues, suggérant des échanges matrimoniaux historiques entre les deux populations, Pygmées et Grands Noirs. Toutefois en dépit de ces interactions, la division des « niches » entre les Pygmées et les agriculteurs persiste jusqu'à nos jours (Bahuchet, 1989a : 565–572, 674).

La comparaison des langues des Pygmées Aka et Baka entre elles, et non plus celle des langues pygmées et celles des Grands Noirs, soulève tout un ensemble de problèmes intéressants, car ces langues partagent plus de 20 % de leur vocabulaire, en dépit du fait qu'il n'y a pas intercompréhension et que les interactions entre les deux ethnies sont minimes (Bahuchet, 1989a : 42-47). Ceci soulève la question de ce que ce matériel peut nous apprendre sur l'adaptation passée de ces groupes, et du type de relation qui prévalait autrefois entre ces populations pygmées.

Le résultat le plus remarquable de cette analyse est que le vocabulaire commun spécifique à ces groupes Pygmées constitue un ensemble intégré de traits culturels organisé autour d'activités particulières. C'est ce que Sapir (1916) appelait un *complexe culturel*, qui dans ce cas précis, est constitué par des activités forestières, des composants de l'écosystème et des connaissances sur l'histoire naturelle de la forêt équatoriale (figure 5.3).

Comment interpréter cet ensemble de vocabulaire commun ? J'ai pu montrer ailleurs (Bahuchet, 1989a : 521) que l'hypothèse d'un emprunt à une troisième langue était peu probable, tout simplement parce qu'une telle langue n'a pas été identifiée. De même l'hypothèse de l'emprunt d'une langue pygmée à une autre paraît une explication peu économique (on imagine mal pourquoi deux sociétés au style de vie similaire s'emprunteraient du vocabulaire technique). L'hypothèse la plus plausible est alors celle du *substrat*: les deux groupes Pygmées, Aka et Baka, seraient issus de la même population ancestrale (dont on peut reconstruire le nom en *Baakaa [2]), et leur vocabulaire commun constitue le vestige d'une langue parlée par ces deux groupes avant qu'ils n'empruntent respectivement leurs parlers bantu et oubanguien. Autrement dit, ce vocabulaire est la persistance d'un substrat économique d'outillage, de techniques et de moyens d'acquisition de la nourriture. Plus encore, les 12 % de mots se rapportant à la société (c'est-à-dire les termes décrivant des relations sociales, tels que « beau-frère », « ami » ou « visite »), à la musique, aux rituels et à la religion, indiquent également l'existence d'un substrat social et religieux. Ainsi l'analyse du vocabulaire fournit des informations très précieuses sur les *principales caractéristiques du mode de vie ancien des Pygmées Aka et Baka.* On soulignera que la composition thématique du vocabulaire commun correspond précisément aux activités de chasse et de collecte qui restent les plus importantes aussi bien chez les Aka que chez les Baka ; ce sont aussi celles qui les caractérisent aux yeux de leurs voisins.

De ce vocabulaire commun, quelques thèmes (figure 5.4), liés à l'acquisition en forêt et à des notions ethnobiologiques se dégagent d'une manière spectaculaire (*cf.* Annexe 5.1) :

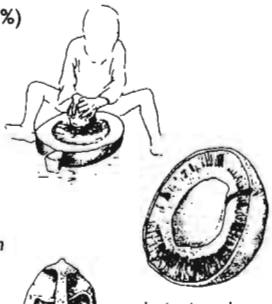
- Ignames (neuf mots : plusieurs espèces, phases de croissance, fleurs et fruits, coléoptère parasite et bâton à fouir spécifique) ;
- Récolte du miel (24 mots : plusieurs espèces d'abeilles, leur biologie, leurs bourdonnements, les nids et ruches, l'abattage des arbres, hache et récipients spécifiques) ;
- Activités de chasse (40 mots, y compris trois verbes : terminologie liée à l'éléphant, signes et marques de pistage, techniques de chasse, rituels).

En ce qui concerne l'éléphant, les langues aka et baka distinguent toutes deux plusieurs catégories d'âge (baka, 14 mots ; aka, 16 noms), dont six sont communes aux deux langues. En conséquence, il semble évident, à la fois par la terminologie et le vocabulaire lié aux rituels, que la chasse à l'éléphant fut une activité de première importance dans le passé de ces groupes.

(2) L'astérisque * indique un terme reconstruit. Pour la transcription des vocabulaire pygmées, nous employons l'Alphabet Phonétique International, sous la forme recommandée pour les langues africaines par l'Institut international africain en 1989.

La collecte (32 %)

Les ignames (2,7 %)



Antrocaryon micraster

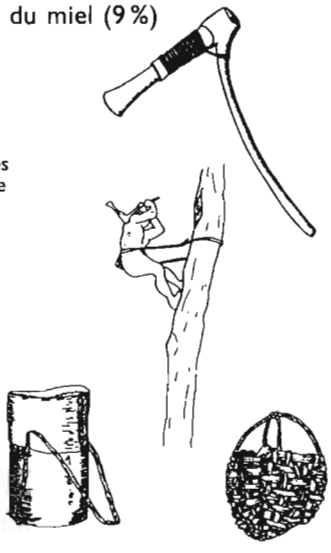
Irvingia robur

Panda oleosa

Les noix oléagineuses (4,5 %)

La récolte du miel (9 %)

Les outils pour la récolte du miel mais aussi les connaissances de la biologie des abeilles



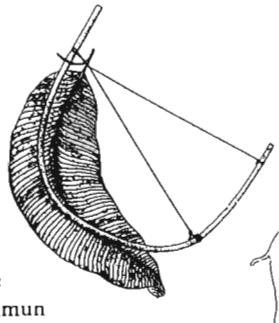
La cuisine (5,1 %)

Les emballages de feuilles (2,1 %)

Les complexes culturels :
ensembles de traits culturels organisés incluant vocabulaire, connaissances sur le milieu, objets spécifiques, actions et gestes

La chasse (42 %)

Des techniques mais aussi des rituels et de la musique



L'éléphant (3,3 %)

Figure 5.4 Illustration de quelques complexes culturels pygmées. Pour chaque exemple, est indiqué le pourcentage des mots dans le vocubulaire commun aux langues aka et baka.

On pourra donc reconstituer certains aspects du mode de vie des *Baakaa ancêtres des Aka et des Baka, comme étant une économie basée sur la chasse et la collecte des ressources sauvages de la forêt.

Par exemple, on peut déduire que les ignames étaient déterrées avec des bâtons à fouir et une tarière spéciale (*ndonga, pour l'espèce *Dioscorea semperflorens* nommée *esuma). Les noix et amandes [3] de plusieurs arbres et lianes étaient très recherchées, de même que de nombreux champignons (et particulièrement plusieurs *Termitomyces*) [4]. Les chenilles d'*Attacideae* étaient collectées à la saison des pluies. La récolte du miel de diverses espèces d'abeilles constituait une activité de première importance, nécessitant des outils spécifiques tels que la hache au manche coudé (*suma) et plusieurs récipients particuliers (*pɛndi, *mokɔbɛ ; voir Annexe 5.1) et impliquant une observation très précise du comportement des abeilles (par exemple, on repérait les nids sauvages en recherchant les débris d'abeilles mortes sur les fourmilières, *libɛnzi).

Les activités de chasse étaient menées collectivement par les hommes avec des sagaies, selon diverses techniques et procédures [5]. Le gibier le plus valorisé était l'éléphant, dont la poursuite était menée par le maître-chasseur *tuma (*cf.* Annexe). Les grands mammifères, et en particulier le potamochère (cochon sauvage, *mundu « harde de *Potamochoerus porcus* »), étaient traqués puis encerclés (*ndemba). Toutefois le gibier plus petit n'était pas négligé ; les rats géants étaient extirpés de leurs terriers (*gbe « *Cricetomys emini* »), et les cercopithèques étaient attirés par un appeau et tués à l'arc avec des flèches empoisonnées. [6]

La principale technique de cuisson consistait à envelopper les aliments dans des feuilles de *Marantaceae* [7] et à les cuire dans les braises du foyer. Par l'étymologie il est évident que les marmites furent empruntées ultérieurement aux agriculteurs.

Du point de vue méthodologique, cette étude démontre à la fois la validité et la puissance des comparaisons lexicales pour la reconstruction historique, pour autant que l'on prenne en considération des vocabulaires spécialisés très larges, dans de nombreuses langues.

(3) Notamment *Antrocaryon micraster* *bozali, *Gilbertiodendron dewevrei* *bemba, *Irvingia excelsa* *payo, *I. robur* *kombele, *I. wombolu* *mobolu, *Klainedoxa gabonensis* *bokoko, *Panda oleosa* *kana, *Telfairia occidentalis* *motumbelumbe, *Treculia africana* *pusa, *Trilepisium madagascariense* *pongi.

(4) *bolondo, *boto, *mobode, *mosɛlɛlɛ

(5) *esɛndɔ, *gbɛgbɛlɛ, *maka et *nzango sont des termes désignant divers types de sorties de chasse.

(6) *pɔlɛpɔlɛ « sifflet-appeau », *nea « poison *Strophantus gratus* », *kola « carquois » ; *kalu « *Colobus guereza* », *ngata « *Cercocebus albigena* », *mambe « *Cercopithecus pogonias*, *kɔi « *Cercopithecus nictitans* ».

(7) *-mba- « cuire dans les braises », *eboto « paquet de feuilles », *mbidi, *mbɔsɛ, *ngongo, *pɔpɔkɔ, *poso diverses espèces de *Marantaceae*.

Tous les éléments détaillés ici ont une grande signification historique, car ils suggèrent que les Pygmées menaient *une existence commune* avant leur contact avec des groupes non-Pygmées, qu'ils étaient linguistiquement liés, et *qu'ils partageaient une culture distincte* de celle des agriculteurs. En d'autres termes, un mode de vie Pygmée, une adaptation et une culture propres préexistaient au contact et à l'association avec des Grands Noirs. Le très faible pourcentage de vocabulaire commun lié à la vie d'agriculteur (agriculture, habitat, outils du village: seulement 13 mots) ne confirme pas l'hypothèse que les Pygmées auraient été agriculteurs dans le passé. Au contraire, il apparaît que *le mode de vie ancien des Pygmées était celui de chasseurs-collecteurs, qui étaient déjà des « spécialistes de la forêt équatoriale »*.

Toutefois, aussi restreint soit-il dans le vocabulaire *baakaa, le faible nombre de mots concernant l'agriculture indique que les *Baakaa utilisaient déjà des produits domestiques avant leur séparation : principalement de l'huile de palme (*mbila), mais aussi, curieusement, des plantes cultivées originaire d'Amérique (*boma « manioc », *mbombo « maïs ») – et qu'ils avaient une certaine connaissance du fer et de la forge. Ceci nous fournit des points de repère chronologique sur l'époque de leur séparation [8], tout en suggérant qu'ils étaient dores et déjà en contact avec des Grands Noirs qui maîtrisaient alors déjà la forge (Bahuchet, 1989a : 540).

Pour la première fois, nous sommes donc en mesure d'identifier une origine commune pour deux groupes de Pygmées contemporains, une adaptation passée de chasseurs-collecteurs et une séparation après l'arrivée dans la région de Grands noirs possédant la technique de la forge et l'agriculture. Poursuivant ce raisonnement, on peut émettre l'hypothèse que leur séparation et leur divergence ultérieure est le résultat de leur association avec d'autres populations auxquelles ils ont emprunté la plus grande partie de leurs langues actuelles, après une période de contact étroit suffisamment longue. Rappelons toutefois que ces conclusions ne peuvent pas être projetées très loin dans le temps, pas plus de quelques siècles en arrière (et certainement moins de dix). Ainsi, il n'est nullement question de penser que les *Baakaa formaient ces populations de chasseurs Tshitolian qui employaient des outils microlithiques il y a 4 000 ans !

Quoi qu'il en soit, le raisonnement utilisé pour cette comparaison de deux populations particulières peut légitimement permettre d'explorer les relations passées entre les autres groupes Pygmées d'Afrique centrale.

(8) On sait que les plantes cultivées américaines ont été introduites sur la côte du Congo à la fin du XVIe siècle : 1591 est la plus ancienne mention du maïs au royaume du Congo (Pigafetta, *in* Bal, 1965) alors que le manioc semble être cité pour la première fois en 1620 (Bras Correa, *cf.* Bal, 1965; *cf.* Bahuchet, 1989a : 384-392).

Relations entre les autres groupes pygmées d'Afrique centrale: temoignages linguistiques, genetiques et culturels

Les comparaisons lexicales sur une échelle très large, entre les vocabulaires des Aka et Baka et ceux des autres groupes du bassin congolais ont fourni quelques informations intéressantes sur leur ancienne localisation géographique. En premier lieu, il apparaît que, en terme d'emprunt lexical et d'assimilation linguistique, les Baka n'ont rien à voir avec aucune des autres langues parlées dans la région où ils vivent aujourd'hui (sud-est du Cameroun et nord Gabon) (Bahuchet, 1989a: 212-213, Bahuchet, 1989b). Par contre, lorsque Aka et Baka montrent quelque relation lexicale avec d'autres langues, c'est toujours avec des parlers d'agriculteurs situés vers *l'est*, entre l'Oubangui et le Congo, et dans l'est du Zaïre.

Le même schéma se dégage quand on compare les vocabulaires Aka et Baka avec ceux des autres groupes Pygmées. Nous n'avons trouvé absolument aucun lexique commun entre les Baka et les Pygmées Kola (du sud-ouest du Cameroun), même dans les domaines les plus spécialisés (par exemple les noms d'arbres, Letouzey, 1976, et notes de terrain de Bahuchet, 1983–84). Ainsi les traditions orales, le statut linguistique et les comparaisons lexicales mènent à l'hypothèse qu'il y avait deux populations séparées au sud du Cameroun, l'une arrivant dans cette région au cours des 400 dernières années approximativement (Bahuchet, 1989a: 595-597).

En revanche, les premières comparaisons entre les Pygmées Aka, Baka et les Mbuti de l'Ituri (et ce en dépit de la diversité de ce dernier groupe, Demolin et Bahuchet, 1990) donnent des résultats prometteurs. Quatre noms de mammifères sont communs aux trois groupes (Bahuchet, 1989a: 159–160), ainsi que deux mots directement liés à d'importantes activités spécifiques des Pygmées. En effet, les Pygmées de l'ouest et de l'est partagent le terme *tuma désignant le maître de la chasse à l'éléphant, ainsi que le nom de la boîte à miel en écorce (*bemba [9] Bahuchet, 1989a: 608).

Ces comparaisons lexicales préliminaires mènent à l'hypothèse d'une migration des *Baakaa venant de *l'est* du bassin congolais, et n'ayant aucune parenté linguistique avec les autres groupes Pygmées du Cameroun et du Gabon, sur les territoires desquels ils s'implantèrent.

Il est possible d'effectuer d'autres comparaisons, mais à titre d'essai, car la documentation est loin d'être homogène et bien peu satisfaisante. L'on sait que le terme « Pygmées » recouvre un mélange de groupes ethniques disper-

(9) *bemba est le nom du récipient à miel chez les Mbuti, alors que pour les *Baakaa c'est le nom du principal arbre dont l'écorce est utilisée pour le fabriquer (*Gilbertiodendron dewevrei*).

sés, vivant tous dans le bassin congolais, mais se différenciant par le physique, la langue et la culture.[10] De l'Atlantique à l'est du bassin congolais, ce sont[11] :

- les Kola (aussi connus sous le nom de Gyeli, sud-ouest du Cameroun – Seiwert, 1926 ; Castillo-Fiel, 1949 ; Joiris, 1994 ; Koppert *et al.*, 1996, chapitre 28 du présent ouvrage) ;
- les Bongo (aussi connus comme Akoa, Gabon central – Leroy, 1897 (1928) ; Anderson, 1983 ; Mayer, 1987) ;
- les Baka (certains connus sous le nom de Bangombe – Ternay, 1948 ; Vallois et Marquer, 1976 ; Dounias, 1996 et Joiris, 1996, respectivement chapitres 59 et 60 du présent ouvrage) ;
- les Aka (partiellement connus comme Mbenzele, aussi Babinga ou Bambenga – Lalouel, 1950 ; Demesse, 1980 ; Bahuchet, 1985) ;
- les Twa (région de l'Equateur au Zaïre – Elshout, 1963 ; Pagezy, 1975, 1976, 1985, 1996, chapitre 34 du présent ouvrage)
- les fameux Mbuti du nord-est du Zaïre (Schebesta, 1941 ; Turnbull, 1965a, 1965b ; Jenike *et al.*, 1996, chapitre 37 de cet ouvrage ; Ichikawa, 1996, chapitre 47 du présent ouvrage). Ce dernier groupe est en réalité divisé en au moins trois groupes ethniques, Efe, Asua et Sua (ou Mbuti proprement dits).

Les données comparables sont fragmentaires, car seuls quelques groupes ont été décrits dans des monographies ethnographiques[12].

Actuellement, aussi bien l'anthropologie physique que la génétique sont impuissantes à donner des conclusions définitives quant aux relations entre les divers groupes pygmées d'Afrique centrale, bien que chacune de ces disciplines ait soulevé d'intéressantes hypothèses[13]. Basée sur des données anthropologiques et génétiques, la comparaison que fit Hiernaux (1974) des Twa et Cwa du centre du Zaïre avec les Mbuti de l'Ituri, les Twa du Rwanda et les agriculteurs voisins suggère deux différents stocks ancestraux pour ces deux groupes pygmées. Cela permet de considérer de préférence, selon cet auteur (*op. cit.* : 124), que les populations ancestrales Twa-Cwa, avant leur

(10) *Cf.* Seitz, 1977, pour une vue générale ; *cf.* Bahuchet, 1993 pour une évaluation historique du nom «pygmée».

(11) Je ne tiens pas compte dans cette liste des groupes dispersés en savane ou à la lisière de la savane, tels que les Bezan (connus auparavant sous le nom de «Pymées Tikar») du centre du Cameroun (*cf.* Leclerc, 1995), les Twa du Rwanda ou les Cwa (prononcer «*tchoua*») du sud-est Zaïre (Kazadi, 1981).

(12) Aucune monographie ethnographique n'est encore disponible pour les Baka, les Kola, les Bongo et certains groupes Mbuti (en particulier les Asua). Par contre D. Joiris apporte des documents nouveaux sur les Baka du sud-est du Cameroun, en consacrant sa thèse à leur vie religieuse en relation avec leurs voisins.

(13) On consultera à ce propos la synthèse récente de Froment (1993).

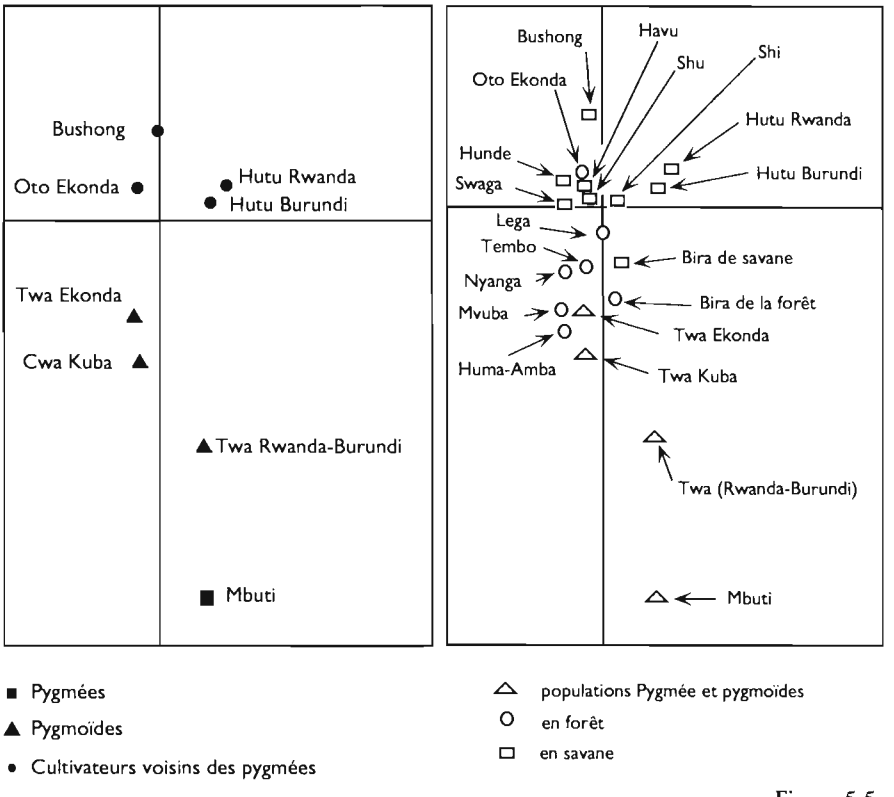


Figure 5.5
Cartes biométriques montrant (à gauche) la distance relative de groupes de Pygmées et de Pygmoïdes et (à droite) la distance biométrique vis à vis d'autres groupes ethniques du Zaïre (source: Hiernaux, 1974)

contact avec les populations d'agriculteurs, étaient tout aussi différentes des Mbuti et moins différenciées que ces derniers du stock ancestral d'origine commun aux chasseurs et aux agriculteurs vivant à l'intérieur et autour des forêts denses de l'Afrique (Figure 5.5).

La stature plus haute des Twa résulterait d'une pénétration plus récente en forêt équatoriale, ce qui postule que la réduction de taille soit en partie une adaptation à la forêt.

Utilisant des données génétiques, Cavalli-Sforza (1986: 405–406) a comparé les Pygmées Mbuti de l'est du Zaïre, les Aka de République Centrafricaine et divers groupes d'agriculteurs africains. Ce matériel lui a permis de montrer que la fréquence génique des Mbuti présentait le plus de divergence par rapport à celle de la moyenne africaine.

Tableau 5.1 Typologie des groupes Pygmée de la forêt, dont on note la présence (+) ou l'absence (–) de certains traits culturels et les différences par rapport aux populations voisines d'agriculteurs (C=comparable; D=différent). Certains artefacts (notés*), connus des anciens, ne sont plus utilisés.

	Kola	Bongo	Baka	Aka	Twa	Asua	Mbuti	Efé
Traits culturels :								
tarière à igname	—	—	+	+	—	—	—	—
hache à manche coudé	—	—	+	+	—	+	+	+
récipients à miel *	+	+	—	+	+	+	+	+
jodle	—	—	+	+	—	+	+	+
polyphonie	—	—	+	+	+	+	+	+
Influence des agriculteurs (société, politique, idéologie et communication) :								
organisation politique	C	C	D	D	D	D	D	D
relations de propriété	C	C	D	D	C	D	D	D
language	C	C	D	D	C	D	C	S
musique	C	C	D	D	C	D	D	D
religion	C	C	D	D	C	D	D	D
Subsistance et habitat :								
agriculture	+	+	—	—	—	—	—	—
mobilité	+	—	+	+	—	+	+	+
campements de huttes	—	—	+	+	—	+	+	+
villages	+	+	—	—	+	—	—	—
Relations avec les agriculteurs :								
associés avec les agriculteurs	+	+	+	+	—	+	+	+
entité dans un système de caste	—	—	—	—	+	—	—	—

Cependant les deux populations, Pygmées de l'est et Pygmées de l'ouest, partagent quelques gènes rares. (14) Cavalli-Sforza en conclut que ces groupes ont une origine commune tout en ayant été longtemps isolés des autres populations africaines, mais aussi que « les Pygmées de l'Ituri comme ceux de RCA ont été significativement isolés [les uns des autres] pendant une longue période », les Pygmées de RCA étant « probablement hybrides d'ancêtres ressemblant aux Mbuti avec des agriculteurs africains ». J'ajouterai que cette hypothèse génétique correspond assez bien à la reconstruction ethnolinguistique (Bahuchet, 1989a: 619).

Dans le but de regrouper les populations Pygmées selon des critères culturels, et de retracer leur relations historiques, j'ai défini plusieurs paramètres possibles susceptibles de révéler le degré de similarité entre les ethnies Pygmées actuelles (tableau 5.1).

(14) AcPR1 (Mbuti, Baka et Aka), PGM6/2 (Mbuti, Baka, Aka), PepC2, TC3F , Hb Flatbush, Hb Babinga, LDH Babinga seulement Aka, PGD seulement Mbuti (Cavalli-Sforza, 1986 : 405).

Ces paramètres sont:

• Des traits culturels marquant certains savoir-faire, tels que des outils spécifiques (tarière à igname, hache à manche coudé, récipients à miel), ou certains caractères de la musique (yoddle, polyphonie), et qui permettent la comparaison directe entre toutes les populations pygmées. (15)

• Des aspects généraux de la culture: relations de propriété (partage), organisation politique (chef), idéologie (religion et rituels) et mode de communication (langage et musique). Du fait que ces thèmes ne peuvent pas être comparés brièvement dans un article aussi général, on notera les différences entre les groupes Pygmées en fonction de leur similarité ou différence avec les Grands Noirs agriculteurs. C'est qu'en effet toutes ces réalités de la vie peuvent être influencées par les agriculteurs; de ce fait, les similarités entre groupes Pygmées dérivent probablement de la nature de leurs relations avec les villageois.

• La nature des relations avec les agriculteurs.

• La subsistance et l'habitat: les groupes considérés pratiquent ou non l'agriculture, sont mobiles ou sédentaires, ils vivent en campements temporaires composés de huttes ou bien en villages. Ces critères marquent non seulement des différences entre les populations Pygmées mais permettent tout particulièrement d'évaluer les degrés de transformation culturelle vers un style de vie d'agriculteurs. (16)

Avant de commenter le tableau 5.1, insistons sur le fait que toutes les populations pygmées actuelles vivent en association avec des agriculteurs, mais selon des modalités qui diffèrent considérablement.

En ce qui concerne la situation socio-linguistique, les groupes Pygmées d'Afrique centrale parlent des langues diversement apparentées aux parlers des agriculteurs. Les langues de quelques groupes (Kola, Bongo, Twa, Efe et Mbuti) sont des dialectes, mutuellement compréhensibles avec les langues de Grands Noirs correspondantes. Les parlers d'autres groupes (Baka, Aka, Asua) sont apparentés, mais sans intercompréhension avec les langues d'agriculteurs de diverses familles (respectivement oubanguien, bantou et soudanais central).

D'après le tableau 5.1, nous pouvons identifier deux ensembles de sociétés Pygmées en fonction de leur degré de similarité les unes par rapport aux autres et selon leur niveau d'intégration dans les sociétés d'agriculteurs.

---

(15) Pour des détails sur le mode de vie des Mbuti, *cf.* Bailey et Peacock, 1988, Harako, 1976, Ichikawa, 1978, 1981, Turnbull, 1965. Sur le partage, *cf.* Bahuchet, 1990.

(16) Sur les transformations chez les Kola, *cf.* Loung, 1959, chez les Baka *cf.* Althabe, 1965, chez les Aka *cf.* Demesse, 1978 ; pour une vue générale *cf.* Bahuchet, 1991.

Le premier groupe n'inclut que des Pygmées qui restent encore mobiles, vivant dans des campements temporaires composés de huttes et partageant de nombreux traits culturels. D'importants aspects de l'organisation politique, des relations de propriété (en particulier le système de partage) et de la religion diffèrent fondamentalement de ceux des agriculteurs, autant d'ailleurs que des autres groupes Pygmées qui semblent plus assimilés aux sociétés d'agriculteurs. Ils se distinguent en outre par leur statut linguistique, tout comme par la musique, qui leur est propre. Leur mode de vie reflète une association relativement récente avec les agriculteurs, ou bien des associations successives, instables, avec différents groupes grands Noirs. Les trois groupes Mbuti de l'Ituri (Efe, Asua and Mbuti), des Aka et des Baka de l'ouest du bassin congolais offrent ces caractères.

Le second ensemble regroupe des Pygmées ayant subi d'importants changements culturels. Ils vivent dans des hameaux semi-permanents et partagent avec leurs associés agriculteurs de nombreuses caractéristiques culturelles, tout comme des traits majeurs de l'organisation politique, de la religion, des relations de propriété et, très significativement, la langue et la musique. La perte de caractères distinctifs et, dans certains cas, d'identité culturelle, semble être le résultat d'une association longue et stable avec des agriculteurs sédentaires. De cet ensemble se dégagent deux groupes : d'une part les Kola du Cameroun et les Bongo du Gabon, qui vivent en étroite association avec des agriculteurs socialement dominants, et d'autre part les Twa du centre du Zaïre, qui sont intégrés dans un système social à deux castes.

En résumé, les informations du tableau 5.1 suggèrent que le statut social et linguistique actuel des groupes Pygmées résulte partiellement de la différence de durée de leurs relations avec les Grands Noirs. Ces relations peuvent s'organiser selon une *échelle de proximité* entre les partenaires, Pygmées et Grands Noirs, dont les paliers correspondent à des *étapes successives* d'un même processus historique, allant des Efe aux Bongo.

Cela nous permet de regrouper historiquement ces populations pygmées en *trois grands ensembles*, selon des paramètres à la fois culturels et géographiques (figure 5.6), regroupement qui d'ailleurs correspond aux découvertes génétiques et linguistiques : (1) les « Pygmées de l'est », que sont les trois groupes Mbuti de l'Ituri auxquels se joignent les *Baakaa, ancêtres des Aka et des Baka que nous pensons originaires de l'est ; (2) les « Pygmées du centre », que sont les Twa de la cuvette équatoriale ; (3) les « Pygmées de l'ouest », que sont les Kola du Cameroun et les divers groupes Bongo du Gabon.

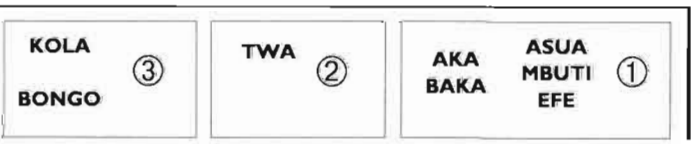


Figure 5.6
Les trois principaux ensembles de populations Pygmées.

Hypothèses pour conclure

Le caractère préliminaire de cet essai ne nous permet pas d'aboutir à une conclusion définitive mais de formuler des hypothèses à partir des trois points suivants :

- Selon les paramètres linguistiques, génétiques et culturels, *ces trois ensembles pygmées correspondent à trois zones anciennes de peuplements différents ;*
- leur répartition se superpose étroitement aux trois principales aires de forêt relique ayant persisté pendant la période de sécheresse maximale, il y a 18 000 ans (figure 5.7) ;
- les études génétiques supposent qu'une période d'isolement de l'ordre de 10 à 20 000 ans serait nécessaire pour expliquer le degré de distance génétique des populations Pygmées actuelles.

Ceci m'amène à formuler l'hypothèse suivante sur l'histoire de ces peuples. L'Afrique centrale a été largement peuplée dès 40 000 BP au moins, au début de la phase climatique humide du Ndjilien (Van Noten, 1982 ; de Maret, 1985 ; Clist, 1989 ; Lanfranchi and Schwartz, 1990). Au cours de la période sèche qui commença vers 30 000 BP, avec un maximum vers 18 000 BP, les larges couloirs de savanes s'étendirent en Afrique centrale à l'excep-

Tableau 5.2 Paléoécologie et préhistoire du Bassin Congolais.

Période BP (années)	Phases climatiques	Environnement	Industries	Évènements hypothétiques
70 000 40 000	Maluekien sec	expansion des savanes	« Middle Stone Age »	implantation humaine
40 000 30 000	Ndjilien humide	expansion des forêts		
30 000 12 000	Leopoldvillien sec et froid	régression des forêts refuges forestiers et corridors de savanes	« Middle Stone Age » ?	implantation humaine dans les refuges forestiers
12 000 7 000	Kibanguien chaud et humide	extension de la forêt dense	« Late Stone Age »	populations pygmées isolées
7 000 présent	réduction de l'humidité	régression des marges des forêts	céramique : 4 000 BP fer : 2 200 BP	implantation des agriculteurs

Basé sur Cahen (in van Noten, 1982); van Noten (1982); de Maret (1985); Maley (1987); Clist, (1989); Lanfranchi (in Lanfranchi et Schwartz, 1990)

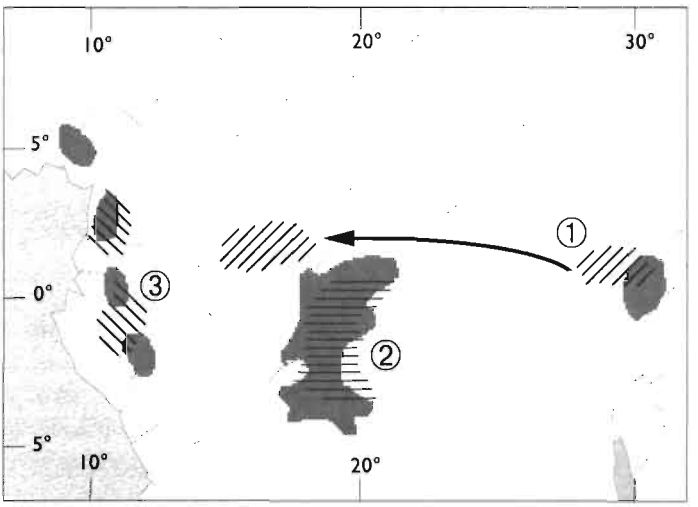


Figure 5.7 Reconstruction du trajet de migration probable, au cours du Quaternaire, des populations Pygmées à partir des forêts-reliques (zones en grisé; sources: Maley, 1987; Colyn *et al.*, 1991). Ces trajets expliquent la répartition actuelle des trois principaux groupes (zones hachurées).

tion de quelques zones reculées qui restèrent forestières (centre du Congo, est du Zaïre). Ces corridors permirent à des groupes humains de diffuser vers le sud et de peupler la région centrale.

L'hypothèse est que les peuples vivant dans les forêts du bassin congolais avant la période sèche se retirèrent, en formant trois groupes localisés, au fur et à mesure que la forêt reculait (tableau 5.2). Avec la ré-humidification du climat qui suivit après 15 000 BP, la forêt reconquit la région équatoriale, englobant progressivement ces petits groupes humains à l'ouest, au centre et à l'est des deux principaux corridors de savane. Durant les millénaires qui suivirent, ces populations restèrent ainsi isolées des autres populations des zones ouvertes, entraînant l'individualisation de leurs caractères morphologiques et génétiques particuliers. En d'autres termes, je suggère que les ancêtres des trois populations Pygmées ne sont pas de récents immigrés de savane vers la forêt; ils sont au contraire des peuples qui restèrent sur place lorsque la forêt reconquit le Bassin Congolais pendant la période humide après 15 000 BP.

Ce n'est que plus tard, pendant le 5e millénaire BP, que d'autres populations migrèrent de la Bénoué, apportant avec elles l'agriculture et les techniques de la céramique et de la forge du fer. [17] Dans la forêt équatoriale, elles rencontrèrent des habitants qui les avaient précédés, avec lesquels elles s'associèrent, produisant cet extraordinaire ensemble d'ethnies basé sur l'association de techniciens spécialistes (agriculteurs transformant le fer et la céramique, et chasseurs-cueilleurs forestiers) qui a persisté jusqu'à nos jours.

(17) Pour des études archéologiques récentes concernant la céramique, le fer et l'agriculture en Afrique centrale, *cf.* Clist, 1987, 1989, de Maret, 1986, Eggert, 1987, 1992.

Même si les arguments linguistiques et culturels présentés dans cette contribution reçoivent quelque soutien des études génétiques, j'insisterai en conclusion sur le fait que mes hypothèses doivent encore être étayées par plus de données linguistiques, ethnographiques et plus encore archéologiques, dont le besoin se fait cruellement sentir. J'espère cependant que ce travail, pour provisoire qu'il soit, représentera une première étape pour acquérir une image générale de l'histoire de peuples d'Afrique centrale. En effet, cet arrière-plan nous semble essentiel pour comprendre les adaptations actuelles à la forêt équatoriale et les relations existant entre ses habitants.

Références

Althabe, G. (1965). Changements sociaux chez les pygmées baka de l'est du Cameroun. *Cahiers d'Etudes Africaines*, **5-20**, 561-592

Andersson, E. (1983). *Les Bongo-Rimba.* Uppsala University Occasional Papers 9 (Uppsala: Uppsala University)

Bahuchet, S. (1985). Les *Pygmées Aka et la forêt centrafricaine, ethnologie écologique* (Paris: SELAF)

Bahuchet, S. (1986). Linéaments d'une histoire humaine de la forêt du bassin congolais. In Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, (Paris) Série A Zoologie*, 132, 297–315

Bahuchet, S. (1987). Historical perspectives on the Aka and Baka Pygmies in the western Congo basin. *86th Annual Meeting of the American Anthropological Association* (Chicago)

Bahuchet, S. (1989a). *Les Pygmées Aka et Baka: contribution de l'ethnolinguistique à l'histoire des populations forestières d'Afrique centrale* Thèse de Doctorat d'Etat ès Lettres et Sciences Humaines, Université René Descartes Paris V, Paris

Bahuchet, S. (1989b). Les noms d'arbres des Pygmées de l'Ouest du bassin congolais. *Adansonia, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris), série Botanique 4e série*, 11 (4), 355–365

Bahuchet, S. (1990). Food sharing among the Pygmies of Central Africa. *African Study Monographs* (Kyoto), 11 (1), 27–53

Bahuchet, S. (1991). Les Pygmées d'aujourd'hui en Afrique centrale. *Journal des Africanistes* (Paris) 61 (1), 5–35

Bahuchet, S. (1993). *La rencontre des agriculteurs. Les Pygmées parmi les peuples d'Afrique centrale.* (Paris : Peeters-Selaf)

Bahuchet, S., McKey, D. et Garine, I. de (1991). Wild yams revisited: is independence from agriculture possible for rain forest hunter gatherers? *Human Ecology*, **19**, 213–243

Bahuchet, S. et Thomas J.M.C. (1986). Linguistique et histoire des Pygmées de l'ouest du bassin congolais. *Sprache und Geschichte in Afrika*, (Hamburg), 7 (2), 73–103

Bahuchet, S. et Thomas J.M.C.,(eds) (1981-). *Encyclopédie des Pygmées Aka – Techniques, langage et société des chasseurs-cueilleurs de la forêt centrafricaine.* 15 vols (Paris : SELAF)

Bailey, R.C. et Peacock, N.R. (1988). Efe Pygmies of northeast Zaire : subsistence strategies in the Ituri forest. In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds), *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 88–117 (Oxford : Oxford University Press)

Bailey, R.C., Head G., Jenike M., Owen B., Rechtman R. et Zechenter E. (1989). Hunting and gathering in tropical rain forest : is it possible? *American Anthropologist*, **91** (1), 59-82

Bal, W. (ed.) (1965). *Description du Royaume de Congo et des contrées avoisinantes par F. Pigafetta et D. Lopes (1591), traduction et notes* (Louvain, Nauwelaerts).

Brisson, R. et Boursier, D. (1979) *Petit dictionnaire Baka-Français* (Douala : BP 1855)

Castillo-Fiel, (1949). Los Bayeles, *Antropologia y Etnologia* Madrid, II, 441–467 (Madrid : Instituto Bernardino de Sahagun)

Cavalli-Sforza, L.L. (ed.) (1986). *African Pygmies* (Orlando : Academic Press)

Clist, B. (1987). Early Bantu settlements in west-central Africa : a review of recent research. *Current Anthropology*, **28**, 380–382

Clist, B. (1989). Archaeology in Gabon, 1886–1988. *The African Archaeological Review*, 7, 59–95

Colyn, M., Gautier-Hion, A. et Verheyen, W. (1991). A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa : evidence of a major refuge in the Zaire Basin. *Journal of Biogeography* **18**, 403–407

De Maret, P. (1985). Recent archaeological research and dates from Central Africa. *Journal of African History*, **26**, 129–148

De Maret, P. (1986). The Ngovo Group : an industry with polished stone tools and pottery in Lower Zaire. *The African Archaeological Review*, 4, 103–133

Demesse, L. (1978). *Changements techno-économiques et sociaux chez les Pygmées Babinga, Nord-Congo et Sud-Centrafrique*, 2 vols (Paris : SELAF)

Demesse, L. (1980). *Techniques et économie des Pygmées Babinga* (Paris : Institut d'Ethnologie)

Demolin, D. et Bahuchet, S. (1990). *Les langues des Pygmées du Haut-Zaire: un réexamen de la question.* Paper presented to the 20th Colloquium on African Languages and Linguistics, September, Leyden

Dounias, E. (1996). Sauvage ou cultivé? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun. *Chapitre 59 du présent ouvrage*, pp. 939–960

Eggert, M. (1987). Imbonga and Batalimo : ceramic evidence for early settlement of the equatorial rain forest. *The African Archaeological Review*, **5**, 129–145

Eggert, M., 1992.- The Central African rain forest : historical speculation and archaeological facts. *World Archaeology*, 24 (1), 1-24

Elshout, P. (1963). *Les Batwa des Ekonda.* Archives d'ethnographie n° 6 (Tervuren : Musée Royal d'Afrique Centrale)

Froment, A. (1993). Adaptation biologique et variation dans l'espèce humaine: le cas des Pygmées d'Afrique. *Bull. et Mém. Société d'anthropologie de Paris*, 5 : 417–448

Greenberg, J.H. (1966). *The Languages of Africa* (Bloomington/The Hague: Indiana University/Mouton and Co.)

Guthrie, M. (1967–1971). *Comparative Bantu.* 4 vols (Hants: Gregg)

Harako, R., (1976) The Mbuti as hunters: a study of ecological anthropology of the Mbuti Pygmies (I). *Kyoto University African Studies*, **10**, 37–99

Headland, T. N. (1987). The wild yam question: how well could independant hunter-gatherers live in a tropical rain forest ecosystem? *Human Ecology*, 15 (4), 463–491

Hiernaux, J. (1974). *The People of Africa* (London: Weidenfeld and Nicolson)

Ichikawa, M. (1978). The residential groups of the Mbuti Pygmies. *Senri Ethnological Studies* (Osaka), 1, (Africa 1), 131–188

Ichikawa, M. (1981). Ecological and sociological importance of honey to the Mbuti net hunters, Eastern Zaire. *African Study Monographs* (Kyoto), 1, 55–68

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Jenike, M.R. Bailey, R.C., Ellison, P.T., Bentley, G.R., Harrigan, A.M. et Peacock, N.R. (1996). Variation saisonnière de la production alimentaire, statut nutritionnel, fonction ovarienne et fécondité en Afrique centrale *Chapitre 37 du présent ouvrage*, pp. 605–623

Joiris, D. V. (1994). Elements of techno-economic changes among the sedentarized BaGyeli Pygmies (South-west Cameroon). *African study monographs*, 15 - 2: 83-95

Joiris, D.V. (1996). L'esprit, l'igname et l'éléphant: essai d'interprétation symbolique d'un rituel chez les Pygmées Baka du Sud Cameroun. *Chapitre 60 du présent ouvrage*, pp. 961–972

Kazadi, M., (1981). Méprisés et admirés: l'ambivalence des relations entre les Bacwa (Pygmées) et les Bahemba (Bantu), *Africa* 51-4 (Londres), 837-847

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun: Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Lalouel, D. J. (1950). Les Babinga du Bas-Oubangui. Contribution à l'étude anthropologique des Négrilles Baka et Bayaka. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, Xe série - 1, 60–98

Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) (1990). *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique* (Paris: ORSTOM)

Leclerc C. (1995). *Le rapport à la nature comme rapport social. Les Pygmées Bedzan entre la forêt, la savane et les Tikar.* Mémoire de maîtrise, Université Paris X.

Leroy, A. (1897, 1928). *Les Pygmées: négrilles d'Afrique et négritos d'Asie* (Paris: Proc. Gén. Pères St-Esprit)

Letouzey, R.(1976). *Contribution de la Botanique au Problème d'une Éventuelle Langue Pygmée* (Paris: SELAF)

Loung, J.F. (1959). Les Pygmées de la forêt de Mill. Un groupe de Pygmées camerounais en voie de sédentarisation. *Les Cahiers d'Outre-Mer*, **48**, 362–379

Maley, J. (1987). Fragmentation de la forêt dense humide ouest-africaine et exten-

sion des biotopes montagnards au quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques; implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palæoecology of Africa*, **18**, 307–334

Mayer, R. (1987). Langues des groupes pygmées au Gabon: un état des lieux. *Pholia*, 2, 111–124 (Lyon: Université Lumière)

Pagezy, H. (1975). Les interrelations homme-faune de la forêt du Zaire. In *L'homme et l'animal, 1er colloque d'ethnozoologie*, pp. 63–88 (Paris: Institut International des Ethnosciences)

Pagezy, H. (1976). Quelques aspects du travail quotidien des femmes Oto et Twa vivant en milieu forestier équatorial (lac Tumba, Zaïre). *L'Anthropologie* (Paris), **80** (3), 465–490

Pagezy, H. (1985). The food system of the Ntomba of Lake Tumba, Zaire. In Pottier, J. (ed.), Food Systems in Central and Southern Africa, pp. 61–79 (London: SOAS)

Pagezy, H. (1996). Importance des ressources naturelles dans l'alimentation du jeune enfant en forêt tropicale inondée (Zaïre). *Chapitre 34 du présent ouvrage*, pp. 569–588

Samarin, W.J. (1971). Adamawa-Eastern. In Sebeok, O. (ed.), *Current Trends in Linguistics*, Vol. 7, *Sub-Saharan Africa*, pp. 213–244 (Paris/The Hague: Mouton)

Sapir E. (1916). *Time perspective in aboriginal american culture: a study in method.* Canada Dept. Mines, Geological Survey, Memoir 90, Anthropological series **13**, 389–462. French translation (1969). Ethnologie et histoire: question de méthode.*Anthropologie, 2. Culture*, pp. 9–105 (Paris: Editions de minuit)

Schebesta, P. (1941). Die Bambuti-Pygmäen von Ituri, Bd II – Ethnographie der Ituri-Bambuti, 1 Teil: Die Wirtschaft der Ituri-Bambuti (Belgisch Kongo). *Mémoires Institut Royal Colonial Belge, Bruxelles.*

Seitz, S. (1977). *Die Zentralafrikanischen Wildbeuterkulturen* Studien zur Kulturkunde 45 (Wiesbaden: F. Steiner Verlag) [traduction française par L. Bouquiaux et G. Lex, 1993, *Pygmées d'Afrique centrale*, Paris, Peeters-Selaf]

Seiwert, J. (1926). Die Bagielli, ein Pygmäenstamm des Kamerun Urwaldes. *Anthropos*, **21**, 127–147

Ternay, A.de (1948). Les pygmées Baka de l'est du Cameroun. *Les Missions Catholiques* (Lyon), 53–59, 73–76, 89–92, 105–111

Thomas, J.M.C. (1979). Emprunt ou parenté? A propos des parlers des populations forestières de Centrafrique. In Bahuchet, S. (ed.) *Pygmées de Centrafrique*, pp. 141–169 (Paris: SELAF)

Turnbull, C.M. (1965a). The Mbuti Pygmies: an ethnographic survey. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*(New York), **50**, 140–282

Turnbull, C.M. (1965b). *Wayward Servants, the Two Worlds of the African Pygmies* (New York: The Natural History Press)

Vallois, H.V. et Marquer, P. (1976). Les Pygmées Baka du Cameroun: anthropologie et ethnographie. *Mémoires du Mus. Nat. Hist. Nat.* (Paris), Série A, Tome C

Van Noten, F. (1982). *The Archaeology of Central Africa* (Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt)

Annexe 5.1 Vocabulaire relatif aux trois principaux complexes culturels, dans les langues Aka et Baka. Tous les mots sont au singulier et les termes Aka incluent le préfixe qui, comme dans toutes les langues Bantoues, marque le singulier ou le pluriel.

	Baka	Aka
Complexe culturel relatif à la collecte des ignames		
Espèces		
Dioscorea semperflorens	ʔèsùmà ~ sùmà	è.sùmà
Dioscorea sp.	njàbàkà (ind.)	bò.bàkà (*D. burkilliana*)
Dioscorea sp.	ʔèpàngē ~ pàngē (ind.)	è.pàngé (*D. minutiflora*)
Connaissances relatives aux espèces		
vieille tige de *D. mangenotiana*	mòbùlùmàkà	bò.dùmàkà
fruits de *Dioscorea*	bèlèbō	è.lèbó
jeune pousse de l'espèce *D. burkilliana*	njàkàkà	njàkàkà
coléoptère consommateur d'igname	mbōlíkōkā	gbòlókókà
Techniques		
extrémité de la tarrière (tarrière à ignames)	bòndùngà	ndòngà
feuilles d'ignames jaunissantes	lìkòlòà	dì.kòlòà
Complexe culturel relatif à la chasse à l'éléphant		
Connaissance relatives à l'éléphant		
défense d'éléphant	ʔèsɛ́mbɔ̀ ~ sɛ́mbɔ̀	mò.sémbé
vieil éléphant solitaire	èkɔ̄āmbē	è.kɔ̀ámbé
éléphant mâle ou âgé (dans un troupeau d'éléphants)	kàmbà	kàmbà
femelle adulte	lìkòmbà	lìkòmbà
jeune mâle	mòmbɔ̀ngɔ̀	mò.mbɔ̀ngɔ̀
jeune femelle	sùpà	sùpà
Techniques et armes de chasse		
maître de la chasse à l'éléphant	tūmā	túmá
attache de la sagaie	ngànjò	ngànzò
étui pour la pointe de la sagaie	yɔ̄lē	yólé
abri en feuillage	sèpèàkɔ̀	dì.sákò
poursuite	bòpàngā	bò.pàngá
traces de sang	bòpīkò	mò.víkò
traces d'éléphant	ʔèpùndà ~ pùndà	è.pùndà
marqueur de piste	jēkù	zékò/mékò
piste d'éléphant	mbèmbō	mbèmbó
sagaie à éléphant (sagaie tirée depuis le canon d'un fusil)	sàlā	sàlá
Rituels de chasse		
charme pour la sagaie	sìmbò	è.sìmbò
flute d'annonce du succès de la chasse	mòbìɔ̄	mò.bìɔ́
rituel pour la chasse à l'éléphant	jɔ̀bɔ̀kɔ̀	zɔ̀bɔ̀kɔ̀
autre rituel pour la chasse à l'éléphant	mònjòyì	mò.nzòlì

(suite de l'Annexe 5.1)	Baka	Aka
Complexe culturel relatif à la récolte du miel sauvage		
Espèces		
abeilles sans dard établies au sol (*Trigono beccarii*)	pɛ̀ndɛ̀	vɛ̀ndɛ̀
autres abeilles sans dard (*Trigona* sp.)	ndì bà	ndì bà
Connaissances relatives aux abeilles		
reine des abeilles	ɲá.bɔ̀mɛ̀	è.bɔ̀mɛ̀
essaim d'abeilles (en cours de fixation)	mɔ̀kùɲā	mɔ̀.kùɲá
essaim d'abeille sur une branche	jɛ̀mbɛ̄	zɛ̀mbɛ́
essaim d'abeilles en cours de vol	kūlē	mɔ̀.kúlé
ruche sauvage accessible du sol	ʔɛ̀līmbē ~ līmbē	è.límbé
pollen	kīndā	kíndá
aiguillon d'abeille	mɔ̀kɛ̀njɔ̀	mɔ̀.kɛ̀nzɔ̀
bourdonnement (pendant l'après-midi)	mɔ̀ngōmbē	mɔ̀.ngómbé
bourdonnement (pendant la soirée)	mɔ̀zɛ̀mbɔ̀	zɛ̀mbɔ̀
rayon de miel, cire	ʔɛ̀wāsā ~ wāsā	è.vásá
rayon blancs récent	mbɛ̀mbɛ̀sɛ̀	è.mbɛ̀lɛ̀
abeille sans dard (toutes espèces)	ʔɛ̀ndɛ̀ngɛ̀lɛ̀ngɛ̀	mɔ̀.ndɛ̀ngɛ̀lɛ̀ngɛ̀
ouvrière	mbùà (*Apis*)	è.búá (abeille sans dard)
cavité dans un tronc d'arbre	pɔ̀kà	pɔ̀kà
oiseau indicateur *Indicator exilis*	kpāngā.ā.dàndù \espèce d'oiseau/du/miel\	kpángbá
Dialium pachyphyllum (arbre dont la floraison correspond au début de la saison du miel)	mbaso	mbàsɔ̀
Techniques et outils de récolte du miel		
manche de la hache portable à l'épaule	súmá	súmá
écorce pour le récipient à miel	mɔ̀kɔ̀bɛ̄	mɔ̀.kɔ̀bɛ́
couvercle pour ce récipient en écorce	mɔ̀lìbɔ̀	è.dìbɔ̀
Gilbertiodendron dewevrei (dont l'écorce sert à faire le récipient)	bɛ́mbà	bɛ́mbã
débris d'abeilles mortes (visibles sur une termitière)	lìbɛ̄njì	dì.bɛ́nzì
panier pour le transport du miel	pɛ̀ndì	pɛ̀ndí
coussinet de feuilles pour le miel	yàlɔ̀	yàlɔ̀
brosse ou louche pour le miel	mɔ̀lùpū	è.dùpú
abre abattu (à la hache)	ʔɛ̀lɛ̀mbà ~ lɛ̀mbà	è.lɛ̀mbà
abattage d'un arbre (à partir d'un niveau élevé)	mɔ̀njāmbā	nzámbá
boisson fermentée à base de miel	njàmbù	nzàmbɔ̀
griserie (provoquée par cette boisson)	ngɔ̀kɔ̄	ngɔ̀kɔ́

LES PLANTES ALIMENTAIRES DES FORÊTS HUMIDES INTERTROPICALES
et leur domestication : exemples africains et américains

Jean-Louis GUILLAUMET

Introduction

Les forêts tropicales africaines et américaines n'ont guère retenu l'attention des auteurs qui se sont intéressés aux plantes alimentaires, à leurs centres d'origine et aux foyers de domestication. Vavilov (1951) n'y situe pas de « centre d'origine » – région géographique où une plante cultivée présente le maximum de diversité génétique – et pour Harlan (1971) les « non-centres » – zones étendues où une plante a pu être domestiquée – n'incluent pas les massifs forestiers africains et américains mais plutôt leurs marges. Outre le fait que « centre de diversité », qui est une observation, et « centre d'origine », une interprétation comme l'ont souligné nombre d'auteurs (Pernès et Lourd, 1984), exclure ainsi les forêts denses humides relève plus d'une position de principe que d'observation. L'Homme de la forêt, amazonienne ou africaine, se doit d'être, par définition, un chasseur-cueilleur ; quand il devient agriculteur, c'est parce qu'il reçoit de populations voisines, non forestières et implicitement jugées supérieures, plantes cultivées, outils et pratiques agraires. En outre, les espaces forestiers ont toujours été considérés comme vides d'hommes, parcourus par de petites communautés inorganisées et isolées les unes des autres. Si on ajoute enfin que les plantes cultivées, hormis certaines de grande culture, ont été négligées ou ignorées des agronomes (parce que non consommées par les Blancs et dites d'importance secondaire ou mineures), encore plus des botanistes (parce que justement ce sont des plantes cultivées), on aura un tableau, certes caricatural à l'extrême et volontairement partial, mais assez proche de la réalité.

Il n'est pas ici question d'analyser les raisons de cette attitude. Les idées évoluent et de nombreux travaux d'archéologie, d'anthropologie et d'histoire

– présentés dans les chapitres de Cooke et Piperno (1995) et de Bahuchet (1995), Chapitres 4 et 5 du présent ouvrage, ainsi que par Juhé-Beaulaton (1995) – amènent les scientifiques à revoir leurs hypothèses sur la mise en place des populations actuelles ; les spécialistes du milieu physique et du vivant abandonnent la notion de milieu naturel perçu sans intervention de l'Homme ; les agronomes affrontés aux problèmes actuels prennent en considération des plantes naguère négligées.

La zone forestière africaine.

L'agriculture africaine (Chevalier, 1912 ; Schnell, 1957) est certes dominée par des plantes d'origines étrangères, arrivées à des époques différentes : depuis le vieux fonds asiatico-africain, qu'il est impossible de dater, jusqu'au récent élément américain, plus aisé à situer dans le temps, même s'il reste encore bien des zones d'ombre. Les bananiers (*Musa* spp.), le manioc (*Manihot esculenta* Crantz), le maïs (*Zea mays* L.), le taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott.), le chou-caraïbe (*Xanthosoma* spp.), le riz asiatique (*Oryza sativa* L.) sont parmi les plus importantes. Mais il faut citer aussi les amarantes (*Amaranthus* spp.), le gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench), les « haricots » (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), la tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), le piment (*Capsicum frutescens* L.) ; puis quelques arbres fruitiers, jamais abondants, les agrumes (*Citrus* spp.), le manguier (*Mangifera indica* L.), le cocotier (*Cocos nucifera* L.), etc.

Cependant, à coté de ces plantes étrangères qui ont connu le succès que l'on sait, il en existe d'autres indéniablement indigènes. Ce sont des tubercules, des feuilles, des fruits, des graines d'une importance fondamentale dans l'alimentation des populations.

Les plantes non-ligneuses.

On rencontre parmi les herbes, les sous-ligneuses et les lianes tous les degrés de domestication (Chevalier, 1912). Des espèces spontanées parfois cultivées : *Aframomum melegueta* (Roscoe) K. Schum., *Crassocephalum montuosum* (S. Moore) Milne-Redhead, *Justicia insularis* T. Anders, *Solanecio angulatus* (Vahl), C. Jeffrey ; des espèces spontanées et cultivées : *Cucumeropsis mannii* Naud., *Mucuna sloanei* Fawc. et Rendle, *Solanecio biafrae* (Oliv. et Hiern) C. Jeffrey, *Talinum fruticosum* (L.) Juss., *Telfairia occidentalis* Hook.f., *Vernonia amygdalina* Del. ; enfin des espèces seulement connues sous leurs formes cultivées : *Abelmoschus caillei* (A. Chev.) Stevels, *Hibiscus acetosella* Welw. ex Hiern, *Solanum aethiopicum* L. Cette dernière, diversifiée en nombreux cultivars séparés en deux groupes, semble avoir été domestiquée à partir de *S. anguivi* Lam. Par contre on ignore actuellement l'origine des autres espèces (Stevels, 1990).

Si certaines de ces espèces se rencontrent dans tout le massif africain, *Cucumeropsis mannii, Talinum fruticosum, Telfairia occidentalis, Abelmoschus caillei, Hibiscus acetosella, Solanum aethiopicum*, ..., d'autres ne sont cultivées qu'en une région délimitée et pour les besoins locaux. On sait que la « maniguette, méléguette ou graine de Paradis » a donné lieu à un commerce considérable entre le golfe de Guinée et l'Europe. Chevalier (1912) la mentionne comme cultivée en grand sur la côte de Guinée, dans le Kissi, en Sierra Leone, « presque toute la Côte d'Ivoire », le Bas-Dahomey (actuel Bénin), etc. Au Ghana, c'est, encore actuellement dans quelques villages de la zone forestière où il en existe des formes diverses, une véritable culture de rente (Loch *et al.*, 1977).

Le genre *Dioscorea* présente une gamme de situations étonnantes : espèces sauvages, espèces protégées et ignames cultivées (Hamon *et al.*, 1992). Si on ajoute à cela que l'usage de l'igname n'est pas uniformément répandu à travers l'Afrique forestière, que tous les degrés de cueillette, de protoculture (ou paraculture ; *cf.* Dounias, 1995, Chapitre 60 du présent ouvrage) et de culture peuvent s'observer, qu'au fond indigène s'est surimposé un apport exotique asiatique, on n'aura une idée de la complexité de la situation (Hamon *et al.*, 1992 ; Hladik et *al.*, 1984 ; Hladik et Dounias, 1993). L'aire des « civilisations de l'igname », localisée au domaine forestier guinéen, des savanes humides de Côte d'Ivoire à la dorsale camerounaise (Ayensu et Coursey, 1972) est dominée par le complexe *D. cayenensis / rotundata*, dont Martin et Sadik (1977) évaluaient les formes à quelques 500 ou 2 500. *D. cayenensis* serait largement répandue dans l'ouest africain et les autres parties du continent, alors que *D. rotundata* uniquement cultivée (Coursey, 1970). Il est vraisemblable que *D. praehensilis* Benth. et *D. abyssinica* Hochst, spontanées en forêt ou sur ses marges, ont joué un rôle dans le complexe cultivé, ainsi que d'autres espèces (Hamon *et al.*, 1992). *D. dumetorum* (Kunth) Pax, *D. praehensilis* Benth. et *D. sansibarensis* Pax sont représentées sous des formes sauvages et cultivées. L'espèce, *D. burkilliana*, J. Miège a été observée en culture au Gabon et en Centrafrique. Les formes cultivées « pourraient éventuellement être d'introduction récente à partir de souches récoltées en forêt ... cette igname est considérée comme une entité bien différente de la forme sauvage que seuls les pygmées consomment » (Hladik *et al.*, 1984). On pressent ici le début du processus de domestication.

Les arbres.

L'arboriculture ne semble pas être très développée en Afrique forestière et on a été jusqu'à émettre l'hypothèse d'interdits édictés pour favoriser l'agriculture au détriment de l'ancienne protoculture fruitière (Chevalier, 1947), mode de gestion qui consiste à soigner, entretenir voire enrichir des peuple-

ments naturels. *Cola* spp., et *Elaeis guineensis* Jacq. font, certes, l'objet de ce type de gestion ; mais, comme le remarque Schnell (1957), « tous les intermédiaires existent entre la cueillette des fruits sauvages et la protoculture, et entre celle-ci et la culture véritable ».

Le cas du genre *Cola* est exemplaire à plus d'un titre et entre dans notre propos, même si le produit recherché, la noix, n'est pas alimentaire mais utilisée pour ses propriétés excitantes dues à la présence de caféine. Les fruits de plusieurs espèces, sur les quelques 140 connues, sont récoltées en forêt et quatre font l'objet de culture. *Cola nitida* (Vent.) Schott et Endl. est la plus largement diffusée en Afrique forestière, elle est originaire de l'ouest du massif forestier jusqu'au Nigéria. Sa noix (cotylédons) varie en couleur, forme et qualité et fait l'objet d'un commerce important depuis des siècles. *C. acuminata* Schott et Endl., d'Afrique centrale, a une importance plus localisée. Enfin deux autres espèces absentes en Afrique de l'Ouest (*C. anomala* K.Schum. et *C. ballayi* Cornu ex Heckel) sont cultivées ici et là au Cameroun (Nkgongmeneck, 1985).

On a donc dans ce genre :

- des espèces spontanées dont les fruits sont récoltés en forêt ;
- des espèces (*Cola anomala* et *C. ballayi*) mises en culture localement ;
- une espèce (*C. acuminata*) spontanée, protégée dans certains cas, cultivée dans et hors de son aire d'origine ;
- une espèce (*C. nitida*) cultivée dans l'ensemble de son aire d'origine, ou « protocultivée », dont on connaît des « races culturales » (Chevalier et Perrot,1911) et qui, enfin, a été largement répandue en Afrique et sur d'autres continents.

Le genre *Dacryodes* offre une situation plus simple : des espèces connues en Afrique tropicale, quelques-unes sont recherchées pour leurs fruits comestibles (Vivien et Faure, 1985 ; Walker et Sillans, 1961), une seule est cultivée, *Dacryodes edulis* (G. Don) Lam. avec une variabilité justifiant la création de taxons infraspécifiques (Okafor, 1983).

Certains arbres d'origine forestière ont pu être domestiqués hors de la forêt. D'après Chevalier (1912), *Blighia sapida* Koenig, *Chrysophyllum africanum* DC., *Garcinia kola* Heckel, *Irvingia gabonensis* (Aub. Lec.) Bn., *Pterocarpus esculentus* Schum. et Thonn., *Raphia hoockeri* Mann et Wend, *Synsepalum dulcificum* (Schum. et Thonn.) Engler, *Xylopia aethiopica* (Dunal) A. Rich., tous communs dans la forêt de l'ouest africain, seraient plantés autour des villages du sud de l'actuel Bénin. Plusieurs d'entre eux présentent des formes cultivées. Si la domestication ne s'est pas faite en forêt, celle-ci est bien cependant le centre d'origine de ces plantes.

Le massif amazonien

Contrairement à l'Afrique, l'agriculture amazonienne est très marquée par l'indigénat des espèces, tout particulièrement par l'omniprésence du manioc, à quelques exceptions près : les Yanomani centraux avec le bananier plantain, *Bactris gasipaes* HBK. et *Xanthosoma* spp. (Lizot, 1983), les Kayapo avec la patate douce (*Ipomoea batatas L.*), les Gavioes avec *Cissus gongyloides* Burch. ex. Baker (Kerr et Clement, 1980) et les Arawete avec le maïs.

Si certaines plantes alimentaires amazoniennes ont été diffusées hors de leur région d'origine, manioc (*Manihot esculenta*), ananas (*Ananas comosus*), cacaoyer (*Theobroma cacao*), anacarde (*Anacardium occidentale*), chou caraïbe (*Xanthosoma* spp.), piments (*Solanum* spp.) par exemple, nombreuses sont les espèces méconnues qui jouent un rôle important dans le régime des populations et mériteraient une plus large diffusion (Clement, Chapitre 12 du présent ouvrage ; Guillaumet et Lourd, 1992 ; Kahn, 1993 ; Patiño, 1963).

Les plantes non-ligneuses.

Le manioc rassemble un nombre considérable de cultivars que l'on peut regrouper en deux ensembles : maniocs amers et maniocs doux. L'espèce cultivée, *Manihot esculenta*, et les 98 sauvages (Rogers et Appan, 1973) constituent un pool génique ou complexe d'espèces (Pernès et Lourd,1984) qui se manifeste par une grande plasticité phénotypique. La plante que nous connaissons actuellement sous le nom de manioc est en fait un ensemble polymorphe, dont la forme primordiale et le lieu d'origine restent inconnus. Au gré des transports par l'homme, elle se serait hybridée spontanèment avec des espèces sauvages, donnant ainsi naissance, dans chaque région, à des cultivars différents (Mc Key et Beckerman, 1993). Ce phénomène se poursuit de nos jours : l'Homme modifie le couvert végétal favorisant ainsi l'installation des espèces de *Manihot*, qui sont par excellence des héliophytes. Certaines d'entre-elles se comportent en commensales des cultures de manioc. Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut raisonnablement exclure l'Amazonie comme foyer possible d'origine du manioc, bien au contraire on doit le considérer comme un « non-centre » particulièrement actif.

Plusieurs espèces de *Xanthosoma*, de Marantaceae (*Maranta arundinacea* L., *M. ruiziana* Koern., *Calathea alluia* (Aubl.) Lindl., *C. ovata* Lindl., ...) sont indubitablement amazoniennes. Une seule igname, cultivée sous de nombreuses formes, *Dioscorea trifida* L. f., serait américaine, mais on ne lui connaît pas d'ancêtres sauvages et rares sont les ignames spontanées signalées comme étant comestibles. Quelques plantes herbacées ou sous-ligneuses sont cultivées pour leurs fruits, *Solanum pectinatum* Dunal, *S. sessiliflorum* Dunal, *S. straminifolium* Jacq. Ces deux dernières avec des formes cultivées

suffisamment distinctes de la forme sauvage pour avoir été distinguées comme sous-espèces par les botanistes. *S. sessiliflorum* présente une grande variabilité. Les piments, *Capsicum frutescens* Linn. et *C. chinense* Jacq., l'ananas, *Ananas comosus* (L.) Merrill, sont indéniablement amazoniens.

Il faudrait citer encore de nombreuses et singulières espèces avant de passer à ce qui est certainement la grande originalité amazonienne en matière de plantes alimentaires cultivées : les palmiers et arbres fruitiers.

Palmiers et arbres fruitiers.

Palmiers et arbres fruitiers présentent toutes les étapes de la domestication :

- d'abord les espèces préservées voire entretenues dans les conditions naturelles. Ce sont des palmiers, *Astrocaryum* spp., *Orbignya phalerata* Mart., *Maximiliana maripa* (Correa de Serra) Drude, ainsi que de nombreuses Dicotylédones fruitières respectées lors des défrichements, *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers., *Rheedia macrophylla* (Mart.) Pl. et Tr., *Theobroma* spp., etc. ;
- quelquefois, les peuplements naturels peuvent être enrichis par semis et soins apportés aux jeunes sujets comme dans le cas du noyer du Brésil, *Bertholletia excelsa* HBK. ;
- d'autres espèces sont volontairement plantées, les palmiers *Euterpe oleracea* Mart. et *Oenocarpus mapora* Karst. et de très nombreux fruitiers qui souvent possèdent des formes cultivées plus ou moins différenciées de la forme spontanée. On citera *Pouteria caimito* Radlk aux fruits pouvant dépasser les 1000 grammes dans les formes cultivées sur le cours supérieur de l'Amazone, alors qu'ils n'excèdent pas les 30 g en forêt. *Couma guianensis* Aubl., *Eugenia stipitata* McVaugh, *Poraqueiba paraensis* Ducke et *P. sericea* Tul., *Pourouma cecropiaefolia* Mart., *Quaribea cordata* (Humb. et Bonpl.) Vischer, présentent, parmi bien d'autres, des caractéristiques d'amélioration du même ordre.

Bactris gasipaes HBK. est l'exemple parfait d'une plante domestiquée. Omniprésent en Amazonie, ce palmier aux origines encore incertaines, est connu sous de nombreuses formes, la variabilité portant sur les dimensions, la forme, la couleur, la composition, la qualité des fruits, le port de la plante, la spinescence, etc.

Les genres *Anacardium, Inga, Theobroma* illustrent, au même titre que *Cola* et *Dioscorea* pour l'Afrique, le processus de domestication. Des 22 espèces du genre *Anacardium*, une seule est réellement cultivée, *A. occidentale* L. Bien qu'elle est une aire de répartition assez large, elle est indubitablement indigène sur les rives sableuses du bassin amazonien. Plusieurs espèces donnent des fruits comestibles, telle *A. spruceanum* Benth. ex Engl. L'espèce *A. giganteum* Hancok. ex Engl., quelquefois cultivée malgré sa taille pouvant atteindre une quinzaine de mètres, est conservée dans les défrichements.

Tous les fruits des espèces du genre *Theobroma* sont consommés. Deux espèces font l'objet d'une véritable culture, *T. cacao* L. avec le succès que l'on sait et *T. grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum presque uniquement en Amazonie. Des fruits de très grandes dimensions ou dénués de graines ont été signalés (Calvalcante,1976). Deux espèces du genre *Inga* (comprenant 200 à 300 espèces) sont cultivées dans tout le bassin amazonien : *I. edulis* Mart. et *I. macrophylla* Humb. et Bonpl. avec des caractéristiques séparant les formes domestiquées des formes spontanées. Les vergers proches de Manaus, nous ont données 4 autres espèces, *I. cinnamomea* Spruce ex Benth., *I. falcistipulata* Ducke, *I. nitida* Willd. et une indéterminée (Guillaumet *et al*, 1990). Les Wayãpi de Guyane en protégent 3 espèces, dont *I. edulis*, et en consomment 13 autres (Grenand, 1980). Il y a, comme le disait Schnell (1957) pour l'Afrique, de la plante de cueillette à la plante domestiquée, un véritable continuum dont l'étude devrait permettre de comprendre le processus de domestication.

Conclusion

Cette comparaison succinte entre les massifs forestiers africain et amazonien permet de formuler quelques remarques :

• On ne peut nier le rôle des massifs forestiers africain et américain dans la domestication de plantes alimentaires. On doit cependant constater la suprématie de l'Amérique par rapport à l'Afrique, encore qu'une investigation rigoureuse réserverait certainement des surprises. Sans aucun doute, les sociétés forestières africaines ont pu emprunter aux cultures voisines. Tout un lot d'espèces est commun à l'ensemble de l'Afrique tropicale humide et sèche. A l'inverse, l'élément andin, si riche et si original, n'a été d'aucun secours à l'Amazonie. Les conditions écologiques, trop différentes, ne permettent pas la simple transplantation d'une plante de la haute montagne à la cuvette amazonienne. L'Amérique centrale a incontestablement eu un rôle, mais moins important qu'on a bien voulu lui accorder.

• On notera que les céréales ne jouent qu'un rôle très mineur, face à la prédominance des plantes alimentaires cultivées pour leurs parties souterraines dans les deux continents. Hladik *et al.* (1984) ont montré la richesse en plantes à turbercules de la forêt dense du Gabon et de Centrafrique. Qu'en est-il en Amazonie ? Celle-ci se signale par sa richesse en espèces fruitières domestiques ; y aurait-il plus d'espèces à fruits comestibles, susceptibles d'être domestiquées, qu'en Afrique ? La comparaison dans la seule famille des palmiers, 39 genres et environ 180 espèces américaines pour 7 à 8 genres et une vingtaine d'espèces en Afrique (Kahn et de Granville, 1992 ; Uhl et

Dransfield, 1987) semblerait aller dans ce sens. Comment expliquer l'indigence de l'Amazonie en légumes et feuilles cultivées ? Y aurait-il moins de « candidats » en Amérique qu'en Afrique ou serait-ce un fait culturel à l'échelle d'un continent ?

• Les deux massifs ont dû fonctionner de diverses façons selon les cas : « non-centres » pour certaines espèces, l'igname (*D. cayenensis*/ *D. rotundata*) en Afrique, le manioc en Amérique, mais aussi comme des « centres d'origine » et/ou de « diversité », sans qu'il soit possible d'être actuellement plus précis. Le haut bassin de l'Amazonie semble bien être un centre d'origine pour de nombreuses espèces fruitières (Clement, 1989), l'Ouest africain aussi pour des arbres fruitiers, le Cameroun et le Congo pour certains colatiers et le genre *Dacryodes*.

• À ceci il faut ajouter également le rôle important des agricultures indigènes comme centres de différenciation secondaire : les 19 variétés de bananiers et les 3 taros, citées par Bahuchet *et al.* (1989) sur les 7 000 m² d'une plantation de la Lobaye en Centrafrique. Les Mvae du Cameroun avec 26 cultivars de manioc, 2 de patate douce, 17 de bananiers-plantains, 8 de bananiers doux et 6 de cannes à sucre (Dounias, 1993) suffiraient à montrer, s'il le fallait encore, le haut degré de créativité et de technicité des agriculteurs forestiers.

• Les agriculteurs des forêts africaine et américaine ont donc, à partir des ressources disponibles et en fonction de leurs besoins, été à l'origine de processus de domestication. Ces processus se perpétuent, le cas de *Dioscorea burkilliana* cité par Hladik *et al.* (1984) est particulièrement significatif ; en Amazonie, les systèmes agroforestiers sont des lieux privilégiés de la domestication des espèces fruitières (Guillaumet *et al.*, 1990), il en est assurément de même en Afrique où l'agroforesterie et l'arboriculture sont à « redécouvrir ». L'exemple de la domestication des ignames nous éclaire sur les événements nécessaires à la création d'une plante cultivée (Hamon *et al.*, 1992) ; il montre à l'évidence aussi qu'elle résulte d'une action raisonnée et volontariste.

• La mise en culture actuelle de nouvelles espèces répond certainement aux mêmes impératifs que les tentatives faites par les premiers agriculteurs, même si les moyens mis en œuvre sont différents. La domestication apparaît avec un besoin nouveau, quand la ressource s'avère insuffisante (peut-être le cas de la noix de cola), peu disponible, voire absente (l'arboriculture du sud du Bénin). Notre époque est riche d'exemples. N'est-ce pas par analogie avec *Coffea arabica* L. que l'on a procédé à la domestication des autres espèces du genre *Coffea* ; pour répondre à de nouveaux usages que l'hévéa a été mis en culture ? Faut-il chercher des motivations très différentes de celles qui sont les nôtres chez les premiers agriculteurs ?

Références

Ayensu, E.S. et Coursey, D. G. (1972). Guinea Yams. The Botany, Ethnobotany, Use and Possible Future of Yams in West Africa. *Economic Botany* **26**, 301-318

Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119

Bahuchet, S., Hladik, C. M., Hladik, A. et Dounias, E. (1989). Les stratégies agricoles complémentaires de la chasse et de la pêche. In : *Se nourrir en forêt équatoriale. Anthropologie alimentaire des populations des régions forestières humides d'Afrique*. 31-35. (Paris : Unesco/MAB,CNRS)

Cavalcante, P. B. (1976). *Frutas comestiveis da Amazônia*. 3ème éd. (Manaus, Pq/INPA).

Chevalier, A. (1912). Enumération des plantes cultivées par les Indigènes en Afrique tropicale. *Bulletin de le Société Nationale d'Acclimatation Française*, 1-50

Chevalier, A. (1947). La dispersion de certains arbres fruitiers par l'homme avant l'invention de l'agriculture. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **225**, 213-216

Chevalier, A. et Perrot, E. (1911). Les kolatiers et les noix de kola. In : *Les végétaux utiles de l'Afrique tropicale française*, **6**, 1-483

Clement, C. (1989). A center of crop genetic diversity in Western Amazonia. *Bioscience*, **39**, 624-631

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Cooke, R.G. et Piperno, D. (1996). Le peuplement de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud et les adaptations aux forêts tropicales avant la colonisation européenne. *Chapitre 4 du présent ouvrage*, pp. 77–96

Coursey, D. G. (1976). The Origins and Domestication of Yams in Africa. In Harlan J.R., Wete, J.M.J. de et Stemler, A.B.I. (eds) *Origins of African Plant Domestication*, pp. 383-408 (La Haye : Mouton)

Dounias, E. (1993). *Dynamique et gestions différentielles du système de production à dominante agricole des Mvae du sud Cameroun forestier*, Thèse, Montpellier II, 2 vol.

Dounias, E. (1996). Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun. *Chapitre 59 du présent ouvrage*, pp. 939–960

Grenand, P. (1980). *Introduction à l'étude de l'Univers Wayãpi. Ethnoécologie des Indiens du Haut Oyapock (Guyane française)* 40 (Paris : SELAF)

Guillaumet, J.-L., Grenand, P., Bahri, S., Grenand, F., Lourd, M., dos Santos, A.A. et Gély, A. (1990). Les jardins vergers familiaux d'Amazonie centrale : un exemple d'utilisation de l'espace. *Turrialba*, **40**, 63-81

Guillaumet, J.L. et Lourd, M. (1992). Des forêts et des hommes : ressources végétales méconnues en Amazonie. In : *Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes (BRG)* pp. 384-396

Hamon, P., Zoundjihekpon, I. , Dumont, R. et Tio-Touré, B. (1992). La domestication de l'igname (*Dioscorea sp.*) : conséquences pour la conservation des ressources génétiques. In : *Complexes d'espèces, flux des gènes et ressources génétiques des plantes (BRG)* pp. 175-184

Harlan, J. R. (1971). Agricultural origins : centers and non-centers. *Science*, 174, 468-474

Hladik, A., Bahuchet, S., Ducatillion, C. et Hladik, C. M. (1984). Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39, 249-290

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Juhé-Beaulatin, D. (1995). *Les poysages végétaux de la Côte des Esclaves du XVIIe siècle à la veille de la colonisation : essai d'analyse historique*, thèse, Paris I, 2 vol.

Kahn, F. et Granville, J.-J. de (1992). *Palms in forest. Ecosystems of Amazonia.* (Berlin : Springer Verlag)

Kahn, F. (1996). Les palmeraies amazoniennes : ressources alimentaires et aménagement des écosystèmes forestiers. *Chapitre 13 du présent ouvrage*, pp. 261–274

Kerr, W. E. et Clement, C. (1980). Pratícas agrícolas de consequências genéticas que possibilataram aos índios da Amazônia uma melhor adaptação as condições ecológicas da região. *Acta amazonica*, 10, 252 - 261

Lizot, J. (1983). *Les Yanomami centraux.* (Paris : EHESS)

Lock, J. M., Hall, J. B. et Abbiw, D. K. (1977). The Cultivation of Melegueta Peppe (*Aframomum melegueta*) in Ghana. *Economic Botany*, 31, 321-330

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Martin, J.W. et Sadik, S. (1977). *Tropical yams and their potential. Part. 4 :* Dioscorea rotundata *and* D. cayenensis. Agricultural Handbook n ° 502

Nkongmeneck, B.-A. (1985). Le genre *Cola* au Cameroun. *Annales de la Faculté des Sciences Biologiques et Biochimiques*, 3, 5-27

Okafor, J.C. (1983). Varietal delimitation in *Dacryodes edulis* (G.Don) H.J. Lam (Burseraceae). *International tree crops journal*, 2, 255 - 265

Patiño, V. M. (1963). *Plantas cultivadas y animales domésticos en América equinoccial.* (Cali : Univ.).

Pernès, J. et Lourd, M. (1984). Organisation des complexes d'espèces. *In* Pernès, J. (ed.) *Gestion des ressources génétiques des plantes.* II, 7-106. (Paris : ACCT-Lavoisier)

Rogers, D. J. et Appan, S. G. (1973). *Manihot manihotoides* (*Euphorbiaceae*). *In* Flora neotropica n°13. pp. 272 (New York : Hather Press)

Schnell, R. (1957). *Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique noire. Essai de phytogéographie alimentaire.* (Paris : Larose)

Stevels, J. M. C. (1990). *Légumes traditionnels du Cameroun, une étude agro-botanique.* Wageningen Agric. Univ., Papers, 90-1

Uhl, N. W. et Dransfield, J. (1987). *Genera palms. A classification of palms based on the work of H.E. Moore, Jr.* (Lawrence : Allen Press)

Vavilof, N. I. (1951). *The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. In* « Selected writings of N.I.Vavilov ». Transl. by K.Starr Chester. *Chronica bot.* 13, 1–364

Vivien, J. et Faure, J.J. (1985). *Arbres des forêts denses d'Afrique Centrale. République française.* (Paris : Ministère de la coopération, ACCT)

Walker, A. et Sillans, R. (1961). *Les plantes utiles du Gabon.* (Paris : P. Lechevallier)

IMPORTANCE DES ESPÈCES SEMI-DOMESTIQUÉES EN AMAZONIE :
impact sur la flore et la faune de leur dissémination par les Indiens Kayapó et ses conséquences sur les sytèmes de gestion

Darrell A. POSEY

Introduction

Les sociétés indigènes actuelles ne ressemblent probablement pas – ou très peu – à celles qui les ont précédées au cours des périodes pré-Colombiennes, en Amérique tropicale. Le dépeuplement dramatique qui a résulté de la colonisation et de l'introduction de nouvelles maladies infectieuses par les Européens n'a permis la persistance que de quelques éléments des sociétés aborigènes. Par exemple, la population Kayapó septentrionale habitait de vastes villages où les lignages et les classes d'âge étaient structurées en un système social complexe. À la suite des épidémies qui précédèrent leur premier contact direct connu avec les Blancs, ces vastes groupes avaient déjà éclaté et s'étaient dispersés sur de nouveaux sites d'implantation de petite taille. Cette dispersion des populations et les changements de structures sociales eurent à leur tour des conséquences non négligeables sur la flore et la faune régionales. Les systèmes indigènes d'utilisation des ressources naturelles s'appuient essentiellement sur des espèces « semi-domestiquées » dont les critères de définition ne correspondent pas aux concepts habituels, d'origine européenne, sur lesquels sont basées les catégories utilisées pour les descriptions scientifiques. Aussi les collectes de données dans ce domaine se trouvent-elles fort mal adaptées à une évaluation des pratiques traditionnelles relatives à l'alimentation des populations amazoniennes. La redécouverte de ces espèces semi-domestiquées permet non seulement de préciser certains aspects du passé ; elle met également en lumière certaines valeurs positives du mode de vie forestier et des connaissances des populations indigènes actuelles.

Le contexte historique

Les résultats de nombreuses recherches historiques (Dobyns, 1966 ; Denevan, 1976 ; Hemming, 1978 ; Lathrap, 1968 ; Sweet, 1974) confirment le fait que les populations aborigènes du Nouveau Monde furent considérablement plus importantes qu'elles ne le sont actuellement. Leurs pratiques agricoles et leurs systèmes de gestion de l'environnement étaient beaucoup plus perfectionnés et productifs qu'on l'avait jusqu'à présent laissé entendre (Alcorn, 1981, 1989 ; Balée 1989a, Balée 1989b ; Balée et Gély, 1989 ; Irvine, 1989 ; Roosevelt, 1980, 1989, 1994 ; Salik, 1989 ; Smole, 1989). Ils permettaient donc l'existence de populations relativement nombreuses (Barbira-Scazzochio, 1981 ; Morán, 1981, 1996, chapitre 76 du présent ouvrage).

Plusieurs autres des idées qui prévalaient, concernant ces populations aborigènes, sont également totalement dépassées dans le contexte des recherches récentes : par exemple les systèmes de cultures interfluves des groupes vivant sur les basses terres n'étaient pas des systèmes marginaux de groupes vivant à la limite d'un « sous-développement » (Balée, 1989a, 1994 ; Goodland et Irwin, 1975 ; Posey, 1985 – alors que Meggers, 1971, donne le point de vue contraire). De la même façon, il n'est pas du tout démontré que toutes les régions néotropicales ne soient pas assez fertiles pour pouvoir supporter une population importante (Morán, 1979, 1981 ; Roosevelt, 1980, 1989 ; Smith, 1980).

Les scientifiques ont également sous-estimé l'importance des produits de cueillette et de ressources accessoires riches en protéines comme les insectes et les noix (DeFoliart, 1990 ; Ramos-Elorduy, 1990, 1996, chapitre 22 du présent ouvrage). Plus généralement ignorés, les plantes et les animaux semi-domestiqués sont ceux que l'on trouve en abondance dans la végétation secondaire (trop souvent désignée sous le terme de « cultures à l'abandon »), dans les cultures itinérantes et dans les forêts jardinées (Posey, 1983, 1985). Il apparaît donc que la vieille controverse à propos des capacités de production et de maintien des populations – notamment en fonction de la production des protéines – partait de données incomplètes. Les modèles de stratégies permettant un type d'alimentation déterminé doivent nécessairement s'appuyer sur des données environnementales plus précises, en fonction de ce que nous savons de l'organisation politique et sociale des sociétés aborigènes de l'Amazonie.

Acculturation et dissémination des populations

Les populations septentrionales Kayapó vivaient, au début de ce siècle, sur le site de leur village ancestral, Pyka-tô-ti. Ce grand site dit « le Grand Village » avait deux maisons pour les hommes, l'une orientée vers le soleil le-

vant et une l'autre vers le couchant. Chacune de ces bâtisses qui avait son Grand Chef (*Benadjwyra ratx*) était subdivisée en de nombreuses sous-unités ayant chacune un chef. L'organisation des habitations des femmes et de leurs chefferies était établie en parallèle à celles des hommes (Posey, 1979, 1985).

Bien que Pyka-tô-ti fût habité en permanence, des groupes entiers de la population se déplaçaient pour des expéditions qui duraient de plusieurs semaines à plusieurs mois. Ces groupes rentraient au village avec des prisonniers, des plumes d'oiseaux de grande valeur, des objets de culte et autres butins, ainsi qu'une importante provision de viande permettant d'organiser les fêtes cérémonielles avec lesquelles ces expéditions se concluaient – et qui permettaient souvent d'en lancer des nouvelles. La population du village pouvait s'accroître temporairement de façon considérable au cours de ces périodes cérémonielles mettant à profit les structures du village faites de trois grands cercles concentriques[1].

Mais par la suite le Grand Village commença à éclater, les maladies (*kane*), la sorcellerie (*udjy*) et la crainte des esprits (*karon*) des habitants décédés de causes inconnues entraînant la frayeur de toute la population. D'ailleurs l'abandon d'une habitation où plusieurs personnes sont mortes est une pratique courante chez les Kayapó ; et le site d'un village peut être abandonné après une épidémie ayant fait des victimes dans de nombreuses maisons.

Certains Indiens retournaient périodiquement sur le site du Grand Village pour entretenir leurs anciennes plantations. Ils se réunissaient aussi avec des parents ou des membres des petits groupes dispersés afin d'accomplir les rites annuels et les cérémonies de baptême. Par la suite (aux alentours de 1919), le site de Pyka-tô-ti fut totalement abandonné, une hostilité grandissante se manifestant entre les différents groupes. Ainsi, lorsque les missionnaires et la FUNAI (la Fondation Nationale pour les Indiens) entrèrent en contact, en 1936, avec les Kayapó Gorotire, Pyka-tô-ti n'était plus qu'une histoire ancienne dont ne il ne restait que les fragments désintégrés d'un groupe Kayapó qui fut autrefois organisé d'une façon très sophistiquée.

Mais avec la dispersion des petits groupes Kayapó, s'opéra également la dissémination des connaissances sur les espèces utiles et sur la façon de gérer l'environnement. Les parcelles agricoles avaient été gérées autour d'implantations permanentes comme Pyka-tô-ti, mais les petits groupes nomades dépendaient davantage d'autres formes de gestion, comme par exemple les plantations dérobées, le long des pistes forestières. Le système de pénétra-

(1) En 1978, lorsque j'ai visité le site de Pyka-tô-ti, seuls les contours du village circulaire étaient encore visibles. La structure externe avait un diamètre de 1 050 m. La population devait atteindre 3 500 à 5 000 habitants et peut-être même davantage (*cf.* Posey, 1979).

tion des forêts par ces pistes pédestres fut très développé dans toute l'aire Kayapó et les bordures de ces pistes furent utilisées pour planter, transplanter et répandre les espèces semi-domestiquées qui procuraient des aliments, des médicaments, des matériaux de construction, ainsi que celles dont on pouvait extraire de nombreuses substances comme les colorants ou les produits servant à écarter les insectes. Les plantations en forêt étaient établies soit sur des abattis, soit en utilisant l'espace des clairières naturelles (*ba-kreti*) dans lesquelles les graines, les tubercules ou les boutures des plantes utiles étaient introduites. Cette forme de culture ne requiert que très peu d'entretien après sa mise en route.

Des provisions de guerre étaient mises en réserve sous la forme de plantations dissimulées (*krai-kam-puru*), incluant les plantes à tubercules les plus résistantes, cachées dans les collines boisées près des pistes, des villages et des campements (Posey, 1983, 1985). Ces plantations dissimulées ne servaient pas seulement à l'approvisionnement en cas d'urgence ; elles pourraient aussi être considérées comme une sorte de banque de gènes servant à conserver et à retrouver les souches des espèces utiles.

Cette stratégie consistant à mettre en réserve des îlots de ressources comprend également le type *Apêtê* du campo-cerrado (Anderson et Posey, 1985, 1989a, b; Posey et Gottsberger, en préparation), constitué par des buttes dispersées en savane, dans lesquelles les matériaux cultivés ont été introduits. Ces buttes enrichies en espèces utiles forment des petites réserves dispersées utiles à la survie des Hommes et des espèces animales.

L'ensemble des plantations le long des pistes forestières, des plantations dissimulées formant les réserves de guerre et des *Apêtê* constitue le système traditionnel de « plantations itinérantes » Kayapó (Posey, 1983, 1985). Ce système permettait d'approvisionner les guerriers au cours de leurs longues expéditions mais était également utile, lors des déplacements des groupes familiaux vers de lointains villages, pour trouver de la nourriture au cours du trajet. Il donnait aux Kayapó la flexibilité nécessaire pour subsister lorsque les plantations étaient abandonnées ou rendues momentanément inaccessibles par la présence d'un ennemi, après quoi le groupe pouvait rapidement reprendre son exploitation horticole du milieu. Cependant, tant que les expéditions guerrières opposèrent des groupes, la vie agricole resta précaire. Les plantations (*puru*) furent probablement plus ou moins développées selon les périodes de guerre ou de paix. De nos jours, avec la cessation des hostilités guerrières, il ne reste du système traditionnel de « plantations itinérantes » que les descriptions que peuvent encore en faire les plus vieux membres des communautés villageoises. En revanche d'autres systèmes agricoles se sont développés dans tous les villages Kayapó.

Les conséquences biologiques et écologiques

La dissémination des groupes Kayapó a entraîné la dissémination des espèces semi-domestiquées et domestiquées incluses dans leur système d'exploitation traditionnelle (on trouvera les listes de ces espèces dans Posey, 1984 ; Anderson et Posey, 1985, 1989a, b ; Posey et Gottsberger, en préparation ; Gottsberger et Posey, en préparation). Il est tout à fait vraisemblable qu'au fur et à mesure que l'aire de répartition des groupes Kayapó augmentait, un plus grand nombre d'espèces et de variétés ait été utilisé, chaque rencontre avec de nouvelles espèces occasionnant de nouvelles expériences. De nombreuses variétés utilisées plus particulièrement par les membres de différents lignages ont été dispersées lorsque ces groupes se séparaient.

L'un de mes informateurs, Kwyra-ka, m'a fait part de ses expériences lorsqu'il participait, en tant que jeune guerrier, aux expéditions entre les fleuves Araguaia et Tapajos. Il mentionne l'usage d'un panier spécial utilisé par les hommes les plus âgés pour transporter des graines, des tubercules et des boutures, afin de les planter soit le long des pistes parcourues soit auprès de son village d'origine. Le transport de ces semences de plantes utiles était l'une des tâches les plus importantes à réaliser au cours des expéditions.

Ainsi, avons nous trouvé, près du village de Gorotire, concentrées sur l'espace d'une dizaine d'hectares dont on a étudié les *Apêtê*, toutes les espèces utiles existant en Amazonie sur une aire géographique dont l'extension équivaut à celle de l'Europe de l'Ouest (Anderson et Posey, 1985, 1989). Au cours des dernières années, le Chef Pombo (Tut) se déplaçait dans les anciennes plantations et parmi les *Apêtê* de Gorotire, afin de collecter les boutures à introduire dans le nouveau village construit en aval du fleuve. La création d'un nouveau village entraîne toujours le transport d'un stock de semences et de boutures en provenance du site de l'ancienne implantation. Et parmi les dons les plus fréquemment échangés entre les Kayapó de différents villages, les plantes utiles figurent en bonne place.

La connaissance des informateurs Kayapó concernant les emplacement précis où l'on peut collecter les noix du Brésil ou trouver des concentrations importantes des palmiers *babaçu*, *açaï* et *bacaba* fait référence aux localisations des anciens villages et campements. La plantation de ces arbres fait partie des rites et traditions et la présence de ces espèces, généralement faciles à identifier, constitue la marque des sites fréquentés par les humains. En 1988, par exemple, au cours du tournage d'un film sur les plantes utilisées comme médicaments (*Jungle pharmacy*, par Herbert Giradet), nous nous déplacions en compagnie du chaman Beptopup qui n'eut aucune difficulté à repérer les sites abandonnés depuis plus de 50 ans, près de Conceição do Araguia, d'après les espèces encore présentes sur ces sites.

Lorsque les sites de campements périodiquement utilisés sont transformés en villages permanents, la zone forestière où se trouvaient les plantations se transforme peu à peu en anciens terrains de culture (*ibê*). Ces anciens terrains cultivés sont des éléments importants du système de gestion Kayapó, parce qu'ils sont couverts de plantes semi-domestiquées et qu'ils attirent, par leur végétation basse arbustive, une faune particulière. Les *ibê* sont souvent confondus avec des zones de végétation naturelle car seul un œil bien entraîné est capable de les en discerner. Il est d'ailleurs très probable qu'une grande partie de la forêt amazonienne, considérée comme « naturelle », ait été modifiée au cours des temps, par l'action des populations amériendiennes (Posey, 1985; Balée, 1989a, 1989b). On cherche actuellement à repérer, sur les images obtenues par satellite, les forêts secondarisées et les anciens terrains cultivés ; mais trop peu de données ont été publiées dans ce domaine.

Implications de ces données pour les systèmes de gestion du futur

Depuis de nombreuses années, des voix se sont élevées pour prévenir du danger grandissant d'une destruction des traditions culturelles uniques qui serait une perte irrémédiable pour l'humanité. À propos de la région amazonienne, Goodland et Irwin (1975 : 65) ont insisté sur le fait que « les scientifiques qui font l'inventaire du contenu de notre monde doivent battre de vitesse les phénomènes d'oubli et d'extinction. Les sociétés amérindiennes sont les seules qui détiennent les connaissances et les traditions permettant de subsister en forêt amazonienne. Les Amérindiens, non seulement savent apprécier à sa juste valeur tout ce qui existe dans ces forêts, mais ils savent aussi comprendre, mieux que les scientifiques, les interrelations de nature écologiques qui lient entre elles les différentes parties de l'écosystème amazonien. Ils ont une perception particulière de ces relations entre espèces que les biologistes commencent seulement à découvrir ».

Les connaissances traditionnelles concernant l'usage médicinal de certaines plantes, des insecticides naturels ou des extraits permettant de repousser les insectes, des produits naturels permettant la régulation des naissances, des plantes comestibles, du comportement des espèces animales, des cycles climatiques, des propriétés des sols et des systèmes de gestion des forêts et des savanes, sont autant de données originales pouvant contribuer aux essais et au développement de nouvelles stratégies permettant une gestion à long terme du milieu sur des bases humainement et socialement respectables. Toutefois McNeil et McNeil (1989 : 35) ont montré que « cette connaissance des populations forestières a parfois été obtenue au cours d'échanges que l'on peut qualifier d'injustes et inégaux. Du point de vue de l'éthique et de la justice,

nous devrions avoir des obligations envers les sociétés tribales pour compenser cet apport de connaissances de grande valeur que nous devrions reconnaître comme une propriété intellectuelle».

Malgré cela, les populations autochtones et leurs systèmes de connaissance sont menacés par une destruction imminente. D'après une estimation de Ribeiro (1977), 85 groupes d'Indiens brésiliens disparurent à jamais au cours de la première moitié du XXe siècle. Les estimations les moins pessimistes impliquent la disparition d'un groupe amérindien, en moyenne, chaque année, dans le bassin amazonien. Aucune estimation actuelle ne permet de cerner précisément ces extinctions culturelles à l'échelle mondiale.

Dans de nombreux cas, les sociétés indigènes disparaissent plus rapidement dans les régions qui constituaient leur habitat traditionnel. Le changement est si rapide que les jeunes de beaucoup d'ethnies n'apprennent plus les méthodes de gestion grâce auxquelles leurs ancêtres sont parvenus à maintenir l'équilibre écologique des régions les plus fragiles (Clay, 1988 : 4). Il s'agit là d'une tragédie globale au cours de laquelle l'humanité perd, chaque fois qu'un groupe disparaît, toute l'expérience accumulée au cours des millénaires qui lui ont permis de s'adapter au milieu (Posey, 1983 : 891).

Il ne conviendrait pas cependant de conclure trop hativement à la disparition prochaine de tous les groupes ethniques, ainsi que Clay (1988 : 72-73) le fait remarquer. Car les groupes autochtones qui ont acquis une indépendance économique et politique, avec des droits reconnus sur leur patrimoine foncier, sont aussi ceux dont les populations ont les plus forts taux de croissance observés dans le Monde.

À propos des droits sur la propriété intellectuelle

Les hommes d'affaires et les capitaines d'industrie ont découvert depuis longtemps que la connaissance indigène a une valeur monétaire. Dans les premières formes du colonialisme, les produits (que l'on nomme au Brésil *drogas de sertão*), collectés selon les principes de l'extractivisme, firent la fortune des colonies. Plus récemment, les industries pharmaceutiques sont devenues les principaux exploitants des connaissances des populations natives dans le domaine de la médecine traditionnelle. Les insecticides et les extraits de plantes permettant d'écarter les insectes (*repellents*), ainsi que le matériel génétique de ces végétaux obtenus grâce aux populations autochtones, sont des richesses potentielles équivalentes aux autres produits déjà connus.

Les recherches sur ces substances naturelles n'en sont encore qu'à leurs débuts mais la prospective permet d'évaluer qu'elles constitueront des marchés d'une valeur globalement supérieure à celle de tous les produits alimentaires et pharmaceutiques actuellement vendus. Le seul marché international

des semences correspond à 15 milliards de dollars par an, basé principalement sur la vente de matériel issu de variétés sélectionnées, en fait « sélectionnées et améliorées par les soins des cultivateurs du Tiers Monde, pendant des siècles et parfois des millénaires » (Hurtado, 1989 : 95). De la même façon, les parfums naturels, les colorants, les cosmétiques issus de plantes naturelles ou semi-domestiquées sont en train de devenir des éléments des marchés internationaux (Lewington, 1989).

L'intérêt croissant pour les aliments « naturels », les médicaments et les produits cosmétiques correspond à des marchés en pleine expansion et au développement des recherches sur les systèmes de connaissance traditionnels. Il est grand temps que les droits à la propriété intellectuelle des peuples indigènes soient garantis et que l'usage de leurs connaissances soit assorti d'une juste compensation. On ne peut plus compter uniquement sur la « bonne volonté » des entreprises et des institutions qui « font le bien » de ces peuples. Si rien n'est entrepris rapidement dans ce domaine, le fait de puiser dans la réserve des connaissances indigènes sera l'ultime et dernière forme de l'exploitation néo-coloniale.

Depuis quelques années, l'implication des communautés locales indigènes dans la conservation des ressources correspond à une demande globale, de même que leur participation aux recherches et aux applications des technologies traditionnelles, à condition que les bénéfices en soient équitablement partagés. Ceci est clairement exprimé dans l'article 1 de la Convention sur la Biodiversité portant sur « *la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses composantes et le partage équitable des bénéfices qui résultent de l'usage des ressources génétiques, aussi bien par leur mise à disposition que par le transfert des technologies appropriées, en assurant le financement des droits sur ces ressources et sur ces technologies* ».

Dans ce texte, il y a donc une référence explicite au partage équitable ; et il faut bien noter que le terme « technologies appropriées » peut aussi bien désigner les « technologies traditionnelles indigènes » [Article 18(4)] que celles basées sur les connaissances, innovations et pratiques des communautés indigènes et locales, qui, dans leur mode de vie traditionnel contribuent à la conservation et à l'utilisation – sans dommage à long terme – des ressources naturelles.

Ce texte signifie donc que les technologies indigènes doivent bénéficier du même statut que les autres formes de technologie. Il implique également la reconnaissance et la protection des droits de propriété intellectuelle relatifs au savoir traditionnel et aux innovation technologiques. De plus, dans l'esprit de la Convention sur la Biodiversité, les populations indigènes doivent pouvoir bénéficier de toutes ces technologies et des ressources génétiques.

Les communautés indigènes locales ont répondu à cette déclaration, en organisant une réunion qui précédait le Sommet Mondial de Rio, afin de définir leur agenda et leurs stratégies de conservation et de gestion durable de la biodiversité. La déclaration qui a suivi cette rencontre, connue sous le nom de « Kari-Oka », constitue l'un des documents internationaux les plus importants produits par les peuples à traditions indigènes. Elle stipule notamment que les civilisations qui ont contribué aux connaissances de l'humanité doivent bénéficier de leurs droits de propriété intellectuelle, selon une des clauses qui puisse les favoriser, ces clauses devant tenir compte de leurs droits sur « les ressources génétiques, les banques de gènes, les biotechnologies et les connaissances relatives aux progammes sur la biodiversité » (Clause 102).

Les populations tribales indigènes des forêts tropicales, dans leur Charte de 1992, ont bien précisé que « Étant donnée la grande valeur que nous attribuons aux connaissances traditionnelles et à nos biotechnologies qui contituent un facteur de progrès pour l'humanité, y compris pour les pays dits « développés », nous exigeons des garanties pour la reconnaissance des droits de propriété intellectuelle et le contrôle de l'usage et la manipulation de ces connaissances ».

Plus récemment, à Santa Cruz (Bolivie), en Septembre 1994, au cours de la réunion sur les droits de propriété intellectuelle et la biodiversité, une déclaration très critique fut adoptée contre le système dominant actuel. Elle stipule notamment que les populations indigènes peuvent s'opposer aux dépôts des brevets et autres systèmes qui réservent à d'autres l'usage exclusif des ressources qui leur appartiennent. Dans ce domaine, les populations locales doivent établir leur propre système pour protéger l'accès à leurs ressources et à leurs connaissances.

Le concept de « droits relatifs aux ressources traditionnelles » (ou TRR pour *Traditional Resource Rights*, Posey, 1994b) qui émerge actuellement, met l'accent sur la nécessité de protéger les populations locales des forêts tropicales contre l'usage abusif de toutes leurs ressources (aussi bien leurs ressources matérielles, plantes et autres, que les connaissances qui leurs sont associées) et de leur apporter des compensations. Un certain nombre de conventions internationales couvre déjà une partie de ces exigences. Mais le nouveau concept implique de repenser les notions de population indigène et de « propriété ». Car pour ces populations, une propriété dont la valeur doit être protégée a également des implications dans le domaine du spirituel et ne pourrait pas, de ce point de vue, être l'apanage des humains. Un nouveau concept, englobant l'ensemble des conventions internationales et leurs implications, constitue une plate-forme de base pour la mise au point des systèmes locaux de protection des peuples indigènes et de leurs ressources.

Conclusion

La densité des populations qui étaient présentes dans Nouveau Monde a été sous-estimée dans une très large mesure, en raison d'une mauvaise appréciation de l'impact des maladies venues d'Europe. Les estimations concernant l'époque des « premiers contacts », qui devraient refléter l'état des sociétés indiennes avant toute influence européenne, ne tiennent pas compte de la dissémination des agents pathogènes qui ont précédé les contacts directs, par les échanges commerciaux et la circulation des objets et denrées. Dans les régions Kayapó les plus septentrionales, les marchandises européennes et les épidémies qu'elles ont apportées, arrivèrent plusieurs décades (si ce n'est des siècles) avant que les missionnaires effectuent leurs premières observations. Le rapide déclin de la population provoqué par les épidémies entraîna le chaos dans la société Kayapó, avec la désintégration des structures politiques et l'abandon des règles sociales et de leur cérémoniel quand les détenteurs du savoir disparurent avant d'avoir pu en transmettre les éléments. L'ancien village de Pyka-tô-ti se fragmenta progressivement en plusieurs groupes qui s'opposaient, ce qui a entraîné une dépendance plus grande vis à vis des plantes alimentaires « semi-domestiquées », ressources dont l'importance avaient échappé aux observateurs européens, parce qu'elles n'entrent pas dans les catégories habituelles relatives aux chasseurs-cueilleurs aux les agriculteurs de forêt. Il en résulte que les données actuelles concernant le régime alimentaire des population indigènes n'apportent pas une vision globale du système. Car de vastes régions du Bassin Amazonien, considérées comme « naturelles », ont une composition floristique qui résulte vraisemblablement de la présence initiale et de l'impact des population aborigènes. Les parcelles à vocation agricole n'ont été de nouveau ouvertes que lorsque une paix relative le permettait ; et ceci a permis de diminuer la dépendance vis à vis des espèces comestibles « semi-domestiquées » et des systèmes d'agriculture itinérante mieux adaptés aux temps de guerre.

La disparition rapide des peuples indigènes et des écosystèmes qu'ils ont, grâce à une connaissance spécialisée, modifiés et préservés pendant des milliers d'années, nécessite une réorientation de la politique mondiale et de ses priorités. La « découverte » récente, par le monde de affaires, de médicaments et de colorants naturels ou d'insecticides extraits de plantes, a montré l'intérêt économique que présentent les végétaux semi-domestiqués, dont l'usage peut être appris des peuples indigènes vivant encore en Amazonie. Cet intérêt renouvelé que l'on porte aux ressources et au savoir traditionnel de ces populations a déterminé chez elles une prise de conscience de leurs valeurs sur le marché mondial. Il va sans dire que cela implique autant d'espoirs de conservation que de risques de destruction des communautés locales et de la biodiversité.

La Convention sur la Diversité Biologique a stimulé la « prospection de la biodiversité », ce qui pourrait amener, en l'absence de mesures adaptées, à une exploitation des ressources traditionnelles sans aucun bénéfice pour les populations qui les ont transmises. Les divers mécanismes de régulation de cette Convention doivent donc être mis en pratique en développant le concept de « droits relatifs aux ressources traditionnelles » dans les communautés indigènes, afin de leur assurer une indispensable protection.

Ainsi, les pratiques traditionnelles des indiens Kayapó du Brésil, qui ont transformé la répartition des espèces utiles semi-domestiquées dans le Bassin de l'Amazone, pourraient-elles aboutir à de nouvelles sources de développement économique, soulignant aussi, par ce processus, l'importance des connaissances traditionnelles dans l'élaboration de la politique mondiale.

References

Alcorn, J.B. (1981). Huastec noncrop resource management : implications for prehistoric rain forest management. *Human Ecology*, 9, 395–417

Alcorn, J.B. (1989). Process as resource : the traditional agricultural ideology of Bora and Huastec resource management and its implication for research. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 63–77.

Anderson, A.B. et Posey, D.A. (1985). Manejo de cerrado pelos Indios Kayapó. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Botânica*, 2 , 77–98.

Anderson, A.B. et Posey, D.A. (1989). In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 159–173

Balée, W.L. (1989a). Cultura na vegetação da Amazônia. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, 95–10 (Coleção Eduardo Galvão)

Balée, W.L. (1989b). The culture of Amazonian forests. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 1–21

Balée, W.L. et Gély, A. (1989). Managed forest succession in Amazonia : the Ka'apor case. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 129–148

Baleé, W.L. (1994). *Footprints of the Forest* (New York : Columbia Press)

Barbira-Scazzocchio, F. (1981). *Land, People and Planning in Contempory Amazonia* (Cambridge : Cambridge University Press)

Clay, J.W. (1988). *Indigenous Peoples and Tropical Forests : Models of Land Use and Management from Latin America* (Cambridge, Mass. : Cultural Survival)

Coudreau, H. (1897). *Voyage au Tocantins-Araguaya* (Paris : Lamure)

DeFoliart, G. (1990). Insects as food in indigenous populations. In Posey, D.A. et Overal, W.L. (eds) *Ethnobiology : Implications and Applications, Proceedings of the First International Congress of Ethnobiology* (Belém : Museu Paraense Emilio Goeldi/CNPq)

Denevan, W. (1976). *The Native Population of the Americas in 1492* (Madison : University of Wisconsin Press)

Dobyns, H.F. (1966). Estimating Aboriginal American population. *Current Anthropology*, 7, 395–406

Elisabetsky, E. et Posey, D.A. (1989). Use of contraceptive and related plants by the Kayapó Indians (Brazil). *Journal of Ethnopharmacology*, **26**, 299–316

Goodland, R.J. et Irwin, H.S. (1975). *Amazon Jungle : Green Hell or Desert ?* (Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Co.).

Hecht, S.B. et Posey, D.A. (1989). Preliminary results on soil management techniques of the Kayapó Indians. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 174–188

Hemming, J. (1978). *Red Gold : The Conquest of the Brazilian Indians* (Cambridge, Mass. : Harvard University Press)

Hurtado, M.E. (1989). Seeds of discontent. *South*, **15**, 95–96

Irvine, D. (1989). Succession management and resource distribution in an Amazonian rain forest. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 223–237

Lathrap, D. (1968). Aboriginal occupation and changes in river channel on the Central Ucayali, Peru. *American Antiquity*, **33**, 62–79

Lewington, A. (1989). *Plants for People* (London : Natural History Museum Publications)

McNeil, R.J. et McNeil, M.J. (1989). Ownership of traditional information : moral and legal obligations to compensate for taking. *Northeast Indian Quarterly*, **Fall**, 30–35

McNeill, W.H. (1976). *Plagues and Peoples* (Garden City : Anchor Books)

Meggers, B. (1971). *Amazonia : Men and Culture in a Counterfeit Paradise* (Chicago : Aldine Press)

Morán, E.F. (1979). *Human Adaptability : An Introduction to Ecological Anthropology* (North Scilerate : Duxbury Press)

Morán, E.F. (1981). *Developing the Amazon* (Bloomington : Indiana Press)

Morán, E.F. (1996). Utilisation des connaissances des populations indigènes dans la gestion des ressources des divers écosystèmes amazoniens. *Chapitre 75 du présent ouvrage*, pp. 1193–1208

Murphy, I.I. (1990). *Indigenous Knowledge Transmission in an Oral Society : A Study of Indigenous Education among the Kayapó Amerindians of Central Brazil.* Dissertation Overview, Graduate Faculty in School of Education (Pittsburg : University of Pittsburgh)

Posey, D.A. (1979). Pyka-tô-ti : Kayapó mostra sua aldeia de origem. *Revista de Atualide Indigena*, **3**, 50–57

Posey, D.A. (1982). The journey of a Kayapó Shaman. *Journal of Latin American Indian Literatures*, **6**, 13–19

Posey, D.A. (1983). Indigenous knowledge and development : an ideological bridge

to the future? *Ciência e Cultura* (July), 35, 877–894

Posey, D.A. (1984). Os Kayapó e a Natureza. *Ciência Hoje* (SBPC, São Paulo), 12, 36–41

Posey, D.A. (1985). Indigenous management of tropical forest ecosystems : the case of the Kayapó Indians of the Brazilian Amazon. *Agroforestry Systems*, 3, 139–158

Posey, D.A. (1987). Contact before Contact : typology of post-Colombian interaction with Northern Kayapó of the Amazon Basin. *Boletim de Museu Paraense Emilio Goeldi, Serie Antropologica*, 3, 135–154

Posey, D.A. (1989a). The Kayapó : on trial for speaking out. *Index on Censorship*, 18, 16–20

Posey, D.A. (1989b). From warclubs to words. *Nacla*, 23, 13–19

Posey, D.A. (1994a). International agreements and intellectual property right protection for indigenous peoples. In Greaves, T. (ed.), *Intellectual Property Rights for Indigenous Peoples : A Sourcebook*(Oklahoma City : Society for Applied Anthropology), 223-251

Posey, D.A. (1994b). Traditional Resource Rights (TRR) : de facto self-determination for indigenous peoples. In van der Vlist, L. (ed.), *Voices of the Earth : Indigenous Peoples, New Partners and the Right to Self-Determination* (Amsterdam : The Netherlands Centre for Indigenous Peoples)

Posey, D.A. et Gottsberger, G. (en preparation). *Initial Observations on Creation and Management of Forest Islands (Apêtê) in Campo-Cerrado by the Gorotire Kayapó, Para State, Brazil*

Posey, D.A., Dutfield, G., Laird, S. et Plenderleith, K. (sous presse). *Beyond Intellectual Property Rights : Protection, Compensation and Community Empowerment* (Gland et Ottawa : World Wide Fund for Nature International and International Development Research Centre)

Posey, D., assisté de Argumedo, A., da Costa e Silva, E., Dutfield, G., et Plenderleith, K. (sous presse). *Indigenous Peoples, Traditional Technologies and Equitable Sharing : International Instruments for the Protection of Community Intellectual Property and Traditional Resource Rights* (Gland : International Union for the Consevation of Nature)

Ramos-Elorduy, J. (1990). Edible insects : barbarism or solution to the hunger problem. In Posey, D.A. et Overal, W.L. (eds), *Ethnobiology : Implications and Applications, Proceedings of the First International Congress of Ethnobiology* (Belém : Museu Paraense Emilio Goeldi/CNPq)

Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale *Chapitre 21 du présent ouvrage*, pp. 371–382

Ribeiro, D. (1977). *Os Indios e a Civilização* (Petrópolis : Editora Vozes)

Roosevelt, A. (1980). *Parmana : Prehistoric Maize and Manioc Subsistence along the Amazon and Orinoco* (New-York : Academic Press)

Roosevelt, A. (1989). Resource management in Amazonia before the Conquest : beyond ethnographic projection. In Posey, D.A. and Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 30–62

Roosevelt, A. (1994). *Amazonian Indians: From Prehistory to the Present - Anthropological Perspectives* (Tucson : University of Arizona Press)

Salick, J. (1989). Ecological basis of Amuesha agriculture, Peruvian Upper Amazon. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia: Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 189–212

Smith, N.J.H. (1980). Anthrosols and human carrying capacity in Amazonia. *Science*, **70**, 553–558

Smole, W. (1989). Yanoama horticulture in the Parima Highlands of Venezuela and Brazil. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds) *Resource Management in Amazonia: Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7, 189–212

Sweet, D.G. (1974). *A Rich Realm of Nature Destroyed: The Middle Amazon Valley, 1640-1750*. PhD Dissertation, University of Wisconsin, Madison

COMPOSITION BIOCHIMIQUE DES FRUITS ET PERCEPTION GUSTATIVE : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales

Claude Marcel HLADIK

Introduction

Les espèces végétales et animales, qui constituent actuellement les écosystèmes forestiers tropicaux et procurent des ressources alimentaires essentielles à de nombreuses populations, sont le produit d'une longue évolution au cours de laquelle les interactions entre espèces ont pu jouer un rôle déterminant. À l'Ère Tertiaire, lorsque les plaques continentales se séparaient progressivement – l'Eurasie et l'Afrique dérivant au large des Amériques – les espèces en présence différaient des formes actuelles, non seulement du point de vue morphologique, comme nous le constatons en observant leurs restes fossilisés, mais également, selon toute vraisemblance, dans leur composition biochimique qui détermine le goût des parties comestibles.

La composition biochimique des fruits des forêts tropicales, qui dépend des contextes environnementaux successifs où les interactions entre espèces animales et végétales se sont produites, est présentée dans ce chapitre en fonction des observations que nous avons réalisées, notamment dans les forêts tropicales humides d'Afrique centrale. Dans cette mise en perspective, la perception gustative tient une place essentielle pour expliquer les interactions passées et actuelles en fonction des réponses de tous les Primates (incluant les populations humaines) aux sucres solubles et aux acides. Il est indispensable de connaître cette base biologique initiale pour prendre toute la mesure des variations du comportement alimentaire, amplement modulées, chez l'Homme, par l'impact des facteurs socioculturels (voir la cinquième partie du présent ouvrage).

De la même façon, l'histoire de l'évolution des forêts tropicales permet d'appréhender l'importance des fruits en tant que ressources alimentaires pour les populations humaines (en particulier en Amazonie : Clement, 1996 ;

chapitre 12 du présent ouvrage), ainsi que leur rôle indirect d'aliment des espèces animales qui, à leur tour, constituent des sources d'aliments protéiques. On trouvera des développements sur ce dernier point dans les chapitres 23 et 66 (Redford, 1996 ; Feer, 1996), tandis que Dove (1996, chapitre 10) donne une vision intégrée de cette utilisation des espèces frugivores par les populations humaines.

Les sucres et les acides des fruits, résultat de la coévolution des phanérogames et des espèces animales

La grande majorité des fruits de phanérogames, s'ils ne sont pas disséminés par le vent ou au fil de l'eau des rivières, sont caractérisés par une couleur attractive et la présence d'une pulpe sucrée renfermant, en proportions variables, du saccharose, du fructose et du glucose. Ces sucres simples sont parmi les premiers produits de la photosynthèse ; cependant, dans la plupart des organes de la plante, ils sont rapidement transformés pour aboutir aux longues chaînes moléculaires de la cellulose et de la lignine. La présence des sucres dans les fruits, avec éventuellement d'autres produits nutritifs (lipides et protéines) et un taux d'acides relativement bas, correspond à des processus secondaires qui résultent de la pression de sélection que les animaux frugivores ont exercé en choisissant les espèces les plus nutritives, contribuant ainsi à la dissémination de leurs diaspores.

L'origine des plantes à fruits pulpeux et nutritifs a été présentée par Corner (1964 : 223) dans une reconstitution étonnante de ce que pouvaient être, vers la fin de l'Ère Secondaire, les espèces en présence et leurs interactions. « Lorsque les pigeons sauvages viennent, dès l'aube, consommer les arilles des fruits de Myristicaceae, le naturaliste assiste à la scène finale de l'évolution de cette famille de plantes. S'il se représentait le passé, lorsque les ancêtres communs des Myristicaceae et des Annonaceae avaient encore une forme pachycaule, il pourrait voir les oiseaux ayant précédé les pigeons, peut-être un *Archaeopteryx*, venant en consommer les fruits au petit matin d'une journée de l'Ère Mésozoïque. Il pourrait aussi rêver, à propos de l'origine des fruits de durian, des ancêtres des singes et des premières espèces d'écureuils, de civettes, d'ours et de chauve-souris, se précipitant avidement sur les plantes basses pachycaules dont dérive le durian, l'arbre à pain, les palmiers et les bananiers, dans une forêt primitive formée des premières phanérogames ».

L'action des disséminateurs de graines sur les plantes dont ils consomment les fruits avait été étudiée par de nombreux naturalistes depuis Darwin (par exemple : Ridley, 1930 ; Müller, 1934). Mais Corner a insisté davantage sur le concept de mutualisme, qui rend la coévolution possible grâce aux avantages qu'en obtiennent les différentes espèces en présence. C'est après la

parution des textes de Corner que de nombreux auteurs se sont référés à la « théorie du Durian », cette espèce (*Durio zibethinus*) constituant un modèle avec de très gros fruits dont les graines doivent nécessairement être avalées par des consommateurs pour être disséminées avec efficacité. Cependant, pour Corner, la théorie du durian s'appliquait essentiellement aux plantes tropicales qui colonisent les espaces ouverts et qui nécessitent donc un transport actif de leurs graines ; car il considérait les arbres et les lianes de pleine forêt comme des espèces dont les graines tombent et germent sur place (*op. cit.* : 219).

En fait, toutes les études de terrain – initialement basées sur ces théories – ont démontré que les phénomènes de coévolution entre les plantes et les animaux se produisent au sein même de la forêt dense. C'est là qu'ils peuvent avoir leur origine car ils dépendent d'une grande biodiversité – qu'ils contribuent aussi à entretenir. Les oiseaux frugivores ont été étudiés dans cette optique coévolutive (nous n'aborderons pas ici les études sur les relations plantes-insectes et les nombreux travaux publiés sur la pollinisation et les défenses de nature biochimique). Snow (1966) a émis l'hypothèse que les oiseaux frugivores pouvaient favoriser l'émergence d'espèces avec des fructifications synchronisées sur une période limitée de l'année : en étudiant la fructification de 18 espèces néotropicales du genre *Miconia*, cet auteur a montré que plusieurs espèces d'oiseaux assuraient leur alimentation grâce à la succession de leur mise à fruit tout au long de l'année. Cet état présent des successions de productions de fruits résulterait d'un ajustement des cycles des différentes espèces qui ont avantage à ce que les oiseaux disséminent leurs graines. Un tel phénomène, impliquant de nombreuses espèces en interaction avec un environnement producteur de fruits (Herrera, 1986) est actuellement nommé « coévolution diffuse ».

Tous les Primates, depuis les Lémuriens jusqu'aux Anthropoïdes, ont également joué un rôle dans ces phénomènes de coévolution et ne cessent de contribuer à la diversification des espèces forestières, un peu comme des « jardiniers de la forêt » que l'action des populations humaines n'a fait qu'amplifier. En favorisant les types de plantes qui portent les meilleurs fruits et en diffusant leurs graines, les gènes les plus « intéressants » sont peu à peu sélectionnés (sélection massale). Pour préciser cette action des Primates, nous avons repris l'hypothèse que la régénération des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique ne pouvait pas être complètement assurée en l'absence des singes, après avoir vérifié que le transit intestinal des graines influençait plutôt favorablement leur germination (Hladik et Hladik, 1967). En calculant les flux de dissémination des graines des arbres et des lianes, en fonction des quantités consommées par les singes, on aboutit, pour la plupart des espè-

ces, à plus de 100 000 graines par hectare et par an, dispersés sur des distances de plusieurs kilomètres (Hladik et Hladik, 1969). À cette contribution des Primates au maintien des populations d'arbres et de lianes, s'ajoute celle des oiseaux frugivores, des chauve-souris et autres mammifères. Ensemble, ils entretiennent une continuelle « pluie de graines », étudiée en Guyane par Charles-Dominique (1986), qui maintien la diversité des espèces prêtes à germer dans la couche superficielle du sol.

Les gènes des plantes dont les fruits sont les plus gros et les plus sucrés sont ainsi favorisés par les choix des Primates dont les seuils de perception gustative des sucres se situent bien en-deçà des concentrations des pulpes des fruits (Simmen et Hladik, 1993). Une démonstration de cette pression de sélection, comme dans le cas des autres mécanismes de l'évolution, ne peut reposer que sur des preuves indirectes ; mais elles sont nombreuses et concordantes. L'analyse des pulpes des fruits utilisés par les Primates néotropicaux (C.M. Hladik *et al.*, 1971) a montré que les espèces dont la teneur en sucres simples – bien perçus par les Primates – est la plus élevée sont également les plus fréquemment consommées, compte tenu de leur abondance dans le milieu. Par exemple, le singe capucin, *Cebus capucinus*, par son comportement investigateur, testant au passage de nombreux fruits ou arrachant des morceaux d'autres parties des plantes, fait un choix en fonction des goûts sucrés les plus prononcés. Il en résulte une dissémination des graines d'autant plus efficace que les teneurs en sucre des fruits sont élevées. Les plantules issues des graines ainsi disséminées par les vertébrés de la forêt dense (A. Hladik et Miquel, 1990), permettent le renouvellement des populations d'arbres et de lianes.

Les teneurs en sucres des fruits des espèces de forêt dense sont donc particulièrement élevées – souvent autant que celle des fruit des variétés cultivées qu'une sélection d'abord empirique, puis basée sur des connaissances génétique a permis d'augmenter. L'importance de ce teneurs en sucre est mise en évidence pour quelques espèces de la forêt du Gabon (Tableau 8.1) où le suivi à long terme à la station de recherche de Makokou a permis de définir la dynamique et le tempérament de croissance des espèces forestières (A. Hladik et Mitja, 1996) qui dépendent de disséminateurs de graines particulièrement efficaces comme le chimpanzé (C.M. Hladik, 1973). On remarque, parmi les Anacardiaceae (la famille du manguier, chez laquelle le sucre, dans le fruit des variétés cultivées, atteint 20 % du poids frais ; Anon., 1967), les fortes teneurs en sucre d'un « raisin de brousse », du genre *Trychoscypha* et du fruit d'*Antrocaryon klaineanum*, ces deux espèces, collectées en forêt, faisant l'objet d'un commerce local. Parmi les Burseraceae, les deux espèces du genre *Santiria* (notées respectivement *I* et *II* – en cours de révision systéma-

Tableau 8.1 | Composition des fruits de quelques espèces de la forêt du Gabon, présentées dans l'ordre décroissant des teneurs en sucres. L'utilisation de deux techniques a permis de calculer, par rapport au poids de matière sèche, soit le total des glucides hydrolysables, soit le total des sucres simples solubles dans la pulpe (entre parenthèses).

Espèces (référence d'herbier - *FAMILLE*)	Teneur en eau (%)	Pourcentage de la matière sèche			
		% Glucides hydrolysables[1] (dont sucres simples[3])		% Fraction soluble[2] (dont sucres simples[3])	
Santiria sp. *I (AH 1424 - BURSERACEAE)*	87			76	(74)
Hemandradenia mannii (CONNARACEAE)	81			87	(54)
Salacia pierrei (HIPPOCRATEACEAE)	84			83	(52)
Santiria sp. *II (AH 2469 - BURSERACEAE)*	88			87	(49)
Dacryodes klaineana (BURSERACEAE)	90			88	(47)
Cissus dinklagei (VITACEAE)	85			80	(43)
Trichoscypha sp. *(AH 1946 - ANACARDIACEAE)*	86			85	(43)
Sarcophrynium schweinfurthianum (MARANTACEAE)	62	62			
Dialium sp. *(AH 2732 - CAESALPINIACEAE)*	35	55			
Gambeya beguei (SAPOTACEAE)	58			52	(46)
Irvingia gabonensis (IRVINGIACEAE)	89	52			
Pancovia pedicellaris (SAPINDACEAE)	83	50	(45)		
Antrocaryon klaineanum (ANACARDIACEAE)	81	45	(40)		
Pachypodanthium barteri (ANNONACEAE)	92			47	(28)
Detarium macrocarpum (CAESALPINIACEAE)	69	55	(37)		
Hugonia spicata (LINACEAE)	73	47	(33)		
Swartzia fistuloides (CAESALPINIACEAE)	37	47	(25)		
Nauclea diderrichii (RUBIACEAE)	77	47			
Duboscia macrocarpa (TILIACAE)	68	45			
Vitex fosteri (VERBENACEAE)	85	43	(32)		
Polyalthia suaveolens (ANNONACEAE)	67	41	(33)		
Uapaca paludosa (EUPHORBIACEAE)	50	33	(31)		
Staudtia gabonensis (MYRISTICACEAE)	65	33	(26)		
Parinari excelsa (CHRYSOBALANACEAE)	79	27	(16)		
Gambeya lacourtiana (SAPOTACEAE)	71	21	(13)		
Uapaca heudelotii (EUPHORBIACEAE)	84	20	(4)		
Anonidium mannii (ANNONACEAE)	85	20	(4)		

(1) Le pourcentage total de glucides hydrolysables est calculé à partir des échantillons secs. Après broyage, on leur fait subir une hydrolyse acide (*cf.* Hladik *et al.*, 1971). Cette hydrolyse limitée est comparable à celle qui se produit dans l'estomac de la plupart des vertébrés. Le pourcentage des sucres réducteurs trouvé après cette opération représente donc la fraction assimilable des glucides et permet de calculer la valeur nutritionnelle.

(2) Pour déterminer la teneur en produits solubles, une partie de l'échantillon frais a été précipitée dans de l'alcool bouillant.

(3) Les sucres à petites molécules (ceux qui sont détectés par les organes de la gustation) sont recherchés dans la solution alcoolique et rapportés au poids sec de l'échantillon.

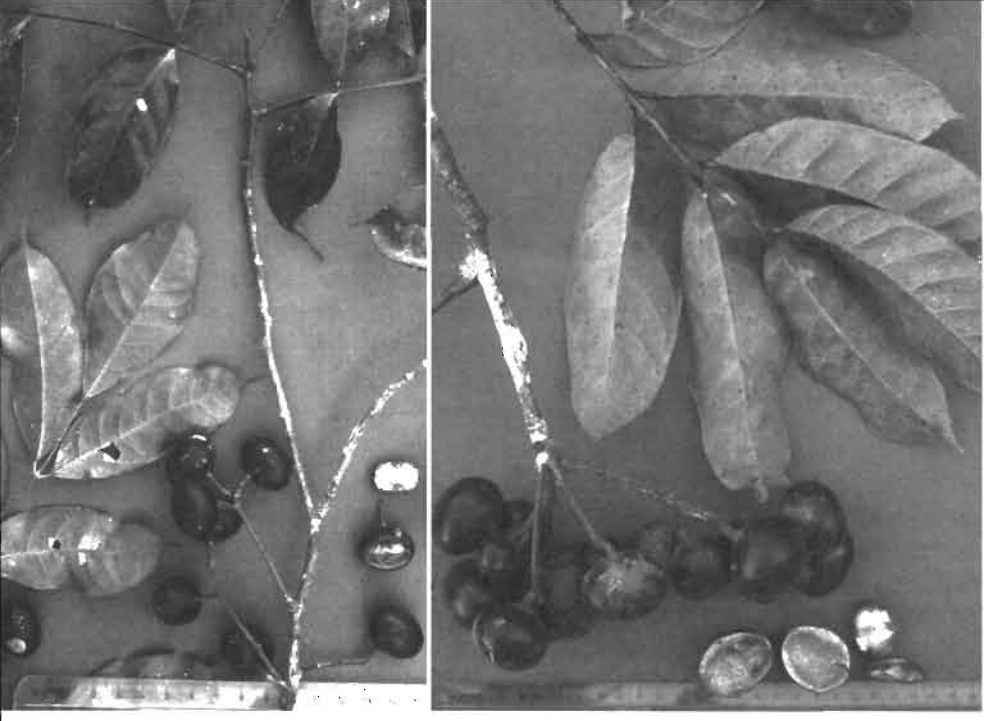


Figure 8.1
Deux espèces voisines du genre *Santiria* (échantillons A.H. 1424 et A.H. 2469 de l'Herbier du Muéum National d'Histoire Naturelle de Paris). Ces espèces jumelles, que l'on suppose en cours de différenciation évolutive, sont notées respectivement *sp. I* et *sp. II*. Elles diffèrent sensiblement par la taille et par la composition biochimique de leurs fruits (photos C.M. et A. Hladik).

tique par Onana, en préparation) peuvent être considérées comme des « espèces jumelles », très voisine d'un point de vue morphologique (Figure 8.1), mais se différenciant, notamment par la grosseur et par la composition biochimique de leurs fruits. On peut interpréter leur présence dans une même forêt tropicale par une différenciation de deux populations d'arbres, en cours d'évolution et encore imparfaite (A. Hladik et Hallé, 1979) ; on assiste ainsi, quasiment « en direct », à des transformations qui s'opèrent par la pression de sélection des animaux consommateurs de fruits. La pulpe des fruits de la première espèce (*Santiria* sp. *I* ; à gauche sur la figure), dont la teneur en sucre atteint les 3/4 du poids sec, est une véritable confiture !

Il est également intéressant d'observer, dans une même perspective de coévolution, la teneur des autres composants de la pulpe des fruits, en particulier celle des acides organiques dont une trop forte concentration peu donner un goût répulsif. Au goût acide s'ajoute alors une sensation de brûlure, comme dans le cas du piment fort, ces stimulations étant transmises par le nerf trijumeau et non par les nerfs propres de la gustation. En fait, la teneur en acide des fruits décroît au cours de la maturation (Ulrich, 1970) et le contenu de la pulpe se situe généralement autour de 1 à 2 % du poids frais (Ciqual-Cneva, 1993). L'acidité est alors relativement faible ; et la saveur lé-

gèrement acide, jointe à celle des sucres, communique à la pulpe des fruits un goût plaisant pour l'Homme et visiblement attractif pour les autres Primates, le mélange des saveurs changeant alors la connotation hédonique qui s'ajoute à la perception. Par conséquent la décroissance en acide qui accompagne le processus de maturation et d'enrichissement en sucre favorise la consommation et la dissémination des semences.

De la même façon, les lipides contenus dans la pulpe des fruits de certaines espèces favorisent leur utilisation par les frugivores. Ainsi, parmi les Burceraceae du genre *Dacryodes*, une espèce, *D. klaineana,* produit des fruits très sucrés tandis que deux autres espèces des forêts d'Afrique centrale, *D. buttneri* et *D. edulis* (appelés tous deux safou ou « prune », selon les régions) ont des fruits à forte teneur en lipides. Pour ces deux dernières formes qui ne figurent pas, en raison des faibles teneurs, dans la liste des espèces à fruits sucrés du Tableau 8.1, on explique la tendance évolutive par la plus grande valeur énergétique des lipides qui permet la réalisation d'un fruit de taille relativement faible, procurant néanmoins une récompense suffisante au consommateur qui assure la dissémination de la graine (voir nos commentaires à propos des petits fruits à fort apport énergétique, chapitre 2 du présent ouvrage). D'autres espèces qui se trouvent en bas de liste (Tableau 8.1) ont des teneurs en sucres relativement faibles ; mais la pulpe de leur fruit peut renfermer des substances nutritives qui contribuent à l'équilibre du régime alimentaires des consommateurs. C'est le cas d'*Anonidium manni,* espèce cauliflore dont on comprend que les énormes fruits, pesant environ 5 kg, se développent directement sur le tronc. La pulpe de ces fruits contient 12 % de protéines (par rapport au poids sec), une teneur exceptionnelle que l'on ne trouve généralement que dans les graines. Elle constitue donc pour les Primates (dont les humains) un apport nutritionnel relativement équilibré.

Un seul fruit d'*Anonidium* procure un petit repas collectif à un groupe de Pygmées qui le consomment pendant la pause, au cours d'une chasse au filet. Les Chasseurs Ngbaka de la République Centrafricaine reviendront plutôt au village en transportant le fruit, de façon à pouvoir en consommer la pulpe en y ajoutant un peu de sucre. Cela tendrait à prouver que sa composition pourrait encore évoluer pour favoriser la dissémination des graines.

Ces fruits de grande dimension, comme le durian dans la théorie de Corner, renferment de grosses graines que seuls les vertébrés de grande taille peuvent ingérer ou disséminer en transportant l'ensemble pour le consommer dans un lieu calme. Dans tous ces cas, les mécanismes de coévolution apportent des avantages à chacune des espèces concernées et tendent vers la constitution d'ensembles de populations et d'espèces végétales et animales que Leigh et Rowell (1995) ont pu qualifier d'harmonieux.

Les autres produits de l'évolution des fruits en fonction de la perception gustative des consommateurs : mimétisme biochimique

Les équilibres entre espèces échappent parfois à cette harmonie où chacune des population bénéficie de la présence des autres. Pour les différentes espèces de plantes qui entrent en compétition afin d'obtenir des vertébrés frugivores une dissémination efficace de leurs semences, l'offre consiste à procurer suffisamment d'énergie – sous forme d'aliments – aux consommateurs. Compte tenu des différentes guildes d'animaux frugivores qui, par exemple dans la forêt du Gabon, consomment des fruits aux teneurs très différentes en fructose, glucose et saccharose (Gautier-Hion, 1990), la tendance à long terme de l'écosystème va vers une diversification des formes (qui affecte également les cycles de production) ainsi que vers un augmentation des teneurs en sucres dans les fruits.

Mais cette tendance qui nécessite des plantes un investissement en énergie de plus en plus important pour permettre la dissémination des graines, peut être contournée par un mécanisme évolutif que nous avons décrit sous le nom de « mimétisme biochimique » (Hladik et Hladik, 1988). Ce mécanisme serait assez comparable à celui du mimétisme Batésien qui, chez des espèces animales sujettes à la prédation, permet de bénéficier d'une protection parfois très efficace. Par exemple, si un papillon ressemble à une guêpe (le modèle), il sera évité, plutôt que consommé, par les oiseaux; et les gènes de toute forme mutante qui ressemble au modèle seront sélectionnés par la plus grande fréquence de disparition des autres formes, à condition que l'espèce modèle reste présente en nombre suffisant dans l'environnement.

Le meilleur modèle qu'une plante puisse mimer afin de faire disséminer ses graines à moindre coût énergétique, est celui du fruit que les consommateurs perçoivent comme sucré. S'il apparaît une forme mutante dont les fruits renferment un produit qui, sur les récepteurs gustatifs des primates de la forêt, provoque une sensation proche du goût sucré, cette forme végétale sera favorisée par une bonne dissémination de ses semences. La cible intermédiaire de ce mimétisme biochimique est, en fait, la cellule des bourgeons du goût de la langue des consommateurs. La perception des produits sucrés est variable en intensité selon les espèces de Primates non-humains (Simmen, 1992); et si des nuances existent aussi chez l'Homme dans la perception des différents sucres (Faurion, 1987), dans tous les cas elle entraîne une réaction positive. Le Magnen (1963) a présenté cette préférence associée au goût des sucres comme une adaptation des vertébrés à découvrir et à utiliser les aliments ayant un bon apport énergétique. Mais il existe d'autres substances de nature chimique très différente des sucres, comme la saccharine et l'aspartame, auxquelles répondent le système gustatif des primates (Van der Wel *et al.*, 1989).

Figure 8.2
À l'intérieur de la coque fibreuse du fruit de *Pentadiplandra brazzeana*, les graines réniformes sont incluses dans une pulpe au goût extrêmement sucré. Ce goût est dû à la présence d'une protéine stimulant les chémorecepteurs des Primates de l'Ancien Monde – incluant l'Homme (photo C.M. Hladik).

Les produits que nous qualifions de mimétiques des sucres ont été découverts chez plusieurs espèces des forêts tropicales d'Afrique. Par exemple les petites baies rouges d'une Menispermaceae, *Dioscoreophyllum cumminsii*, bien que ne contenant pratiquement pas de sucre, ont une saveur, qui, pour l'Homme, semble extrêmement sucrée. Ce goût est dû à la présence d'une protéine, la monelline, qui à concentration molaire égale, a un pouvoir sucrant 100.000 fois supérieur à celui du saccharose. Il est bien perçu par les Primates des forêts africaines qui consomment les solutions de monelline préférentiellement à de l'eau pure (Glaser *et al.*, 1978). Pour la plante, l'investissement en énergie est donc de beaucoup inférieur à celui qu'aurait nécessité la croissance de fruits assez riches en sucre pour provoquer une sensation équivalente chez les consommateurs. Chez une autre plante de la famille des Marantaceae, *Thaumatococcus daniellii*, l'arille du fruit jaune présente également une saveur très sucrée, due à la présence de la thaumatine, une autre protéine mimétique des sucres.

Ce mimétisme biochimique est donc apparu dans différentes familles de végétaux. Cela se confirme par la mise en évidence chez une Pentadiplandraceae des forêts tropicales d'Afrique, *Pentadiplandra brazzeana* (figure 8.2), d'un nouvelle substance dont nous avons contribué, avec Annette Hladik, à faire découvrir les propriétés (Van der Wel *et al.*, 1989). Il s'agit encore d'une

protéine dont la nature exacte a pu être déterminée (Ming et Hellekant, 1994). Cette molécule est suffisamment stable aux fortes températures pour intéresser les industriels de l'agroalimentaire à la recherche de nouveaux édulcorants.

En fait, certains de ces produits des forêts tropicales étaient déjà connus localement et utilisés pour sucrer la nourriture (FAO, 1990a). Au Cameroun et en République Centrafricaine, les enfants Pygmées Baka et Aka connaissent bien les petites baies de *Diocoreophyllum cumminsii* dont il raffolent, en dépit d'un arrière-goût persistant que d'aucuns pourraient trouver déplaisant. Le fruit de *Pentadiplandra brazzeana* est connu au Gabon ; il est localement nommé « l'oubli », parce qu'on raconte que les enfants sont si friands de la pulpe rouge qui entoure les graines qu'il en oublieraient leur mère en la consommant.

Les chimistes se sont intéressés à ce type de produits très sucrés (Langley-Danysz, 1987) en raison de leur utilisation possible dans les régimes « basse calorie ». L'attention des physiologistes a aussi été attirée par les possibilités d'investigation dans le domaine de la perception gustative (Hellekant *et al.*, 1981) parce que des molécules très différentes des sucres interviennent dans les premieres phases de la transduction ; cela pourrait permettre de comprendre les mécanismes de liaison sur la cellule des bourgeons du goût. Mais ce sont précisément ces mécanismes de liaison qui permettent de comprendre comment le mimétisme a pu aboutir aux formes actuelles de fruits contenant des « faux sucres ».

En effet, si le goût extrêmement sucré que l'Homme perçoit lorsqu'il consomme les fruits mimétiques semble être perçu de façon très semblable par tous les singes de l'Ancien Monde (singes d'Afrique et Anthropoïdes), en revanche, les singes du Nouveau Mondes (Sajous et Ouistitis) ne font pas la différence entre une solution de ces « faux sucres » et de l'eau (Hellekant *et al.*, 1981). La différence entre les Primates d'Afrique et ceux du continent américain est d'ordre phylogénétique ; et l'on a d'abord vu un reflet de l'évolution du sytème de gustation dans ces perceptions particulières à chaque Sous-Ordre des Primates. En fait, cette différenciation remonte nécessairement au début de l'Ère Tertiaire, au moment où les plaques continentales se séparaient, l'Eurasie et l'Afrique s'éloignant des Amériques. C'est au cours de cette période que les phanérogames productrices de fruits sucrés se sont diversifiées. Sur chacune des plaques continentales se trouvaient des Primates dont les protéines (celles des cellules du goût, notamment) ont évolué séparément, comme tous les autres caractères, morphologiques ou biochimiques, de ces singes.

Les phénomènes de mimétisme biochimique – qui ont affecté quelques espèces parmi les plantes produisant des fruits pulpeux – se sont produits sur

la plaque constituant actuellement l'Ancien Monde, puisque c'est en Afrique que l'on trouve toutes les espèces avec des fruits contenant des « faux sucres ». La cible intermédiaire de ce mimétisme était nécessairement le recepteur gustatif des singes Catarrhiniens (Sous-Ordre incluant les Anthropoïdes et l'Homme). Dans la mesure où les cellules du goût des singes du Nouveau Monde ne correspondent pas au modèle vis à vis duquel les plantes à faux sucres ont évolué, il n'est pas surprenant que ces singes ne perçoivent pas le goût de la thaumatine ou de la monelline.

Les phénomènes de mimétisme ont en général une cible précise, le « modèle », qui doit rester présent dans l'environnement afin que l'efficacité de la forme mimétique se maintienne. Concernant les fruits sucrés (et la façon dont ils sont perçus par les consommateurs), on ne peut envisager l'apparition des « faux sucres » que comme une coévolution diffuse, au milieu de nombreuses espèces de phanérogames produisant des fruits sucrés, et avec l'intervention possible d'autres vertébrés que les Primates. Toutefois ces derniers sont les plus efficaces pour consommer les fruits de taille moyenne dont ils repèrent les couleurs vives (rouge ou jaune), un caratère qui a évolué en parallèle avec le goût sucré. La plante mimétique, dont les fruits ne contribuent pas à l'alimentation des Primates (puisque la valeur énergétique des faux sucres est pratiquement nulle), échappe au système habituel de coévolution en « trompant le consommateur ». Mais ce système particulier ne peut se maintenir que grâce à la présence du très grand nombre d'espèces qui, dans les forêts tropicales, ont évolué vers des fruits dont la pulpe contient de larges quantités de sucres « vrais ».

Dans les forêts tropicales d'Amérique où les mêmes pressions de sélection ont entraîné l'apparition de nombreuses espèces de phanérogames à fruits sucrés, avec des convergences remarquables, il semblerait assez probable que le mimétisme biochimique ait également pu se manifester. Nous avons proposé cette hypothèse (Hladik et Hladik, 1988), en faisant remarquer que les substances qui sembleraient extrêmement sucrées pour les singes du Nouveau Monde pourraient n'avoir aucune saveur pour les Primates de l'Ancien Monde (incluant l'Homme), en raison des différences dans les organes du goût – différences qui expliquent que les faux sucres des plantes africaines soient insipides pour les singes d'Amérique. C'est pourquoi nous avons proposé de nommer « » ces produits encore hypothétiques et difficiles à mettre en évidence par le seul goût que nous percevons.

Le système gustatif de l'Homme s'est différencié comme celui des autres Primates de l'Ancien Monde, les caractéristiques gustatives de chaque espèce ayant été partiellement modelées par un environnement (Simmen et Hladik, 1993) qu'elles ont également contribué à faire évoluer.

Perception des sucres et des acides par les populations forestières

Dans quelle mesure la perception gustative des populations humaines peut-elle également varier ? Au cours des enquêtes sur l'alimentation des populations du Cameroun (voir Koppert *et al.*, 1996 ; chapitre 28 du présent ouvrage), nous avons déterminé les seuils de perception pour différentes substances pures solubles à l'eau, incluant des sucres, des acides organiques, du chlorure de sodium, ainsi que des subtances amères type quinine et thiourée. Ces substances ont été présentées dans un ordre aléatoire, mais en partant toujours des solutions les plus diluées, ce protocole standardisé permettant de comparer l'acuité gustative de différentes populations à l'aide d'un test statistique (Hladik, 1996). Le même protocole a été appliqué sur d'autres terrains, notamment au Zaïre, par H. Pagezy, ainsi qu'en République Centrafricaine (Hladik *et al.*, 1986).

Les résultats concernant la perception de différents sucres simples (figure 8.3) sont exprimés par les pourcentages des sujets de différentes populations capables de reconnaître le goût sucré aux concentrations définies en millimoles par litre (mM). Des différences significatives ($p < 0,05$ avec le test χ^2), concernant la perception du saccharose et du glucose, ont été mises en évidence entre les populations forestières et celles des milieux plus ouverts (savanes et milieux sub-sahéliens), ces dernières ayant une meilleure acuité gustative (seuil de perception plus bas).

Ces résultats montrent d'abord que le pouvoir sucrant de différents produits ne peut être calculé qu'au sein d'une population déterminée. Par exemple, une solution de saccharose de concentration standard (= 1) est comparable à une solution de glucose de concentration 0,70 et à une solution de fructose de concentration 1,20 (Le Magnen, 1995) ; mais ces valeurs – déterminées d'après les réponses de sujets européens ou nord-américains – ne pourraient pas s'appliquer aux populations d'Afrique, puisque les courbes de réponses de différentes populations sont plus ou moins décalées selon les produits testés (figure 8.3). En fait, comme l'a montré Faurion (1987), les différents sucres engendrent, sur le nerf gustatif, un signal sensiblement différent d'un individu à l'autre. Ces variations individuelles de la réponse gustative correspondent, statistiquement, aux différences significatives entre les populations.

Il apparaît ainsi que les populations vivant hors du mileu forestier tropical ont une meilleure acuité gustative vis à vis de certains sucres. Nous avons proposé une hypothèse relative à la composition des fruits des divers milieux, pour expliquer ce décalage du seuil de perception (Hladik *et al.*, 1986). Les plantes à fruits pulpeux sucrés sont particulièrement abondantes dans les forêts tropicales où la diversité spécifique et la présence des animaux frugivores ont provoqué une pression de sélection assez intense pour aboutir à l'émer-

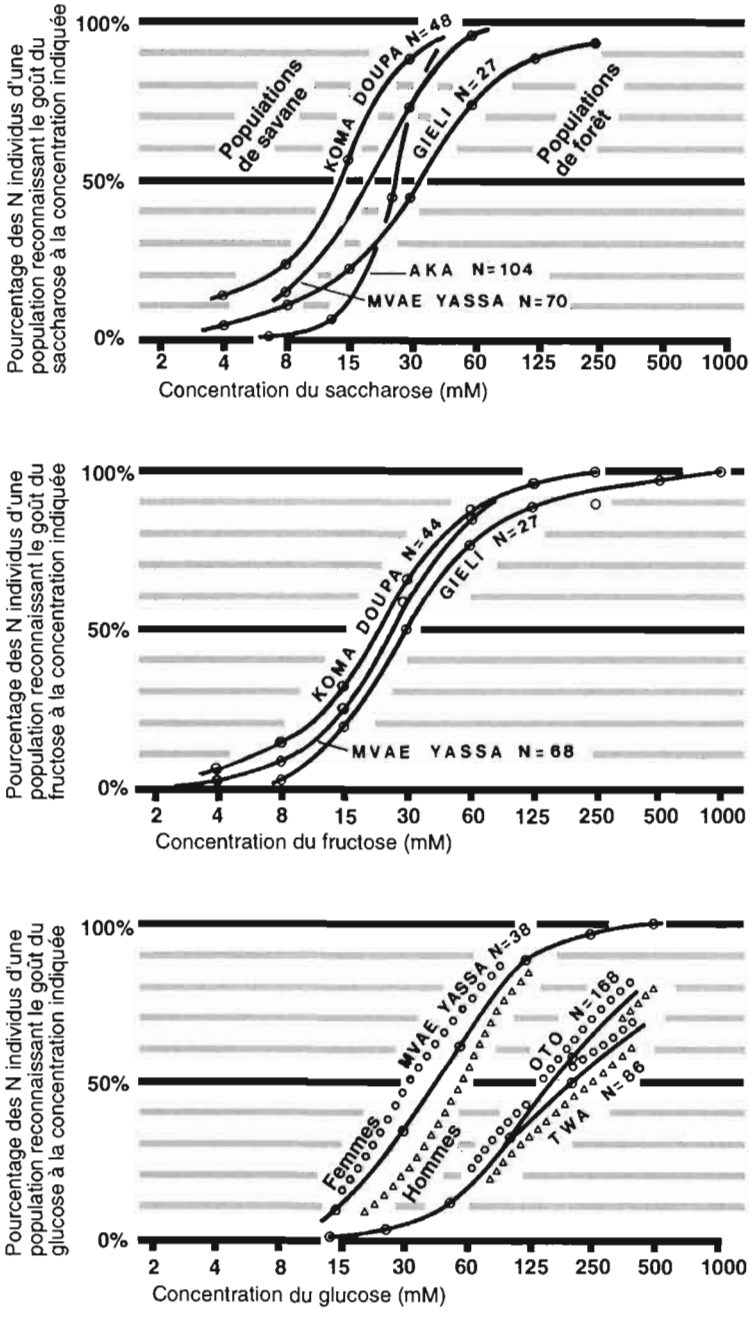


Figure 8.3
Seuil de perception des sucres simples par des populations forestières et non forestières (source : Hladik *et al.*, 1986).

gence d'un phénomène aussi surprenant que le « mimétisme biochimique ». Dans ce milieu où de nombreuses espèces portent des fruits aux pulpes extrêmement riches en « sucres vrais », il n'y aurait que très peu d'avantages, pour les populations forestières, à avoir une meilleure perception des sucres. En effet, les concentrations dans les pulpes de la plupart des fruits sont 10 à 50 fois plus élevées que le seuil médian de perception des populations Pygmées. Au contraire, pour les populations des savanes et des milieux sub-sahéliens où les pressions de sélection n'ont pas permis un tel foisonnement d'arbres producteurs de fruits riches en sucres, une meilleure perception permet de de consommer un plus grand nombre des espèces présentes dans l'environnement et d'augmenter ainsi les apports énergétiques (Simmen *et al.*, 1994).

Les acides organiques accompagnent presque toujours les sucres et autres produits nutritifs dans la pulpe des fruits. Leur concentration peut être extrêmement élevée, par exemple dans la pulpe du citron où l'acide citrique constitue 4,5 % du poids sec (c'est à dire environ 40 % du poids total frais) et le pH peut être inférieur à 2. À de telles concentrations, les acides sont perçus comme des produits répulsifs, provoquant une irritation des muqueuses de la bouche. Cette forte irritation est transmise à la fois par les nerfs propres de la gustation et par le nerf trijumeau (Bryant *et al.*, 1994), comme d'autres sensations plus ou moins douloureuses provoquées par des brûlures ou par le piment fort. On comprend la valeur adaptative d'une telle réaction négative évitant la dangereuse baisse du pH du milieu interne qui pourrait faire suite à une ingestion d'acide en trop forte quantité. Les seuils de discrimination de l'acide citrique de quelques populations d'Afrique (figure 8.4, en haut) illustrent cette forme d'adaptation.

Cependant, la maturation des fruits s'accompagne d'une baisse des teneurs en acides, en même temps que d'un enrichissement en sucres (Ulrich, 1970). Lorsque l'acidité est modérée, le mélange des sucres et des acides est perçu avec une connotation d'autant plus agréable que l'augmentation des teneurs en sucres tend à masquer le goût acide. Ainsi nous avons considéré la faible teneur en acides des fruits mûrs comme une adaptation des espèces végétales : elle augmente l'efficacité de la dissémination des semences en améliorant la palatabilité des fruits pour les consommateurs.

Les seuils de perception de l'acide oxalique présentés sur la figure 8.4 (en bas) montrent une grande variabilité entre les populations de forêt et celles de savane. Le seuil médian varie de 1 à 20 mM (0,01 % à 0,25 %), les populations Pygmées du Zaïre, avec le seuil de perception le plus élevé, ayant une sensibilité pour ce produit nettement plus faible que les Koma et les Doupa habitant les savanes du Nord-Cameroun. Les différences, légères mais significatives, observées entre la population masculine et féminine lorsque le seuil

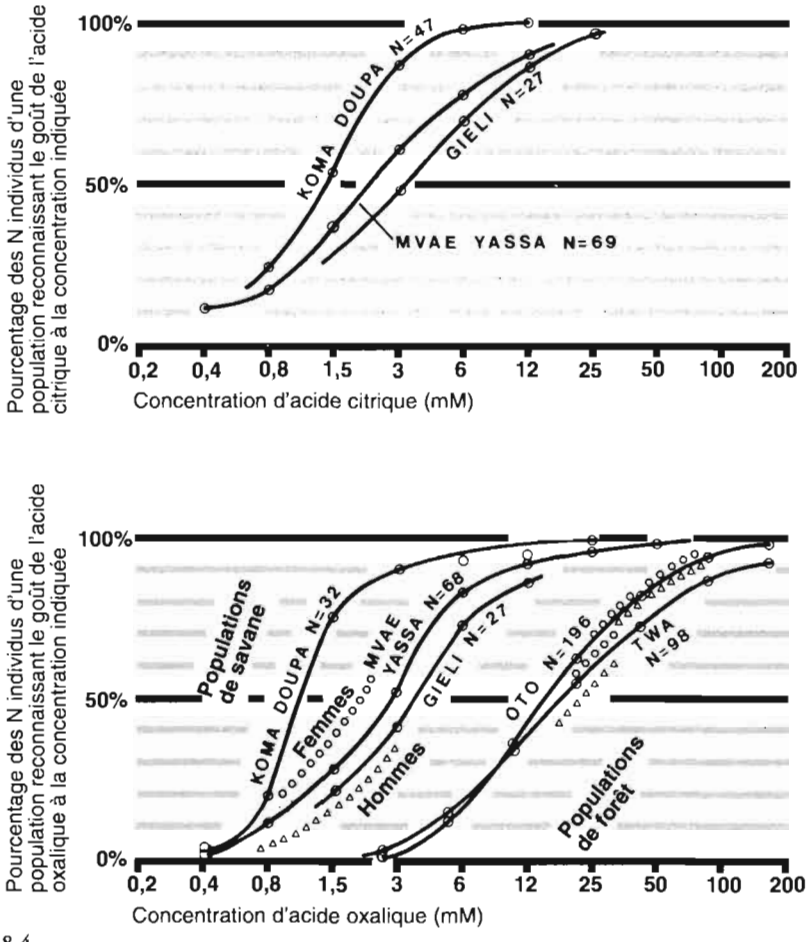


Figure 8.4
Seuil de perception de l'acide citrique et de l'acide oxalique par des populations forestières et non forestières (source : Hladik *et al.*, 1986).

médian de la population est bas, pourraient éventuellement s'expliquer par l'entraînement des femmes à goûter les produits alimentaires lors de la préparation des repas. Ces différences entre hommes et femmes ont été observées pour d'autre substances testées, notamment le glucose (figure 8.3). Les différences entre les populations sont beaucoup plus marquées et toujours significatives ($p < 0{,}001$), aussi bien dans le cas des sucres que dans celui de l'acide oxalique. Elles pourraient correspondre à des adaptations à l'environnement ; toutefois on ne dispose pas de suffisamment de données à propos de cet acide qui se trouve davantage dans les feuillages (les feuilles d'oseille, par exemple) que dans les fruits.

L'acide ascorbique (Vitamine C) est souvent présent, en proportions très variables, dans les pulpes des fruits (FAO, 1990b). Tout en constituant un élément essentiel du régime alimentaire des frugivores, la Vitamine C, comme les autres acides, contribue à donner à la pulpe des fruits un goût perçu comme agréable par les consommateurs. Dans la pulpe d'un fruit indigène de Porto Rico, l'acerola (*Malpighia punicifolia*), sa teneur atteint 2,3 g pour 100 g de matière fraîche comestible, ce qui représente le quart du poids de la matière sèche de ce fruit. Il est rare que d'autres espèces présentent des teneurs aussi remarquables ; mais un régime alimentaire à base de fruits variés constitue une garantie contre toute carence en Vitamine C (voir Pingle, 1996, chapitre 70 du présent ouvrage, à propos du manguier).

Discussion : la diversification des perceptions et des choix alimentaires

Les origines de l'Homme en tant que Primate – dont l'adaptation à la vie arboricole a persisté chez certains Australopithèques datés de 3,5 millions d'années (Clarke et Tobias, 1995) – confèrent à l'histoire de l'évolution des fruits des phanérogames un grand intérêt pour comprendre les bases de son comportement alimentaire. La morphologie du tractus digestif des Anthropoïdes reflète cette adaptation ancestrale (Hladik et Chivers, 1994) et explique les possibilités de digestion limitées de l'amidon cru, de certaines pulpes et des produits riches en cellulose. Ces bases biologiques de l'alimentation, incluant la perception gustative (Simmen, 1994), constituent un cadre incontournable dans lequel s'expriment les choix extrêmement diversifiés des populations humaines présentées et discutées dans la cinquième partie du présent ouvrage.

Les différences de perception gustative entre populations forestières et non forestières ne semblent cependant pas avoir de répercussions très importantes sur les choix alimentaires. Par exemple les populations Pygmées de Centrafrique, du Cameroun ou du Zaïre, bien qu'elles aient une moins bonne acuité gustative que les populations vivant en dehors de la zone forestière en ce qui concerne la reconnaissance des sucres, n'en ont pas moins des traditions culturelles qui reflètent la grande valorisation des produits sucrés et plus particulièrement du miel. Le complexe culturel relatif à la récolte du miel sauvage que Bahuchet (1996) décrit dans le chapitre 5 du présent ouvrage entraîne des perceptions et des émotions qui confère un immense prestige à l'homme qui va récolter la ruche sauvage au sommet d'un arbre. Le contexte symbolique qui relie la pénétration de la ruche à l'acte sexuel nous éloigne considérablement de la simple perception gustative des produits sucrés (Hladik et Bahuchet, 1994).

Les différences de sensibilité gustative observées entre les hommes et les femmes de plusieurs populations – dont j'ai présenté quelques exemples à propos des sucres et des acides – doivent également être comprises en fonction du contexte biologique et de l'environnement socioculturel, sans qu'il soit toujours possible de bien délimiter le rôle respectif du biologique et du culturel dans l'élaboration des réponses gustatives. Les différences beaucoup plus marquées entre les composantes (féminine et masculine) de la population Inuit que nous avons observées à propos de la perception du sel (Robbe et Hladik, 1994) sont également le reflet d'une adaptation biologique à long terme dans un contexte culturel spécifique – contexte qui amène les femmes à acquérir un entraînement à la détection du chlorure de sodium lorsqu'elles collectent la glace d'eau douce au contact de l'eau de mer pour l'utiliser pour la boisson et la cuisine. La pression de sélection des différent milieux et la composition biochimique des aliments disponibles constituent dans tous ces cas les éléments de base qui ont façonné notre perception.

En fait, les différentes formes de réponses adaptatives s'élaborent sur des périodes dont les ordres de grandeur diffèrent considérablement. Des millions d'années sont nécessaires pour la diversification des espèces végétales et animales qui constituent notre milieu et en fonction desquelles les organes gustatifs évoluent. En revanche, il n'est plus question que de milliers d'années pour les adaptations de la sensibilité gustative, dans la mesure où la répartition des gènes peut varier au sein des populations. Quant aux bases culturelles des habitudes alimentaires, présentées et discutées dans la quatrième et la cinquième parties du présent ouvrage, elles peuvent changer sur des périodes beaucoup plus courtes ; mais en modulant la valeur hédonique des perceptions, elles ont un impact tout aussi important sur les préférences alimentaires.

Références

Anonyme (1967). *The Mango : a Handbook* (New Delhi : Indian Council of Agricultural Research)

Bahuchet, S. (1985). *Les Pygmées Aka et la forêt Centrafricaine* (Paris : SELAF)

Bryant, B.P., Moore, P.A. et O'Bannon, Y (1994). Oral trigeminal chemoreception of acid irritants: role of the epithelium, neural coding and behavioral correlates. (Communication au *XIe Congrès de l'ECRO*, Blois)

Charles-Dominique, P. (1986). Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 119–135 (Dordrecht : Dr W. Junk Publishers)

CIQUAL-CNEVA. (1993). *Table de composition des fruites exotiques. Fruits de cueillette d'Afrique* (Paris : ORSTOM/TEC et DOC Lavoisier)

Clarke, R.J. et Tobias, P.V. (1995). Strekfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science*, **269**, 521–524

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Corner, E. J. H. (1964). *The Life of Plants* (Chicago et Londres : The University of Chicago Press)

Dove, M.R. (1996). Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture. *Chapitre 10 du présent ouvrage*, pp. 203–216

FAO (1989a). *Utilisation des aliments tropicaux : sucres, épices et stimulants*. Étude FAO Alimentation et Nutrition 47/6 (Rome : FAO)

FAO (1990b). *Utilisation des aliments tropicaux : fruits et feuilles*. Étude FAO Alimentation et Nutrition 47/7 (Rome : FAO)

Faurion, A. (1987). Physiology of the sweet taste. In Otosson, D. (ed) *Progress in Sensory Physiology*, Vol. 8, pp. 129–201 (Berlin : Springer-Verlag)

Feer, F. (1996). Les potentialités de l'exploitation durable et de l'élevage du gibier en zone forestière tropicale. *Chapitre 66 du présent ouvrage*, pp. 1039–1060

Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketweiler, P., Moungazi, A., Roussilhon, C. et Thiollay, J.-M. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* (Berlin), 65, 323–337

Glaser, D., Hellekant, G., Brouwer, J.N. et van der Wel, H. (1978). The taste responses in primates to the proteins thaumatin and monellin and their phylogenetic implications. *Folia Primatologica*, 29, 56–63

Hellekant, G., Glaser, D., Brouwer, J. et van der Wel, H. (1981). Gustatory responses in three prosimian and two simian primate species (*Tupaia glis, Nycticebus coucang, Galago senegalensis, Callithrix jacchus jacchus* and *Saguinus midas niger*) to six sweeteners and miraculin and their phylogenetic implications. *Chemical Senses*, **6**, 165–173

Herrera, C.M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 5–18 (Dordrecht : Dr W. Junk Publishers)

Hladik, A. et Hallé, N. (1979). Note sur les endocarpes de quatre espèces de *Spondias* d'Amérique (Anacardiaceae). *Adansonia*, Sér. 2, **18**, 487–492

Hladik, A. et Hladik, C.M. (1969). Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, **23**, 25–117

Hladik, A. et Miquel, S. (1990). Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In Bawa, K.S. and Hadley, M. (eds) *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, pp. 261–282 (Paris/ Carnforth : UNESCO/ Parthenon Publishing Group)

Hladik, A. et Miquel, S. (1996). Seedlings, saplings and tree temperaments : potential for agroforestry in the African rain forest. In Swaine, M.D. (ed.) *The*

Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings, pp. 173–192 (Paris et Carnforth : UNESCO/ Parthenon Publishing Group)

Hladik, C.M. (1973). Alimentation et activité d'un groupe de Chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27, 343–413

Hladik, C.M. (1996). Perception des saveurs : Aspects méthodologiques de l'acquisition et de l'interprétation des données. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds) *Anthropologie Alimentaire et Développement en Afrique intertropicale : Du Biologique au Social*, pp. 99–108 (Paris : l'Harmattan)

Hladik, C.M. et Bahuchet, S. (1994). Perception and utilization of rain forest fruits and honey by the Aka Pygmies (Central African Republic). In Thierry, B., Anderson, J.R., Roeder, J.J. et Herrenschmidt, N. (eds) *Current Primatology. Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, Volume I. Ecology and Evolution, pp. 155–159 (Strasbourg : Éditions de l'Université Louis Pasteur)

Hladik, C.M. et Chivers, D.J. (1994). Foods and the digestive system. In Chivers, D.J. et Langer, P. (eds) *The digestive system in mammals: food, form and function*, pp. 65–73 (Cambridge : Cambridge University Press)

Hladik, C.M. et Hladik, A. (1967). Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt Gabonaise. *Biologia Gabonica*, 3, 43–58

Hladik, C.M. et Hladik, A. (1988). Sucres et « faux sucres » de la forêt équatoriale : évolution et perception des produits sucrés par les populations forestières d'Afrique. *Journal d'Agriculture Traditionelle et de Botanique Appliquée*, 35, 51–66

Hladik, C.M., Hladik, A., Bousset, J., Valdebouze, P., Viroben, G. et Delort-Laval, J. (1971). Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitative. *Folia Primatologica*, 16, 85–122

Hladik, C.M., Robbe, B. et Pagezy, H. (1986). Sensibilité gustative différentielle des populations Pygmées et non Pygmées de forêt dense, de Soudaniens et d'Eskimos, en rapport avec l'environnement biochimique. *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*, 303, 453–458

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Leigh, E.G. Jr. et Rowell, T.E. (1995). The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization. *Écologie*, 26, 131–158

Langley-Danysz, P. (1987). La biotechnologie des additifs alimentaires. *La Recherche*, 188, 634–642

Le Magnen, J. (1995). Gustation. In *Encyclopedia Universalis*, vol.11, pp. 83–87 (Paris : Encyclopedia Universalis)

Ming, D. et Hellekant, G. (1994). Brazzein, a new high-potency thermostable sweet protein from *Pentadiplandra brazzeana* B. *FEBS Letters*, 355, 106–108

Müller, P. (1934). Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. *Berichte der Schweiz Bot. Gesells.*, 43, 241–252

Pingle, U. (1996). L'arboriculture et son impact économique et nutritionnel : une option pour reverdir le centre de l'Inde. *Chapitre 70 du présent ouvrage*, pp. 1127–1138

Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage*, pp. 401–424

Ridley, H. N. (1930). *The Dispersal of Plants throughout the World* (Ashford, Kent : L. Reeve)

Robbe, B. et Hladik, C.M. (1988). Perception et consommation du sel dans la societé Inuit de la côte orientale de Groenland. *Journal d'Agriculture Traditionelle et de Botanique Appliquée*, 35, 67–75

Robbe, B. et Hladik, C.M. (1994). Taste responses, food choices and salt perception among the Inuit of Greenland. In : Thierry, B., Anderson, J.R., Roeder, J.J. et Herrenschmidt, N. (eds) *Current Primatology. Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, Volume I. Ecology and Evolution, pp. 151–154 (Strasbourg : Éditions de l'Université Louis Pasteur)

Simmen, B. (1992). Seuil de discrimination et réponses supraliminaires à des solutions de fructose en fonction du régime alimentaire des primates Callithrichidae. *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*, 315, 151–157

Simmen, B. et Hladik, C.M. (1993). Perception gustative et adaptation à l'environnement nutritionnel des Primates non-humains et des populations humaines. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 5 : 343-354.

Simmen, B., Hladik, C.M. et Martin, R.D. (1995). Sweet and bitter taste discrimination and energy requirements in non-human primates. *Chemical Senses*, **20**, 153.

Snow, D.W. (1966). A possible factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15, 274–281

Ulrich, R. (1970). Organic acids. In Hulme, A.C. (ed.) *The biochemistry of fruits and their products*. Volume 1, pp. 89–118 (New York : Academic Press)

Van der Wel, H., Larson, G., Hladik, A., Hladik, C.M., Hellekant, G. et Glaser, D. (1989). Isolation and characterisation of pentadin, the sweet principle of *Pentadiplandra brazzeana* Baillon. *Chemical Senses*, 14, 75–79

ÉCOLOGIE ET ÉVOLUTION DES PRODUITS SECONDAIRES DU MANIOC
et relations avec les systèmes traditionnels de culture

Doyle McKEY et Stephen BECKERMAN

Introduction

Le manioc « amer » – c'est-à-dire, les variétés cultivées de *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiacées) qui renferment des concentrations appréciables de glucosides cyanogéniques dans le cortex des racines – est sans doute la seule plante cultivée en tant qu'aliment de base qui soit très toxique. L'utilisation du manioc amer comme nourriture nécessite une technique de détoxication coûteuse en temps. Pourtant, des variétés « douces » de manioc, qui peuvent être consommées crues ou après une préparation minimale, sont connues par la plupart des sociétés dont le régime alimentaire repose sur des variétés amères. Pourquoi ces variétés amères sont-elles maintenues et, en particulier, pourquoi dominent-elles l'agriculture de tant de sociétés indigènes des régions de basse altitude en Amérique du Sud et – depuis l'ère post-colombienne – en Afrique ?

L'importance de la question ainsi posée est plus qu'académique. Des efforts considérables ont portés sur la mise au point de variétés à concentration faible, voire nulle, en glucosides cyanogéniques (Martin, 1976 ; Cooke et Coursey, 1981 ; Silvestre et Arraudeau, 1983). Cependant ces travaux ont été réalisés en l'absence d'une bonne compréhension du rôle des métabolites secondaires dans la plante. Le manioc semble tout à fait approprié, aux niveaux écologique et culturel, à l'agriculture de subsistance à faible apport énergétique et à faible risque en zone tropicale (Purseglove, 1968 ; Okezie et Kosikowski, 1982 ; Thaman et Thomas, 1985 ; Hahn et Keyser, 1985 ; Fresco,

1986). Mais est-ce que la sélection des variétés à faible concentration en cyanure risque d'augmenter la susceptibilité de cette plante aux parasites et aux animaux consommateurs ? Cette question avait déjà été posée il y a 20 ans (par exemple, Sadik et Hahn, 1973 ; Bernays *et al.*, 1977 ; Schaefers, 1977) ; mais aujourd'hui nous ne semblons pas encore nous approcher d'une réponse définitive. Comme le souligne Johns (1989), « les composés secondaires des plantes cultivées jouent un rôle essentiel dans la résistance naturelle aux ennemis, et ne peuvent pas être éliminés sans le risque d'une diminution du rendement ». Néanmoins, on continue d'essayer de réduire ou d'éliminer un composé secondaire important du manioc, sans qu'on puisse en estimer les conséquences. L'objectif de ce chapitre est d'examiner l'évolution des défenses chimiques des plantes cultivées, se basant sur l'exemple du manioc, et de souligner que la réduction de concentration de cyanure dans le manioc pourrait entraîner des coûts encore insoupçonnés.

Ce chapitre est divisé en cinq parties. Nous commençons par un rappel sur la cyanogénèse chez le manioc et discutons de la distinction entre les variétés « douces » et « amères ». Puis nous examinons le rôle de la cyanogénèse dans la résistance du manioc aux consommateurs et aux parasites, les variétés amères étant plus résistantes que les variétés douces : l'évidence est subjective, la qualité des « données » sur ce point étant tout à fait insuffisante. Des expériences soigneusement planifiées seraient indispensables pour répondre à cette question. Nous discutons ensuite des autres avantages du manioc amer et explorons les inconvénients de l'adoption de ces variétés. Dans la quatrième partie de cet exposé, nous proposons une explication pour les patrons de répartition géographique et culturelle de l'utilisation des variétés douces et amères en Amérique tropicale pré-colombienne. Enfin, la discussion porte sur l'évolution des variétés douces et amères : nous présentons l'hypothèse que la reproduction sexuée, y compris l'hybridation avec des plantes congénères sauvages, a joué un rôle (souvent négligé) dans la variation très marquée du degré de toxicité et de beaucoup d'autres caractères chez les différentes variétés du manioc. Nous pensons que le degré d'« amertume » ou de « douceur » d'une variété donnée est le résultat d'une interaction entre la sélection naturelle et la sélection artificielle. Là où le manioc est utilisé après une préparation simple (bouilli ou grillé), la sélection artificielle permet le maintien des variétés douces. Cette sélection artificielle est limitée dans les régions où le manioc subit des modes de préparation plus élaborés (initialement, peut-être, pour des raisons autres que la détoxication) qui éliminent la toxicité de la racine. La sélection naturelle, exercée par des animaux consommateurs ou des parasites réduisant le rendement des plantes les moins toxiques, couplée avec la sélection artificielle des plantes qui donnent le meilleur rendement, favorise le maintien et même l'augmentation de la toxicité.

Le cyanure du manioc : production par la plante et détoxication par les consommateurs

Cyanogénèse

Chez le manioc, la cyanogénèse a lieu quand deux glucosides cyanogéniques, la linamarine et la lotaustraline (en concentration beaucoup plus faible), sont mis en contact avec une glucosidase, la linamarase, ce qui permet de libérer l'acide cyanhydrique, HCN. Cette réaction a lieu uniquement après la destruction de la compartimentation subcellulaire par altération des tissus (de Bruijn, 1973 ; Hösel, 1981 ; Kakes, 1990). Les animaux consommateurs et les parasites peuvent alors se trouver en contact avec HCN soit sous forme gazeuse, soit en solution (acide prussique) (Bernays *et al.*, 1977).

Toutes les variétés cultivées de manioc contiennent des quantités appréciables de glucosides et de glucosidase dans les feuilles et dans l'écorce des racines (Cooke et Coursey, 1981 ; Nartey, 1981). La distinction entre variétés douces et amères se fait sur la base de la concentration des glucosides cyanogéniques dans le cortex du tubercule, partie consommée par l'Homme. Dufour (1988a), suivant Bolhuis (1954), adopte l'échelle suivante :

- Non toxique : <50 mg HCN/kg racines pelées (poids frais)
- Modérément toxique : 50–100 mg HCN/kg racines pelées (poids frais)
- Dangereusement toxique : >100 mg HCN/kg racines pelées (poids frais)

Il existe une variation continue dans la concentration en glucosides cyanogéniques dans le cortex des racines des différentes variétés, allant de concentrations très basses à des concentrations extrêmement toxiques (de Bruijn, 1973 ; Cooke et Coursey, 1981). Le déterminisme génétique de cette variation est peu connu, parce que le manioc est presque exclusivement propagé par voie végétative (Kakes, 1990). Il est pourtant clair que cette variation est, au moins en partie, de nature génétique (Martin, 1976 ; Nartey, 1981 ; Silvestre et Arraudeau, 1983). Hahn (1983) estime que l'héritabilité, au sens large, du degré de cyanogénèse dans le manioc est de 66 %. Néanmoins, il semble exister aussi des variations dues aux conditions environnementales (de Bruijn, 1971 ; Coursey et Booth, 1977 ; Silvestre et Arraudeau, 1983 ; Ayanru et Sharma, 1984), ainsi que des sources de variation dont le déterminisme reste méconnu. Par exemple, la teneur en cyanure de différents tubercules d'une même plante peut varier de un à quatre (Bourdoux *et al.*, 1980).

Les parties aériennes des variétés amères semblent toujours contenir des concentrations de glucosides cyanogéniques plus élevées que celles des variétés douces ; mais la différence entre ces deux groupes de variétés, en ce qui

concerne la teneur en HCN du cortex comestible de la racine, est beaucoup plus grande que pour n'importe quelle autre partie de la plante (de Bruijn, 1973 ; Cooke *et al.*, 1978 ; Pereira *et al.*, 1981). Par exemple, dans les clones les plus toxiques, la concentration d'HCN dans le cortex des racines peut être en moyenne 5 fois supérieure à celle qu'on trouve dans les clones les moins toxiques, tandis que la différence de concentration d'HCN dans les feuilles est seulement du double (de Bruijn, 1973).

Si l'on considère l'ensemble des variétés de *Manihot esculenta*, la variation de la teneur en HCN des racines n'est pas corrélée avec la variation des caractères morphologiques (Rogers et Fleming, 1973). L'amertume du cortex ne peut être évaluée que par des tests, soit chimiques, soit gustatifs. Cependant, parmi la gamme relativement restreinte des variétés présentes dans une région donnée, les agriculteurs peuvent utiliser les caractères externes pour distinguer entre elles les variétés amères et les variétés douces (Rogers et Fleming, 1973).

L'amertume ne dépend pas uniquement de la teneur totale en cyanure. Elle est également influencée par les proportions relatives d'HCN sous forme libre ou sous forme de glucosides, ainsi que par la teneur d'autres composés comme les sucres simples (Silvestre et Barraudeau, 1983 ; Dufour, 1988a).

Détoxication biologique

L'acide cyanhydrique est un violent poison métabolique et les organismes qui attaquent les plantes cyanogéniques sont obligés de le détoxiquer. Plusieurs mécanismes physiologiques de détoxication sont connus (Jones, 1981). Le mécanisme principal et le plus répandu, connu chez les vertébrés (Oke, 1973), les insectes (Beesley *et al.*, 1985), les champignons (Fry et Myers, 1981), les bactéries (Castric, 1981), et les plantes, y compris le manioc (Chew et Boey, 1972), consiste à combiner l'ion CN^- avec S provenant d'une molécule donneuse de soufre, normalement un acide aminé soufré, selon une réaction catalysée par une classe d'enzymes appelées « rhodanèse » (Sörbo, 1975). L'ion de thiocyanate ainsi formé est excrété par la suite. Comme tous les autres mécanismes physiologiques de détoxication de l'HCN, ce mécanisme a ses limites. D'abord, pour la plupart des organismes, le taux de détoxication limite la quantité d'HCN qui peut être dégradée ; une forte dose peut conduire à un empoisonnement aigu, même chez les organismes qui possèdent des mécanismes de détoxication ou d'autres moyens pour tolérer l'HCN. Ensuite, la détoxication impose un coût métabolique. Les acides aminés soufrés, la méthionine et la cystine, sont souvent des composés disponibles en quantité limitée et la détoxication d'HCN impose un prélèvement important sur la disponibilité de ces éléments nutritifs (Maner et Gómez, 1973 ; Adegbola, 1977). Le coût élevé de la détoxication peut expliquer pourquoi

les substances cyanogéniques persistent comme défenses chimiques chez des milliers d'espèces de plantes (Kakes, 1990), même si des mécanismes pour leur détoxication sont répandus chez certains consommateurs des plantes. Il est intéressant de noter que les protéines des feuilles et des racines du manioc contiennent des concentrations faibles (par rapport à d'autres plantes) en acides aminés soufrés (Rogers et Milner, 1963 ; Adegbola, 1977 ; Okezie et Kosikowski, 1982). Ceci nous amène à spéculer que la forte concentration en substances cyanogéniques combinée avec une faible concentration en éléments nutritifs nécessaires pour leur détoxication constitue un système de défense chimique à deux composants chez cette plante. Enfin, le thiocyanate, même s'il est moins toxique que l'HCN, est lui-même la cause d'une toxicité chronique (Nestel et MacIntyre, 1973 ; Ermans *et al.*, 1980 ; Rosling, 1987).

Détoxication technologique

La capacité limitée des mécanismes de détoxication physiologiques rend nécessaire la réduction de la toxicité du manioc amer par transformation avant sa consommation par l'Homme. Contrairement aux affirmations de certains auteurs (Dole, 1960, 1978 ; Schwerin, 1971, 1985 ; Spath, 1971 ; Nye, 1991), la toxicité du manioc ne peut pas être éliminée par simple cuisson (Johns, 1990 ; Dufour, 1988b). La cuisson détruit la glucosidase, laissant intacte la plupart des glucosides (Montgomery, 1969 ; Dufour, comm. pers.). Bien qu'il soit nécessaire d'en savoir davantage sur la toxicité propre aux glucosides (Nye, 1991), il est clair que les glucosides du manioc peuvent être toxiques même en l'absence de glucosidase originaire de la plante. Des études sur le lapin (Charavanapavan, 1944) et le rat (Hill, 1977) ont démontré la toxicité de la linamarine ingérée en l'absence de linamarase. Cette toxicité est due principalement, sinon exclusivement, à l'HCN libéré par le glucoside. Donc, même si les glucosidases dans le manioc sont détruites par la cuisson, l'HCN peut encore être libéré par l'action d'autres hydrolases présentes dans les aliments crus d'origine végétale (Sadik et Hahn, 1973) ou dans le tractus digestif des mammifères où elles sont secrétées ou produites par la microflore (Conchie et MacDonald, 1959). Bien que ces autres hydrolases soient souvent moins efficaces dans l'hydrolyse de la linamarine que la β–glucosidase spécifique de la plante qui produit le glucoside (Hösel, 1981), l'ingestion des glucosides intacts peut encore constituer un certain risque. Bourdoux *et al.* (1980) ont testé la capacité d'hydrolyser la linamarine de plusieurs espèces bactériennes fréquemment présentes dans la microflore du tractus digestif humain. Tandis que *Escherichia coli*, *Clostridium* et *Proteus* n'ont pas cette capacité, *Klebsiella* produit l'hydrolyse complète de linamarine, libérant de grandes quantités d'HCN. Le manioc amer simplement cuit, dans lequel la

glucosidase est dénaturée mais dont les glucosides restent intactes, serait certainement assez toxique pour un individu dont la flore microbienne contiendrait cette bactérie ou d'autres également capables d'hydrolyser la linamarine.

Ainsi que Dufour (1988a) l'a montré, une détoxication efficace du manioc nécessite deux étapes : d'abord la macération qui place l'enzyme en contact avec le substrat, ce qui assure l'hydrolyse des glucosides ; ensuite l'élimination de l'acide cyanhydrique, soit sous forme de gaz, soit dissout dans l'eau. La transformation est donc une technique laborieuse et coûteuse en temps qui peut nécessiter pour une femme entre 4 et 6 heures de travail chaque jour ou tous les deux jours (Dufour, 1985 ; Beckerman, 1987).

Les avantages du manioc amer

Étant donné que les variétés amères du manioc présentent un danger potentiel pour les consommateurs, et que leur culture a des conséquences importantes sur l'emploi du temps des femmes, on doit chercher quel est l'avantage qui pourrait compenser ces inconvénients. Le maintien ou l'augmentation du rendement, par une défense chimique plus efficace contre les animaux consommateurs et les parasites, est une hypothèse séduisante pour expliquer cet avantage compensatoire des variétés amères (Wood, 1966 ; Bernays *et al.*, 1977 ; Silvestre et Arraudeau, 1983 ; Rosling, 1987 ; Johns, 1990). Il est important de noter que toutes les variétés de manioc ont des défenses chimiques ; on ne connait aucune variété complètement dépourvue de cyanure (Cooke et Coursey, 1981 ; Nartey, 1981 ; Cooke et de la Cruz, 1982). C'est dans ce contexte qu'il faut considérer le fait important que le manioc est plus résistant aux consommateurs et aux parasites que beaucoup d'autres cultures, et que la cyanogénèse joue un rôle dans cette résistance.

Rôle défensif des glucosides cyanogéniques dans les plantes

Plus de 2 000 espèces d'angiospermes dans 110 familles ont été signalées comme cyanogéniques, et Hegnauer (1962) a estimé qu'approximativement 5 % de toutes les espèces d'angiospermes contiennent des substances cyanogéniques. Concernant le rôle adaptatif de ce groupe très répandu de métabolites secondaires, Kakes (1990) conclut que « bien que la recherche dans ce domaine soit encore à ses débuts, il est clair que la cyanogénèse fait partie d'un système complexe qui, entre autres fonctions, confère une protection contre certains groupes d'animaux consommateurs ». Le rôle défensif des glucosides cyanogéniques, revue par Kakes (1990) et dans divers chapitres du livre édité par Vennesland *et al.* (1981), a été confirmé chez des champignons parasites de plantes, et chez des mollusques, insectes, et mammifères phytophages.

Un quart de siècle de recherches intensives sur l'écologie chimique des interactions plantes-herbivores a apporté quelques éléments utiles pour l'étude du cas du manioc. Premièrement, aucune défense chimique ne confère une protection absolue : pour chaque espèce végétale, quelques animaux consommateurs ont évolué vers une tolérance plus ou moins marquée de ces défenses. De nombreux consommateurs et parasites ont acquis une tolérance à l'acide cyanhydrique (voir Vennesland *et al.*, 1981). Deuxièmement, la distinction doit être faite entre consommateurs spécialistes et non-spécialistes d'une plante, les premiers étant plus aptes à posséder un plus grand degré de tolérance aux défenses de l'hôte. Les insectes phytophages spécialistes peuvent même acquérir la capacité de reconnaître leurs hôtes par les métabolites qui leur sont particuliers. Ces composés, répulsifs pour la plupart des insectes, deviennent attirants et phagostimulants pour certains spécialistes (voir par exemple, Nayar et Fraenkel, 1963). Cependant, à partir de ces observations, on ne peut pas conclure que la sélection artificielle, dans le cas de taux de glucosides cyanogéniques très faibles ou nuls, pourrait changer la résistance du manioc vis-à-vis des consommateurs (Cock, 1973). Une telle conclusion négligerait les phytophages non-spécialistes qui attaquent toute plante ne possédant pas de substances répulsives. Troisièmement, comme nous l'avons mentionné ci-dessus, la tolérance d'une défense chimique d'une plante peut imposer un coût métabolique. L'efficacité de l'HCN comme répulsif est peut-être due non seulement à sa toxicité aiguë mais aussi au coût élevé imposé par sa détoxication. Quatrièmement, lorsqu'une plante particulière devient un des constituants les plus abondants de l'environnement occupé par un animal consommateur ou un parasite, la probabilité que ceux-ci évoluent vers des spécialisations leur permettant d'exploiter cette plante de façon efficace augmente considérablement. C'est une des raisons pour lesquelles les monocultures tendent à rendre la résistance de la plante-hôte instable du point de vue génétique, en favorisant une « course aux armements » entre la plante et ses ennemis – course que les insectes et autres parasites, avec leur temps de génération court et un taux d'évolution rapide, sont presque certains de gagner (Atsatt et O'Dowd, 1976). Pour le manioc, « quand un seul génotype est planté en monoculture, la probabilité d'une épidémie augmente considérablement » (Thurston, 1977).

Résistance relative du manioc aux animaux consommateurs et aux parasites

Depuis les premières décennies de ce siècle (Farabee, 1918, 1924), de nombreux auteurs ont discuté de la résistance du manioc envers les consommateurs et les parasites (Cooke et Coursey, 1981 ; Cock, 1982 ; Fresco, 1986). Les glucosides cyanogéniques ne sont pas les seules défenses anti-herbivores

Figure 9.1
Une des espèces de manioc sauvage, observée en Guyane, à la Savane-Roche de Touatou (échantillon J.J. de Granville 12 931); photo P. Charles-Dominique

du manioc. Les feuilles de manioc contiennent des tannins condensés en concentrations suffisantes pour réduire la digestibilité des protéines (Reed *et al.*, 1982). Le manioc possède aussi des défenses mécaniques. Bernays *et al.* (1977) ont démontré que le latex de la plante en réduit la consommation par les insectes. En fait, l'un des principaux consommateurs du manioc dans

Figure 9.2 Une des formes de *Manihot esculenta* cultivée par les Ngando de Centrafrique (photo C.M. Hladik)

le Nouveau Monde, le papillon sphingidé *Eryinnis ello* (Bellotti et van Schoonhoven, 1978) doit peut-être son succès au fait que sa chenille a développé des adaptations comportementales lui permettant de neutraliser les défenses à base de latex du manioc et d'autres plantes-hôtes (Dillon *et al.*, 1983). En coupant les principaux canaux laticifères d'une feuille, la chenille empêche le flux de latex sous pression qui s'échapperait lorsque la feuille est blessée. Ce comportement peut aussi permettre à la chenille d'éviter l'acide cyanhydrique : comme le flux du xylème dans la feuille est également freiné, la feuille fane et le flétrissement mène à l'hydrolyse des glucosides et à la perte de l'acide cyanhydrique du manioc (Bernays *et al.*, 1977). Les trichomes semblent aussi avoir un rôle défensif chez quelques variétés de manioc (van Schoonhoven, 1977 ; Herren et Neuenschwander, 1991).

En dépit de cette diversité des mécanismes de défense en Amérique tropicale, le manioc est attaqué par quelques 200 espèces d'arthropodes (Bellotti

et van Schoonhoven, 1978). Dans les systèmes d'agriculture indigènes, l'impact de ces phytophages est minimisé par le déplacement fréquent des champs (Walters, 1971 ; Silvestre et Arraudeau, 1983) et la mise en place de polycultures (Gold et Altieri, 1989 ; Gold *et al.*, 1989a). Les cultures mixtes pouvant comprendre une centaine de variétés de manioc, ou plus, par plantation (Gold *et al.*, 1989b), correspondent du point de vue fonctionnel à une polyculture (Boster, 1983). En créant un milieu complexe dans lequel la sélection agit sur de nombreux caractères des phytophages, avec une puissance et des directions variables, ces traits de l'agroécosystème freinent l'évolution, chez les phytophages, d'une tolérance aux défenses de la plante. Ils favorisent les consommateurs généralistes par rapport aux spécialistes étroits, assurant ainsi la stabilité évolutive de la résistance de la plante-hôte (Atsatt et O'Dowd, 1976 ; Lozano *et al.*, 1980). Par exemple, dans les systèmes d'agriculture indigènes, la plupart des champignons pathogènes du manioc montrent peu de spécialisation ou spécificité par rapport aux différentes variétés de manioc (Lozano *et al.*, 1980). Dans ces conditions, les défenses chimiques d'une plante-hôte, tels que les glucosides cyanogéniques du manioc, peuvent continuer de jouer un rôle écologique important comme répulsifs, en dépit du fait que quelques spécialistes les tolèrent. La complexité écologique favorise aussi le maintien des ennemis naturels des phytophages, qui, souvent, complètent les défenses chimiques de la plante ou les synergisent (Schultz, 1988). Suite à l'intensification de la culture du manioc dans les régions néotropicales et à la simplification des agroécosystèmes due à la disparition de nombreuses variétés indigènes locales (Boster, 1984b), on peut prédire que les ennemis du manioc attaqueront avec une fréquence et une sévérité croissante. Ceci a déjà été observé chez de nombreuses autres plantes cultivées (Strong *et al.*, 1984) et il existe des preuves d'une telle tendance dans quelques régions (où la culture du manioc a une longue tradition). Dans la région du nord de la Colombie étudiée par Doorman (1982b), suite à l'introduction, dans les années 1960, d'une nouvelle variété de manioc appelée *secundina* celle-ci a presque complètement remplacé la grande diversité des variétés locales. Ce n'est peut-être pas une simple coïncidence que, comme signalé par Doorman (1982b), « au cours des dernières années, on assiste à une fréquence croissante des attaques des phytophages et des maladies dans les champs de *secundina*, ce qui fait que les agriculteurs ont commencé à rechercher de nouvelles variétés . . . Une variété en particulier appelée *Venezolana* commence à devenir très populaire ». La scène est en place pour un nouveau « round ».

Du fait que beaucoup de ravageurs n'aient pas suivi le manioc au cours de son introduction dans l'Ancien Monde (Herren et Neuenschwander, 1991), ce dernier a longtemps bénéficié d'une protection relative contre les

attaques sérieuses par les animaux consommateurs et les parasites (Purseglove, 1968 ; Bernays *et al.*, 1977 ; Coursey et Booth, 1977). Cette situation persiste encore en Asie (Thaman et Thomas, 1985 ; Cock, 1985). Les introductions accidentelles en Afrique de quelques ennemis néotropicaux du manioc a eu des résultats dévastateurs (Herren et Neuenschwander, 1991), pour quatre raisons, au moins : (1) La diversité variétale du manioc en Afrique, bien que relativement élevée (Hahn et Keyser, 1985), est moindre que dans les régions néotropicales (Bellotti *et al.*, 1985 ; Cock, 1985) ; (2) il n'existe aucune espèce voisine spontanée qui pourrait apporter à la plante cultivée du nouveau matériel génétique ; (3) les ennemis naturels des phytophages introduits sont pour la plupart absents (Herren et Neuenschwander, 1991) ; (4) les deux espèces d'arthropodes néotropicaux qui sont devenues des ennemis sérieux du manioc en Afrique depuis le début des années 1970 sont tous deux des suceurs de phloème et semblent capables d'éviter les principales défenses anti-herbivores du manioc, les glucosides cyanogéniques et le latex (Herren et Neuenschwander, 1991). Si de telles épidémies catastrophiques n'ont pas encore frappé l'Asie, leur probabilité est considérée comme élevée, car la diversité variétale du manioc y est encore plus réduite qu'en Afrique (Bellotti *et al.*, 1985 ; Cock, 1985).

En résumé, le manioc semble être relativement résistant à beaucoup de phytophages et de parasites. La production d'HCN est impliquée dans cette résistance, mais d'autres défenses anti-herbivores telles que le latex (Bernays *et al.*, 1977) et les trichomes (Herren et Neuenschwander, 1991) le sont également. L'intensification de la culture du manioc a conduit à la création d'agroécosystèmes de plus en plus simplifiés, dans lesquels beaucoup de facteurs de résistance de la plante-hôte risquent d'être rapidement neutralisés par l'évolution rapide des ravageurs. L'idée que le manioc souffre plus d'attaques sérieuses par les insectes que ce que l'on en décrivait dans un passé récent (par exemple, Schaefers, 1977) reflète peut-être moins une différence d'opinion qu'une tendance vers des problèmes devenus plus graves.

Impact différentiel des animaux consommateurs sur le manioc doux et le manioc amer

L'idée généralement avancée, à savoir que le manioc amer serait plus résistant aux consommateurs animaux et aux parasites que le manioc doux, est loin d'être tout à fait convaincante. La plupart des observations sont anecdotiques et qualitatives, basées, non sur des expériences contrôlées, mais sur la comparaison d'observations approximatives, lesquelles rassemblent rarement les critères standards des données scientifiques, telles que la quantification et la localisation précise dans l'espace et dans le temps. Ces observations ont été faites dans divers sites, et les comparaisons concernent

une grande gamme de contextes écologiques, dans lesquels le degré de toxicité des variétés de manioc est loin d'être la seule variable importante. Il se dégage aussi une forte impression que, dans cette controverse, les opinions des anthropologues reflètent plus ou moins les opinions de leurs informateurs. Les arguments avancés par plus d'un anthropologue reposent sur le fait que les agriculteurs qu'ils ont étudiés ne reconnaissaient pas chez le manioc amer une résistance plus élevée aux herbivores. Néanmoins Boster (1984b), décrivant la sélection des variétés de manioc par les Jívaro Aguaruna, met en garde contre une confiance aveugle dans les affirmations des informateurs. Les Aguaruna, note-t-il, ne sont généralement pas conscients, ou ne se préoccupent pas des différences entre cultivars dans les réponses aux conditions du milieu, peut-être parce qu'il s'agit d'un aspect de la sélection résolu de façon efficace par des processus naturels, ou parce que la sélection artificielle délibérée en vue du rendement sélectionne par la même occasion, de façon indirecte, la résistance contre une large gamme de pressions du milieu.

Les preuves de l'impact différentiel des herbivores dans les régions néotropicales sont anecdotiques et contradictoires. L'attaque différentielle des variétés douces et amères par les arthropodes, les vertébrés, et les champignons pathogènes a été signalée par Chernela (1987 : 158), Jennings (1976), Dootman (1982b) et K. Schwerin (comm. pers.). D'autres auteurs signalent simplement que leurs informateurs ont confirmé ces observations (Seigler et Pereira, 1981). Des variétés amères remplacent les variétés douces dans les endroits où la propagation de maladies a réduit les récoltes (Janssen *et al.*, 1982). Des variétés douces sont plantées près des maisons, où elles peuvent être plus facilement protégées des mammifères herbivores. Elles peuvent aussi jouer un tôle attractif qui favorise l'utilisation de ces petits mammifères (*garden hunting*). En revanche, les variétés amères, ayant moins besoin de protection, sont plantées dans les champs les plus éloignés (A. Gély, comm. pers.). Les rongeurs, les pécaris et d'autres mammifères sont signalés comme d'importants prédateurs du manioc doux cultivé par les Cashinahua (Kensinger, 1971) et les Campa (Denevan, 1971), deux groupes de cultivateurs de ces variétés de manioc, au Pérou oriental. Néanmoins, il est clair que les racines du manioc amer n'échappent pas complètement à la prédation. Les pécaris sont fréquemment signalés comme attaquant les racines du manioc amer, notamment par Carneiro (1961) et P. et F. Grenand (comm. pers.), ce qui amène ces chercheurs ainsi que d'autres (Dufour et Wilson, 1996, chapitre 55 du présent ouvrage) à douter de la résistance supérieure des variétés amères. Toutefois, quand l'attaque des herbivores est signalée sur le manioc amer, le degré de toxicité des variétés concernées est rarement étudié. L'appellation manioc « amer » fait

référence à une large gamme de variation dans la concentration de cyanure (de 1 à 5 et plus), et la classification indigène ne repose pas uniquement sur le contenu en cyanure mais dépend aussi du contexte local (Schwerin, 1985 et comm. pers. ; Nye, 1991). L'incertitude sur le contenu en HCN des variétés concernées s'ajoute aux difficultés d'évaluer l'information sur la question de l'impact différentiel des herbivores.

Une grande partie des données à ce sujet concerne les parties aériennes de la plante (par exemple, Teri *et al.*, 1977 ; van Schoonhoven, 1977) – où les différences de teneurs en HCN entre variétés sont beaucoup moins marquées que dans les racines – ainsi que leurs ennemis et pathogènes. Il n'est peut-être pas surprenant que les synthèses de Bellotti et van Schoonhoven (1978) et de Herren et Neuenschwander (1991), concernant presque exclusivement les arthropodes s'attaquant aux parties aériennes, ne traitent pratiquement pas de l'herbivorie différentielle en relation avec la teneur en cyanure. Toutefois, dans les études focalisées sur les organismes qui attaquent les racines – où les différences variétales dans le contenu en cyanure sont les plus marquées – des preuves expérimentales concernant le rôle des glucosides cyanogéniques dans la résistance ont parfois été trouvées (Bellotti *et al.*, 1985 ; Lozano, 1985).

Pour résumer, les opinions sont partagées sur l'hypothèse que les racines de manioc amer sont plus résistantes aux herbivores et aux parasites que les racines de manioc doux dans la zone néotropicale. Ce problème sera probablement résolu quand les résultats des expériences contrôlées remplaceront les opinions basées sur des comparaisons approximatives.

Concernant l'Afrique, les arguments avancés sont aussi généralement anecdotiques. Sans présenter de données, Silvestre et Arraudeau (1983) affirment qu'il est « clair » que les variétés amères sont moins attaquées par les animaux que les variétés douces. Selon Purseglove (1968) et Coursey et Booth (1977) les sangliers, les babouins et les autres mammifères attaquent les racines du manioc doux beaucoup plus que celles du manioc amer. On serait tenté d'accorder du crédit à ces observations, mais elles restent encore très imprécises. Miracle (1967) parle de déprédations par les sangliers dans le pays Mambwe (Zaïre), qui ont entraîné le remplacement de la culture de la patate douce par celle du manioc. Par ailleurs, Sidorowicz (1974) rapporte que, au cours d'expériences de choix alimentaire conduites en Zambie, deux espèces de rongeurs sur cinq ont préféré mourir de faim plutôt que de consommer des racines de manioc. Toutefois, dans ces deux études, la teneur en cyanure des racines des variétés de manioc concernées n'a pas été mentionnée.

Les meilleures données expérimentales provenant de l'Afrique sur l'effet des glucosides cyanogéniques sur les animaux consommateurs ne concernent pas les différences entre les variétés douces et amères, mais les gradients de concentration en HCN au sein d'une même plante. Bernays *et al.* (1977) ont

démontré le rôle des glucosides cyanogènes dans la réduction de la consommation du manioc par le criquet *Zonocerus variegatus*.

Des études entreprises sur des animaux domestiques apportent d'autres preuves que l'HCN du manioc agit comme répulsif envers les vertébrés consommateurs. La plupart des résultats concernent le porc (Gómez, 1977 ; Gómez *et al.*, 1983 ; Khajarern *et al.*, 1977 ; Thaman et Thomas, 1985). La cyanogénèse du manioc empêche la consommation avec ou sans effet toxique sur les animaux domestiques, y compris la volaille (Hill, 1977), le rat (Hill, 1977) et le lapin (Charavanapavan, 1944). Pour les animaux, comme pour l'homme, l'utilisation sans danger des racines de manioc amer nécessite d'en éliminer la toxicité et de trouver suffisamment d'éléments nutritifs – comme la méthionine – indispensables pour la détoxication physiologique (Nestel et MacIntyre, 1973 ; Nestel et Graham, 1977). Par contre, les ruminants domestiques tels que la vache et le mouton semblent assez bien tolérer les plantes cyanogéniques (Hill, 1973 ; Jones, 1981) ; apparemment, on méconnaît encore les mécanismes de cette tolérance.

Finalement, des expériences ont montré que les « chips » séchés, obtenus à partir des racines du manioc amer, peuvent être stockés plus longtemps avant d'être infestés par des insectes, que ceux confectionnés à partir des variétés douces (Parker et Booth, 1979).

L'ensemble des informations sur l'impact différentiel des consommateurs animaux demeure donc bien subjectif, et fort peu satisfaisante. Malgré des opinions tranchées défendant l'une ou l'autre position, la question reste ouverte : le manioc amer présente-t-il une résistance supérieure contre l'attaque des animaux consommateurs, ce qui lui confèrerait un avantage sélectif et constituerait en partie « la raison d'être » de cette culture ?

Productivité accrue

On a longtemps affirmé, et l'on affirme encore, que les variétés amères du manioc sont plus productives que les variétés douces (Holleman et Aten, 1956 ; Box et Box-Lasocki, 1982 ; Rosling, 1987 ; Hawkes, 1989). En fait, de Bruijn (1973) a trouvé une corrélation positive, bien que faible, parmi 67 clones, entre la productivité d'un clone et sa toxicité ; mais des études plus récentes n'ont toujours pas confirmé une telle corrélation (Cooke *et al.*, 1978 ; de Bruijn, 1983 ; Cock, 1985 ; Dufour et Wilson, 1996, chapitre 55 du présent ouvrage). Néanmoins, d'autres données permettent de confirmer cette hypothèse. Par exemple, à partir d'estimations sur les rendements de 2 600 buttes, Aspelin (1975, cité par Box et Box-Lasocki, 1982) a trouvé que les variétés amères produisaient jusqu'à 75 % de plus que les variétés douces cultivées dans le même site, au nord-ouest du Matto Grosso (Brésil).

Les données sur la relation entre la toxicité et un meilleur rendement des clones de manioc semblent donc contradictoires. Nous pensons que cette contradiction apparente disparaîtrait, si le « rendement » était considéré, non comme une propriété intrinsèque de la plante, mais plutôt comme le produit de l'interaction entre la plante et son milieu. Cette approche implique qu'il y ait une relation causale entre le rendement et la toxicité, *via* les effets protecteurs de la toxicité contre les consommateurs et parasites capables de réduire le rendement (*cf.* Rosling, 1987).

Notre hypothèse est basée sur des principes fondamentaux de la théorie des défenses des plantes contre les herbivores (Coley *et al.*, 1985). Premièrement, les défenses chimiques anti-herbivores imposent un coût métabolique à la plante (voir Kakes [1989, 1990] pour le cas particulier des glucosides cyanogéniques), que l'on peut exprimer en termes de baisse du taux de croissance (correspondant approximativement au « rendement » chez les plantes cultivées). Ainsi, en l'absence d'herbivores ou lorsque leur densité est faible, les plantes qui investissent peu dans les défenses chimiques peuvent avoir un taux de croissance supérieur à celui des plantes qui investissent beaucoup. Par contre, quand la pression des herbivores est forte, les plantes sans défenses sont plus consommées que les plantes bien défendues. Si le coût de la consommation est supérieur au coût métabolique de la production et du maintien des défenses chimiques, les plantes pourvues de défenses auront un taux de croissance supérieur à celui des plantes sans défenses.

Deuxièmement, le coût réel pour la plante de l'impact des consommateurs ne peut pas être estimé simplement par la quantité consommée, car la capacité de la plante à compenser les pertes entre également en jeu. Cette capacité dépend à son tour de la disponibilité des ressources, comme les éléments nutritifs du sol. Plus l'environnement de la plante est riche, plus la probabilité que la plante puisse tolérer un niveau donné de consommation, sans réduction importante du taux de croissance, sera grande. Pour les plantes des environnements pauvres – avec une capacité réduite de compensation – le même impact des consommateurs conduira à une réduction beaucoup plus importante du taux de croissance. Dans les milieux pauvres, la sélection naturelle favorisera les plantes à niveau élevé de défenses chimiques (Coley *et al.*, 1985).

Ce modèle semble bien s'appliquer au cas du manioc : lorsque les attaques des consommateurs animaux et des parasites sont peu fréquentes – ou lorsque la plante peut facilement compenser les pertes par une croissance rapide (sur des sols relativement fertiles avec une bonne disponibilité en eau) – les clones faiblement toxiques pousseront plus vite et auront une productivité plus élevée ; à l'opposé, là où la pression des ennemis est élevée, ou quand des sols pauvres limitent la capacité de la plante à compenser les pertes, les

clones les plus toxiques auront un rendement supérieur. Les données disponibles confirment ces prédictions. Les variétés douces, qui, selon nos arguments, sont relativement sensibles à l'impact des consommateurs, poussent mieux sur les sols relativement riches, et ne donnent pas de rendements intéressants, alors que d'un point de vue économique, elles ne sont pas rentables en conditions de culture marginales. Quant aux variétés amères, plus résistantes aux ennemis, elles sont capables, à cause de cette résistance, de tolérer les sols peu fertiles et d'autres facteurs limitant leur capacité à compenser les pertes dues aux animaux consommateurs (voir Janssen *et al.*, 1982 pour des exemples). Dans le sud-ouest de la Colombie, une diminution de la fertilité des sols et la propagation d'une maladie des racines appelée « peau de grenouille » avaient conduit à remplacer la variété douce *Baranqueña* par la variété amère *Algodona*, donnant des rendements acceptables même dans des conditions marginales. Dans une étude comparative reflétant à la fois la tolérance à une baisse de fertilité des sols et la résistance aux parasites qui s'accumulent quand une parcelle est cultivée pendant de longues périodes, Janssen *et al.* (1982) notent que la variété amère *Algodona* peut être plantée consécutivement jusqu'à quatre fois après une jachère, tandis que *Baranqueña*, la variété douce, ne peut l'être qu'une ou deux fois. De même, Doorman (1982a) note qu'au Surinam, le manioc doux, planté par des fermiers d'origine indonésienne, est cultivé sur des sols relativement fertiles, tandis que dans les villages amérindiens du Surinam central et oriental, le manioc amer, qui constitue la culture principale, est surtout planté sur des sols sablonneux peu fertiles ayant une capacité de rétention en eau très limitée.

La théorie qui relie la défense contre les consommateurs des plantes à la disponibilité des ressources du milieu permet de comprendre comment les variations du milieu agissent directement sur la teneur du manioc en produits toxiques. En général, les conditions de « stress » (disponibilité limitée en ressources), comme les sols peu fertiles, entraînent une augmentation de la toxicité des plantes d'un clone donné de manioc (de Bruijn, 1973 ; Silvestre et Barraudeau, 1983). Cet effet phénoplastique de la disponibilité en ressources sur le niveau de défenses anti-herbivores du manioc confirme donc bien les prédictions de la théorie (Coley *et al.*, 1985).

En résumé, les données concernant la productivité du manioc montrent que des différences de rendement entre variétés douces et amères existent réellement. Ces différences ne sont pourtant pas des valeurs intrinsèques, mais dépendent de l'interaction des plantes avec deux variables clés, la pression des animaux consommateurs d'une part et, d'autre part, la disponibilité en ressources, selon un processus qui, jusqu'à présent, n'était pas bien expliqué. En particulier, la toxicité d'un clone peut lui conférer un avantage impor-

tant dans la mesure où sa culture en milieu marginal reste économiquement rentable. La capacité d'atteindre, dans des conditions suboptimales, un rendement proche du rendement maximal, est un des atouts principaux du manioc qui le distingue des autres cultures (Nassar et Costa, 1977 ; Cock, 1982). Nous pensons que cet avantage est dû directement aux défenses antiherbivores de cette plante, et que plus la toxicité de la variété est élevée, plus rude est l'environnement dans lequel cette variété pourra encore avoir un rendement économiquement intéressant.

Autres avantages supposés du manioc amer

Plusieurs avantages ont été attribués aux variétés amères de manioc. Ces avantages incluent notamment la protection contre le vol (Holleman et Aten, 1956), un avantage qui a pu être important dans le contexte des affrontements chroniques entre groupes, qui existait en Amazonie précolombienne (Medina, 1934 ; Lathrap, 1970 ; voir aussi Balée, 1984). S'assurer que les ennemis ne peuvent s'approvisionner en nourriture pendant leurs incursions confère un avantage certain. Cet avantage a dû être plus important pour les peuples des villages sédentaires confrontés à des attaques successives de peuples forestiers nomades, que pour les nomades eux-mêmes.

Un grand atout du manioc, par rapport à la plupart des autres cultures, est aussi la facilité avec laquelle il peut être stocké tel quel dans le sol, ce qui permet un approvisionnement en fonction des besoins, minimisant ainsi les fluctuations, saisonnières et autres, dans la disponibilité des stocks (Cock, 1982). Cette propriété du manioc amer de pouvoir séjourner dans le sol plus longtemps que les variétés douces (Purseglove, 1968 ; Cooke et Coursey, 1981) pourrait être directement lié à la toxicité ; toutefois il existe des exceptions (voir Beckerman, 1987). Balée et Gély (1989) ont montré que les variétés de manioc les plus résistantes, parmi celles cultivées par les Ka'apor, tendent à mettre plus de temps pour atteindre leur maturité que les variétés moins résistantes. Ces observations sont à rapprocher des remarques de Purseglove (1968) ; mais Balée et Gély n'ont pas précisé le contenu relatif en cyanure des variétés étudiées qui sont toutes plus ou moins amères (Balée et Gély, comm. pers.) ; toutefois les variétés résistantes ont souvent une chaire jaunâtre. Or, Dufour (1988a) a montré que les racines des variétés à chaire jaunâtre tendent à avoir des concentrations plus élevées en cyanure total (cyanure libre, plus cyanure lié dans les glucosides) que les variétés à chaire blanchâtre, et possèdent des concentrations significativement plus élevées en cyanure libre.

On a également supposé que les glucosides cyanogènes du manioc avaient des propriétés thérapeutiques (Jackson, 1996, chapitre 30 du présent ouvrage) et des avantages nutritionnels. L'hypothèse selon laquelle la quantité ou la

composition de l'amidon diffèrerait entre les variétés douces et amères (par exemple, Lathrap, 1970) ne semble pas devoir être retenue (Dufour, 1988b). Les glucosides cyanogéniques peuvent augmenter la qualité des produits élaborés à partir du manioc en fournissant l'azote du cyanure aux protéines microbiennes fabriquées lors de la fermentation. Il est vrai que les racines du manioc forment un bon substrat pour les micro-organismes tolérants au cyanure (Nartey, 1981). Mais il n'est pas certain que l'assimilation de l'azote du cyanure pendant la fermentation augmente la concentration en protéines de la bière et des autres produits fabriqués à partir du manioc (pour discussion voir Gregory, 1977; Lancaster *et al.*, 1982). Etant donné que la quantité d'azote dans le cyanure est déjà faible, qu'une partie est perdue lors de la fabrication (par exemple, par volatilisation), et que les cultivateurs de manioc peuvent avoir accès à d'autres types d'aliments qui sont de meilleures sources d'azote, nous pouvons douter de la signification nutritionnelle de l'azote dérivé du cyanure.

Dufour et Wilson (1996, chapitre 55 du présent ouvrage) suggèrent aussi que le glucose produit lors de l'hydrolyse des glucosides cyanogéniques peut jouer un rôle important. Le surplus de sucre apporté par les glucosides peut entraîner une fermentation plus active des racines des variétés amères, ou bien il peut conduire à un produit plus doux lorsque l'HCN est éliminé. En l'absence de données quantitatives sur les proportions des sucres dérivés des glucosides dans les racines du manioc il est difficile d'en évaluer la portée réelle. D'autres différences entre les variétés douces et amères dépendent également des dérivé des glucosides. Par exemple, la mastication de la racine avant la fermentation, qui se fait sans risques uniquement pour les variétés douces, peut amener à un enrichissement considérable du substrat en sucres simples par hydrolyse de l'amidon.

Il est certain que les aliment dérivés des racines du manioc doux ou du manioc amer diffèrent par leur goût et leurs autres propriétés organoleptiques (Dufour et Wilson, 1996, chapitre 55 du présent ouvrage). Comme dans toutes les cultures, ceux qui mangent le manioc amer préfèrent le goût de cette nourriture habituelle à celui d'une autre nourriture ; il en est de même pour ceux qui sont habitués au manioc doux (voir par exemple, Boster, 1984a,b). Ces préférences culturelles jouent probablement un rôle dans le maintien de variétés à différentes teneurs en cyanure. Nous doutons cependant qu'elles aient été suffisantes pour expliquer l'origine de l'évolution du manioc doux et du manioc amer. Nous ne voyons pas comment une variation dans les préférences pour le goût des produits fabriqués à partir du manioc doux ou du manioc amer, préférences qui sont plus ou moins arbitraires, peut expliquer les patrons bien marqués de répartition culturelle et géogra-

phique des variétés douces et amères, dont nous examinons ci-dessous la signification.

Répartition de la culture du manioc doux et manioc amer en Amérique précolombienne

Pour tester les hypothèses sur les avantages de l'amertume du manioc, il est utile d'examiner, d'un point de vue historique, la répartition géographique et culturelle de la culture du manioc doux et du manioc amer dans les plaines d'Amérique du Sud (Nordenskiold, 1924; Galvão, 1963; Box et Box-Lasocki, 1982). Les sociétés indigènes pour lesquelles le manioc amer était la culture dominante, tendaient à s'accroître et à se sédentariser; souvent, elles dépendaient davantage de la pêche que de la chasse pour satisfaire leurs besoins en protéines animales. Les zones de la culture du manioc amer longeaient le cours des principaux fleuves de l'Amazonie et s'étendaient sur la côte Atlantique (Galvão, 1963). La culture du manioc doux était plus répandue, pratiquée soit comme culture secondaire par les groupes pour lesquels le manioc amer était la culture principale, soit comme culture associée à d'autres plantes (notamment le maïs), en bordure du bassin amazonien et plus au nord, en Amérique Centrale. Le manioc doux pouvait être cependant la culture principale de quelques peuples de l'Amazonie occidentale et des marges du bassin amazonien.

L'explication de ces patrons de répartition du manioc doux et du manioc amer doit tenir compte du bilan, pour les cultivateurs, des coûts et des bénéfices de la toxicité. Les bénéfices de la toxicité seraient plus importants dans les zones ripicoles, étant donnée la densité plus élevée des mammifères, en particulier pour les grandes populations sédentaires qui cultivent des grands champs semi-permanents de manioc (Beckerman, 1983, 1987), parce que de tels champs attirent davantage les animaux consommateurs que les petits champs fréquemment déplacés. Ces bénéfices liés à la culture du manioc amer peuvent aussi être plus grands pour les sociétés qui dépendent davantage de la pêche que de la chasse, parce que la valeur du petit gibier capturé dans les plantations (*garden hunting; cf.* Linares, 1976) serait moins importante pour les sociétés de pêcheurs (Carneiro, 1983). La toxicité de la plante cultivée peut aussi conférer un avantage aux grands groupes sédentaires – qui subissent les aggressions des groupes nomades – qu'à des groupes eux-mêmes mobiles.

D'autre part, le coût de la toxicité du manioc peut être élevé pour les groupes pratiquant de longs déplacements (*trekking groups*; Balée, 1992), chez lesquels la préparation – incluant le transport et la fabrication répétée de l'équipement nécessaire à la préparation – est rendue difficile; il sera moins élevé pour les groupes semi-sédentaires (*non-trekking groups*) où les femmes

disposent de plus de temps pour la préparation et où la cueillette – activité féminine qui prend beaucoup de temps – n'est pas rentable, à cause de l'épuisement local des ressources. Ce coût serait inférieur chez les groupes qui, à partir du manioc, fabriquent une farine stockable. Cela a pu être le cas des peuples ripicoles qui exploitent les terres annuellement inondées où le manioc ne pouvait pas rester stocké dans le sol, comme chez les *caboclos* de l'Ilha Careiro (voir F. Grenand, 1996, chapitre 43 du présent ouvrage). Dans ce cas, la préparation de la farine de manioc n'impose pas de coût supplémentaire pour la détoxication. Le coût a pu être également minimisé chez des populations disposant d'une source de protéines riches en acides aminés soufré (notamment le poisson) permettant de détoxiquer l'HCN ingéré (Spath, 1981).

En bref, les peuples qui, typiquement, cultivent le manioc amer doivent nécessairement habiter de grands villages permanents, souvent près des grands fleuves ; ils doivent stocker des quantités considérables de nourriture ; les femmes doivent faire la plus grande partie du travail agricole ainsi que la préparation de la nourriture et il ne leur restera que peu de temps pour contribuer à d'autres activités de subsistance ; les hommes doivent être impliqués dans des activités de pêche en parallèle avec leur rôle de guerriers.

Les études sur les cultivateurs du manioc doux en tant que culture de base confirment notre point de vue. Car la dépendance vis-à-vis du manioc amer a des conséquences sur le mode de vie et la subsistance du groupe, distinctes de celles qui accompagnent toute culture de manioc. Nous avons observé que les modes de vie des trois groupes de cultivateurs de manioc doux que nous avons étudiés, les Barí (Pinton, 1965 ; Beckerman, 1975 ; Lizarralde et Beckerman, 1982), les Jívaro (Harner, 1972), et les Campa (Denevan, 1971) diffèrent pour au moins une dimension importante – par exemple, la taille de groupe plus petite, un nomadisme plus prononcé, la plus grande importance de la cueillette comme activité des femmes, ou celle de la chasse par rapport à la pêche –, du mode de vie typique des cultivateurs de manioc amer. Le fait que les trois groupes consomment les mammifères prédateurs du manioc doux est également significatif. Les principaux ennemis des plantations sont aussi les petits gibiers les plus communs, capturés sur place. Même si l'une des fonctions de la plantation de manioc est d'attirer le gibier, cela n'implique pas qu'elle n'ait pas besoin de protection. Chez les Jívaro, la plupart des foyers possèdent des chiens, considérés comme essentiels dans la lutte contre les agoutis et autres rongeurs qui attaquent le manioc doux (Harner, 1972 : 63). Malgré l'importance de cette petite chasse pour quelques cultivateurs du manioc amer (Dufour et Wison, 1996, chapitre 55 ; P. et F. Grenand, comm. pers.), nous pensons qu'une forme de protection, soit par les composés secondaires, soit par les chiens ou par

d'autres moyens (par exemple, en cultivant le manioc doux près des maisons), peut être indispensable pour éviter que la source de protéines d'une société anhile sa source de calories.

Évolution du manioc doux et du manioc amer

Les radiations évolutives concernant les variétés douces et amères de manioc restent encore assez énigmatiques. Quatre hypothèses plausibles peuvent être proposées pour expliquer l'évolution de ces variétés à partir des ancêtres sauvages :

(1) La différentiation s'est opérée à partir d'un manioc doux sauvage qui a donné des variétés cultivées douces, qui elles-mêmes ont donné par la suite des variétés cultivées amères. Lathrap (1970) préfère cette explication, sans pour autant discuter des pressions de sélection impliquées.

(2) L'origine serait un manioc amer sauvage qui a donné des variétés amères cultivées, qui ont ensuite donné des variétés cultivées douces. Chez de nombreuses plantes cultivées, la domestication a souvent été accompagnée d'une réduction de la teneur en composés secondaires toxiques (Johns, 1990).

(3) Le manioc doux sauvage a donné naissance aux variétés cultivées douces, tandis que le manioc amer sauvage a donné naissance aux variétés cultivées amères. Cette hypothèse implique qu'il n'y a pas eu de sélection directionnelle sur la toxicité de la plante cultivée, ou bien que les patrons de variation géographique de la toxicité déjà existants chez les ancêtres sauvages ont été maintenus (par exemple, par sélection naturelle et artificielle, ou par fixation des caractères hérités des ancêtres sauvages) chez les variétés cultivées qui en sont dérivées.

(4) Des ancêtres sauvages dont la toxicité est inconnue et peut-être intermédiaire, ont donné naissance aux deux groupes de variétés, douces et amères. La sélection a pu favoriser une toxicité réduite dans certains contextes bioculturels, et une augmentation de la toxicité dans d'autres (Johns, 1990). Cette hypothèse n'implique pas une séquence obligatoire dans l'apparition successive des variétés douces et amères. Elle admet la possibilité que les variétés douces et les variétés amères aient pu avoir chacune des origines multiples, alors que la toxicité a répondu à des multiples changements des pressions sélectives. Le flux génique et la sélection agissant de pair peuvent maintenir, ou même exagérer, les patrons de variation de la toxicité qui existent au sein des espèces sauvages ; ou bien ils peuvent créer de nouveaux patrons.

Les arguments en faveur de ces différentes hypothèses ne permettent pas de trancher, car l'ancêtre (ou les ancêtres) sauvage du manioc est inconnu, et des données quantitatives sur la toxicité des espèces sauvages du genre *Manihot* sont rares. Il y a 98 espèces du genre actuellement décrites mais les

Tableau 9.1 Teneur en HCN de la racine d'espèces spontanées de *Manihot* spp. et de variétés cultivées de *M. esculenta*.

	Teneur en HCN (mg par kg de poids frais)	Référence
Espèces spontanées du genre *Manihot*		
M. oligantha nesteli	62,3	Nassar et Fichtner, 1978
M. gracilis	97,2	Nassar et Fichtner, 1978
M. caerulescens	125,0	Nassar et Fichtner, 1978
M. zehntneri	125,8	Nassar et Fichtner, 1978
M. anomala	199,2	Nassar et Fichtner, 1978
M. tripartita	238,1	Nassar et Fichtner, 1978
M. saxicola	430,0	Bolhuis, 1954
Variétés cultivées de *M. esculenta*		
valeur minimale	10	Coursey, 1973
variétés douces	60-73	de Bruijn, 1973
gamme habituelle	30-150	Coursey, 1973
gamme normale	15-400	Coursey, 1973
variétés de l'Inde	35-490	Sinha and Nair, 1968
variétés amères du Mozambique	186-466	Ministry of Health, Mozambique, 1984
variétés amères	330-340	de Bruijn, 1973
variétés amères des Indiens Tukano	311-583	Dufour, 1988a

teneurs en cyanure des racines ne sont connues que pour moins de 10 % d'entre elles. Parmi les espèces sauvages considérées comme ayant contribué à l'origine du manioc, on trouve aussi bien des espèces à racines relativement peu toxiques (par exemple, *M. aesculifolia*: Rogers et Appan, 1973) que des espèces à racines riches en glucosides cyanogéniques (par exemple, *M. saxicola*: Bolhuis, 1954). Néanmoins, les données disponibles sur la toxicité des espèces sauvages de *Manihot* (tableau 9.1) permettent deux observations intéressantes. Dune part, la teneur en glucosides cyanogéniques des racines des espèces sauvages varie considérablement, depuis des concentrations faibles jusqu'à des concentrations élevées, de façon tout à fait comparable chez les variétés douces et amères de *M. esculenta*. D'autre part, la gamme des variations de la teneur en HCN des racines de différentes variétés de la seule espèce cultivée *M. esculenta* est supérieure à celle de tout le reste du genre *Manihot* connu à ce jour. L'espèce cultivée, à elle seule, inclut des variétés avec des racines plus douces que celles des espèces sauvages les moins toxiques, et d'autres variétés avec des racines plus amères que celles des espèces sauvages connues comme les plus toxiques.

Les observations, même si elles ne sont pas concluantes, confortent l'hypothèse (4) énoncée ci-dessus, plutôt que les alternatives plus simples. La variation continue de la teneur en HCN dans les variétés de *M. esculenta*, et l'absence de corrélation entre ce caractère et d'autres caractères phénotypiques

(Rogers et Fleming, 1973 ; Boster, 1985 ; Nye, 1991), permettent de réfuter l'origine unique de caractères « doux » ou « amer » (hypothèses 1 et 2), et apportent des arguments contre un fort conservatisme évolutif de la teneur en HCN impliqué par l'hypothèse (3). En accord avec Johns (1990) nous pensons que le cas du manioc pourrait être analogue à celui du sorgho, chez qui la sélection a pu produire des réductions ou des augmentations de la teneur des défenses chimiques anti-herbivores.

Nous pensons que la variation de la toxicité du manioc résulte de l'interaction entre sélection naturelle et sélection artificielle (figure 9.3). La force et la direction de la sélection naturelle (favorisant la toxicité) varient avec la présence des animaux consommateurs et avec la disponibilité des ressources qui permettent à la plante, en se développant rapidement, d'échapper à ses consommateurs ou à compenser les dégâts. La sélection naturelle en faveur de la toxicité sera plus forte quand la densité des animaux sera élevée, quand le sol sera pauvre ou lorsque d'autres conditions difficiles limiteront la capacité de la plante à compenser les pertes dues aux animaux consommateurs et aux parasites. La sélection artificielle varie également en intensité et direction. Comme pour beaucoup d'autres caractères des plantes cultivées (Boster, 1984b), la sélection naturelle qui détermine le niveau des défenses chimiques peut être amplifiée par la sélection artificielle, parce que le caractère est corrélé avec le rendement ; et le rendement est un facteur majeur dans la sélection du matériel de propagation. Par exemple, si le rendement dans un contexte bioculturel particulier, augmente avec la teneur des défenses chimiques de la plante, la sélection du matériel de propagation, basée sur le rendement, mène à une augmentation de la toxicité. Mais la sélection naturelle en faveur de la toxicité (et une sélection artificielle couplée, basée sur le rendement), même si elle est forte, peut être surmontée lorsque les cultivateurs ont besoin des variétés non toxiques pour utiliser les racines bouillies ou rôties (ou pour les mastiquer crues, ou pour en faire de la bière) et ne sélectionnent, pour les boutures, que les individus les plus doux, comme le font les Jívaro (Boster, 1984b).

Dans ce cas, la sélection artificielle contre la toxicité va prévaloir et les variétés douces se maintiendront (figure 9.3, A). Par contre, si les racines sont préparées de façon que les produits toxiques soient éliminés, les propriétés du produit final détoxiqué deviennent plus importantes pour déterminer les préférences que le goût ou la toxicité des racines crues ou bouillies. La sélection artificielle pour la « douceur » peut ainsi être relâchée, laissant la voie libre à la sélection naturelle et à la sélection artificielle basée sur le meilleur rendement. Lorsque les racines du manioc sont macérées et lavées pour la fabrication de la farine, par exemple, la sélection artificielle basée sur le rendement, ne s'oppose plus à la sélection naturelle. Ces deux formes de sélection couplées peuvent provoquer une augmentation de la toxicité des racines

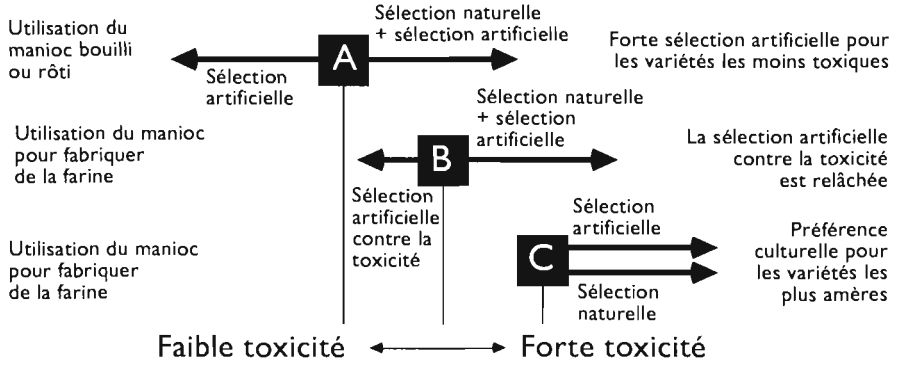


Figure 9.3
Modèle illustrant comment la toxicité du manioc peut évoluer en réponse à l'interaction entre sélection naturelle et sélection artificielle.

du manioc cultivé (figure 9.3, B). Il est même concevable que, dans certains cas, la détoxication résulte d'un *effet* fortuit de la préparation d'un produit stockable, à partir des variétés relativement peu toxiques, ne devenant une *fonction* importante de cette préparation qu'après une augmentation de la toxicité des racines. Cette augmentation serait le résultat du relâchement de la sélection artificielle pour la « douceur » laissant libre champ à la sélection naturelle couplée à la sélection artificielle basée sur le rendement. La vieille controverse à propos du rôle joué par la préparation du manioc amer – fabriquer de la farine *ou* détoxiquer – (Dole, 1978 ; Roosevelt, 1980 ; Nye, 1991) n'aurait ainsi plus lieu d'être. Accessoirement, la possibilité que des techniques de préparation élaborées aient pu précéder l'apparition de racines fortement toxiques devrait nous amener à interpréter avec prudence les artefacts (les éclats de quartzite provenant éventuellement de grattoirs à manioc analogues à celui de la figure 9.4) en tant que témoins archéologiques de la culture du manioc *amer* (DeBoer, 1975).

Chez quelques groupes, non seulement la sélection artificielle contre l'amertume est relâchée, mais il existe une *préférence* culturelle pour le goût de produits fabriqués à partir des variétés les plus amères (Dufour et Wilson, 1996, chapitre 55 du présent ouvrage). Dans ce cas la sélection naturelle, la sélection artificielle basée sur le rendement et la sélection artificielle en faveur de l'amertume agissent toutes dans le même sens (figure 9.3, C). Elles ont produit certaines variétés, parmi les plus amères connues (Dufour, 1988a).

Quelles sont les causes de l'immense variabilité génétique de la teneur en glucosides cyanogéniques des racines des variétés cultivées du manioc ? Trois causes plausibles peuvent être proposées. Les mutations somatiques pourraient être une cause majeure, étant donnée l'importance de la propaga-

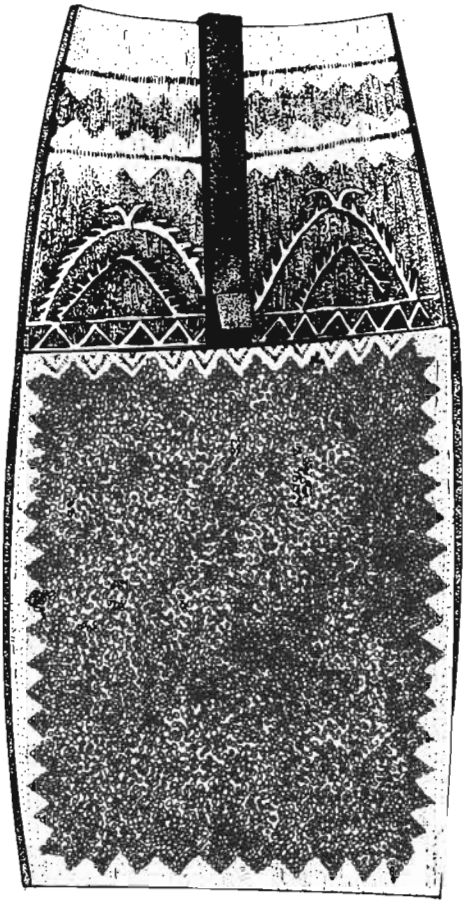


Figure 9.4
Grattoir à manioc fabriqué par les Baniwa, (groupe Arakan) du nord-ouest de l'Amazonie brésilienne, dont la nourriture de base est le manioc amer. La planche à râper est taillée dans du bois et porte des dessins peints (en haut). La surface du grattoir porte des minuscules éclats de quartzite enfoncés dans des petites perforations et collés avec de la résine. Longueur = 70 cm. Dessin de Diana Salas, basé sur une photographie de T. Koch Grünberg. Avec la permission de M. Janet (Florida International University).

tion végétative du manioc. La reproduction sexuée, au moins occasionnelle chez le manioc, permet à deux autres sources de variabilité d'entrer en jeu : la recombinaison (n'impliquant que le cultivar) et la capture de gènes par hybridation introgressive avec des espèces sauvages du genre *Manihot*.

Des observations de plus en plus nombreuses (*cf.* revue de Silvestre et Arraudeau, 1983) montrent que *M. esculenta* n'a pas qu'un seul ancêtre sauvage. Le manioc est une plante allotétraploïde extrêmement hétérozygote, dérivée d'une combinaison de deux taxons diploïdes. Il existe aussi des preuves que son évolution a entraîné la formation de complexes (*crop-wild-weed*) par hybridation introgressive des cultivars avec des espèces sauvages voisines, comme dans le cas de beaucoup d'autres plantes cultivées (de Wet et Harlan, 1975 ; Johns, 1989). Ce scénario, discuté par des chercheurs tels que Nassar (1978a,b,c), Jennings (1976), Coursey et Booth (1977) et Rogers et Appan (1973) ne peut être validé que si, au moins occasionnellement, des individus

provenant de graines (et incluant éventuellement des individus hybrides) sont utilisés pour la propagation végétative. Du fait que les agriculteurs bouturent en général cette plante, la reproduction sexuée du manioc n'a pas attiré beaucoup d'attention. De la même façon, en ce qui concerne une autre espèce cultivée pour ses tubercules, la pomme de terre, la documentation est très incomplète à propos du rôle de la reproduction sexuée (Johns, 1990). Pour le manioc, ce manque de données constitue un obstacle à notre compréhension des processus évolutifs lors de sa domestication.

Nous savons cependant que des plantules spontanées issues de graines de manioc sont utilisées par les cultivateurs indigènes, bien que le rendement de ces plants soit souvent assez faible (Jennings, 1976 ; Nassar, 1980). La possibilité de produire des graines viables est connue depuis les premières décennies de ce siècle (Cook, 1925). La fécondation croisée n'est pas obligatoire chez le manioc ; mais on observe une baisse de vigueur, souvent très importante, liée à l'autofécondation (Kawano *et al.*, 1978) ; néanmoins, des caractères de biologie florale, notamment la protogynie marquée (Rogers et Appan, 1973) favorisent l'allogamie. Etant donné que la plupart des fermiers indigènes de l'Amazonie possèdent un nombre élevé de variétés de manioc (10 à 100, ou plus) et que les variétés sont plantées ensemble dans les mêmes champs (Boster, 1983 ; Chernela, 1987 ; Kensinger, 1975), il y a beaucoup de possibilités de croisements entre variétés aussi bien qu'entre plantes de la même variété.

Des plantules spontanées (c'est-à-dire, non semées par les agriculteurs) se développent aussi dans les champs indigènes (Jennings, 1976 ; Boster, 1984b ; Kensinger, comm. pers.). Les agriculteurs les distinguent des boutures et elles sont soigneusement observées, leurs racines pouvant être consommées. Elles peuvent être choisies comme matériel de propagation si elles possèdent des traits utiles. Kensinger (comm. pers.) a observé la production de graines de manioc cultivé par les Cashinahua du sud-est du Pérou, qui n'utilisent traditionnellement que des variétés douces. Il a aussi observé que les plantules spontanées rencontrées dans les champs atteignent une taille qui permet leur récolte mais que les femmes qui les récoltent se plaignent du fait que leurs tubercules ont une texture trop fibreuse ou une veine centrale ligneuse trop grande. Les Cashinahua ne replantent pas le manioc à l'époque de la récolte, mais utilisent plutôt des boutures venant des plantes non récoltées ; il est donc difficile d'estimer la probabilité que ces pieds spontanés soient incorporés dans le lot de variétés reproduites de façon clonale. Boster (1984b : 41) décrit les connaissances des Aguaruna sur les plantules spontanées du manioc et l'usage qu'ils en font, insistant sur le fait que ces plantules sont la source la plus importante de nouvelles combinaisons génétiques, en dépit de leur faible fréquence apparente. Quelques femmes, en trouvant une plantule spontanée, notent sa posi-

tion et attendent que la plante arrive à mâturité. Les racines sont alors prélevées, cuites et testées pour leur amertume. Si elles sonr amères, la tige est rejetée. Si les racines ne sont pas amères, les tiges seront replantées et le clone traité comme n'importe quelle autre variété.

Nous pensons que les plantules spontanées de manioc adoptées comme matériel de propagation par les cultivateurs indigènes incluent non seulement celles issues des croisements intra- et intervariétaux de la plante cultivée, mais aussi des plantules résultant des hybridations interspécifiques. Le manioc est interfertile avec la plupart des espèces spontanées du genre *Manihot*, produisant des plantules viables dans des croisements expérimentaux avec la plupart des espèces testées (Jennings, 1976). L'hybridation interspécifique a joué un rôle important dans les programmes d'amélioration génétique (Jennings, 1976 ; Martin, 1976) ; mais son existence dans les champs des cultivateurs indigènes n'a apparemment jamais été confirmée. Les espèces qui s'hybrident facilement avec *M. esculenta* incluent les formes à faible teneur en cyanure (*M. oligantha* subsp. *nesteli*: Nassar, 1980) aussi bien que celles dont les racines très toxiques (*M. saxicola*: Bolhuis, 1954 ; Coursey et Booth, 1977). Suite aux observations sur des espèces « sauvages » de *Manihot* existant comme mauvaises herbes dans les champs du manioc (Balée et Gély, 1989), il est tentant d'attribuer une origine *via* l'hybridation interspécifique à au moins une partie des plantules spontanées observées par les anthropologues, (Nassar, 1978a, b, c ; Rogers et Appan, 1973 ; Hames, 1983).

Les données ethnographiques semblent donc soutenir les hypothèses de Jennings (1976) qui attribuent un rôle central dans la diversification évolutive du manioc cultivé – bien qu'il soit propagé par boutures – à la production des plantules spontanées, y compris d'hybrides entre le manioc et ses ancêtres sauvages. Nous pouvons en conclure que lors de la domestication du manioc, la reproduction sexuée – y compris l'hybridation interspécifique – a joué aussi un rôle majeur dans l'évolution du trait sur lequel porte la présente étude, à savoir, la toxicité des racines du manioc. Le mode de reproduction du manioc cultivé, dans lequel la recombinaison créé une diversité de génotypes qui sont ensuite fixés par la propagation végétative, entraîne une diversification variétale rapide et extensive. C'est, en effet, une caractéristique du manioc, qui comprend probablement plusieurs milliers de variétés dans le monde (Silvestre et Barraudeau, 1983). Les données concernant les mécanismes génétiques à la base de l'évolution du manioc constituent donc un ensemble cohérent.

Mais il est plus difficile de déterminer quelles ont été les pressions de sélection à l'origine de cette évolution ; car le contexte écologique de l'agriculture indigène a souvent été transformé de façon méconnaissable. Les so-

ciétés de la plaine alluviale de l'Amazone sont toutes éteintes ou se sont enfuies dans des zones refuges. Les densités des mammifères consommateurs et la répartition des insectes potentiellement actifs sur le manioc ont été modifiées, ainsi que la répartition géographique des autres parasites. Les systèmes de culture du manioc sont de plus en plus simplifiés par réduction du nombre de variétés en mélange dans les champs. Néanmoins, notre évaluation des coûts et des bénéfices de la toxicité et de la répartition des variétés parmi les sociétés amazoniennes, nous amène à penser que la sélection sur la teneur en HCN a agit dans deux directions, en fonction du contexte. Il y a eu réduction des taux de glucosides cyanogéniques chez les groupes qui cultivent le manioc comme légume et augmentation de la teneur de ces défenses chimiques chez la plupart des groupes qui fabriquent de la farine de manioc. Cette double hypothèse pourrait être confrontée aux données archéologiques, d'une part, et précisée d'autre part « *in situ* », sur des parcelles expérimentales.

Conclusions

Pour l'écologiste, le débat sur les avantages de l'amertume du manioc fait penser aux discussions du siècle dernier – qui se sont poursuivis jusqu'à il y a environ 25 ans – sur la signification adaptative des composés allélochimiques (Fraenkel, 1959) et autres défenses contre les consommateurs, comme les fourmis protectrices des plantes (Janzen, 1966; McKey, 1988). Le fait que ces débats, parfois laissés en sommeil mais jamais menés jusqu'à un aboutissement, aient persisté pendant des décennies s'explique de deux façons. Tout d'abord, aucun mode de défense n'est absolu. Ensuite, les intervenants des deux bords fondaient leurs opinions, non pas sur des expériences contrôlées, mais sur des observations comparées. Dès que les expériences cruciales ont été réalisées (voir par exemple: Janzen, 1966) la situation devint beaucoup plus par claire.

Les hypothèses que nous proposons sur les avantages de l'amertume du manioc doivent être vérifiées par des tests expérimentaux; et ceci serait probablement le seul moyen de faire aboutir le débat. Les expériences idéales pour tester l'hypothèse que le manioc amer est plus résistant aux animaux consommateurs que le manioc doux devraient être conduites dans des zones de culture traditionnelle du manioc, dans des contextes écologiques semblables à ceux dans lequel cette culture a évolué. Parce que les mammifères prédateurs des racines semblent jouer un rôle important, un test adéquat nécessiterait des sites où la densité des mammifères est encore suffisamment élevée. Ces expériences devraient utiliser des variétés douces et amères bien adaptées aux conditions abiotiques locales pour éviter que les effets de la teneur en HCN soient confondus par d'autres différences (Dufour, 1988b), plantées selon des densités et des

configurations comparables, car l'attaque des animaux consommateurs sur une variété peut être influencée par sa densité relative et sa localisation dans le champ. En effet, les variétés les plus sensibles bénéficient d'une certaine protection quand elles sont entourées de variétés plus résistantes, les animaux n'entrant plus dans la parcelle (Coursey et Booth, 1977 ; Rosling, 1987 ; Balée et Gély, 1989). De même, le manioc doux, planté à densité faible dans un champ de manioc amer, peut être protégé par sa faible fréquence, dans un système analogue à un mimétisme Batésien classique, mimétisme d'un modèle toxique par un imitateur appétant (voir Till-Bottraud et Gouyon, 1992). Finalement, la teneur en cyanure des racines des variétés utilisées dans les expériences, aussi bien que les modèles de variation intravariétale de la teneur en HCN, devraient être quantifiés, ce qui est rarement le cas pour les observations dont nous disposons sur la consommation par les animaux. Par exemple, l'observation de pécaris consommant les racines du manioc « amer » n'est pas très utile si on ne sait pas où la variété en question se situe dans la gamme d'amertume, les racines du manioc « amer » comportent de 100 à plus de 500 mg de HCN par kg de poids frais.

En l'absence de telles expériences, nous ne serons jamais certains d'avoir compris le rôle des glucosides cyanogéniques dans la résistance du manioc cultivé vis-à-vis des animaux consommateurs et des parasites, et nous ne pourrons pas prédire les conséquences de l'adoption à grande échelle des variétés pauvres en HCN. Étant donné l'importance de la teneur en HCN au cours l'évolution qui a conduit vers les formes cultivées du manioc et compte tenu de notre méconnaissance des causes précises de cette évolution, nous devons rester très prudents lors d'introduction de variétés pauvres en HCN chez des agriculteurs mal préparés à survivre en cas de destruction des récoltes.

Références

Adegbola, A.A. (1977). Methionine as an additive to cassava-based diets. In Nestel, B. et Graham, M. (eds.) *Cassava as Animal Feed*, pp. 9-17. Monograph IDRC-095e (Ottawa : International Development Research Centre)

Aspelin, P.L. (1975). *External Articulation and Domestic Production; the Artifact Trade of the Mamaindé of Northwestern Mato Grosso, Brazil.* Ph.D. Thesis, Cornell University, Ithaca, New York

Atsatt, P.R. et O'Dowd, D. (1976). Plant defense guilds. *Science*, 193, 24-29

Ayanru, D.K.G. et Sharma, V.C. (1984). Changes in total cyanide content of tissues from cassava plants infected by mites (*Mononychellus tunajoa)* and mealybugs (*Phenacoccus manihoti*). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 12, 35-46

Balée, W. (1984). The ecology of ancient Tupi warfare. In Ferguson, R.B. (ed.) *Warfare, Culture, and Environment*, pp. 241-265 (New York: Academic Press)

Balée, W. (1992). People of the fallow: a historical ecology of foraging in lowland South America. In Redford, K.H. et Padoch, C. (eds) *Conservation of Neotropical*

Forests: Working from Traditional Resource Use, pp. 35-57 (New York: Columbia University Press)

Balée, W. et Gély, A. (1989). Managed forest succession in Amazonia: The Ka'apor case. In Posey, D.A. et Balée, W. (eds.) *Resource Management in Amazonia: Indigenous and Folk Strategies*, pp. 129-158. *Advances in Economic Botany*, 7 (Bronx, New York: New York Botanical Garden)

Beckerman, S. (1975). *The Cultural Energetics of the Bari (Motilones Bravos) of Northern Colombia*. Ph.D. Thesis, University of New Mexico

Beckerman, S. (1983). Does the swidden ape the jungle? *Human Ecology*, 11, 1-12

Beckerman, S. (1987). Swidden in Amazonia and the Amazon rim. In Turner, B.L., II et Brush, S.B. (eds) *Comparative Farming Systems*, pp. 55-94 (New York et London: The Guilford Press)

Beesley, S., Compton, S. et Jones, D. (1985). Rhodanese in insects. *Journal of Chemical Ecology*, 11, 45-50

Bellotti, A.C., Hershey, C. et Vargas, O. (1985). Recent advances in resistance to insect and mite pests of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). In Cock, J.H. et Reyes, J.A. (eds) *Cassava: Research, Production and Utilization*, pp. 441-470 (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Bellotti, A. et van Schoonhoven, A. (1978). Mite and insect pests of cassava. *Annual Review of Entomology*, 23, 39-67

Bernays, E.A., Chapman, R.F., Leather, E.M. et McCaffery, A.R. (1977). The relationship of *Zonocerus variegatus* (L.) (Acridoidea: Pyrgomorphidae) with cassava (*Manihot esculenta*). *Bulletin of Entomological Research*, 67, 391-404

Bolhuis, G.G. (1954). The toxicity of cassava roots. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 2, 176-185

Boster, J.S. (1983). A comparison of the diversity of Jivaroan gardens with that of the tropical forest. *Human Ecology*, 11, 47-68

Boster, J.S. (1984a). Inferring decision making from preferences and behavior: an analysis of Aguaruna Jivaro manioc selection. *Human Ecology*, 12, 343-358

Boster, J.S. (1984b). Classification, cultivation, and selection of Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae). In Prance, G.T. et Kallunki, J.A. (eds) *Ethnobotany in the Neotropics*, pp. 34-47. *Advances in Economic Botany*, 1 (Bronx, New York: New York Botanical Garden)

Boster, J.S. (1985). Selection for perceptual distinctiveness: evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany*, 39, 310-25

Bourdoux, P., Mafuta, M., Hanson, A. et Ermans, A.M. (1980). Cassava toxicity: the role of linamarin. In Ermans, A.M., Mbulamoko, N.M., Delange, F. et Ahluwalia, R. (eds) *Role of Cassava in the Etiology of Endemic Goitre and Cretinism*, pp. 15-27. Monograph IDRC-136e (Ottawa: International Development Research Centre)

Box, L. et Box-Lasocki, B. (1982). Bread of the earth: cassava cultivation, processing and consumption among Amerindians. In Box, L. et Doorman, F. (eds) *Man & Manihot. Volume I. Case Studies on Cassava Cultivators*, pp. 1-36. Mededelingen van de Vakgroepen Sociologie van de Landbouwhogeschool, No. 3 (Wageningen: Agricultural University)

Carneiro, R.L. (1961). Slash-and-burn cultivation among the Kuikuru and its implications for cultural development in the Amazon Basin. In Wilbert, J. (ed.) *The Evolution of Horticultural Systems in Native South America, Causes and Consequences: a Symposium*, pp. 47-67. *Antropologica*, supplementary publication no. 2 (Caracas, Venezuela: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle)

Carneiro, R.L. (1983). The cultivation of manioc among the Kuikuru of the Upper Xingu. In Hames, R.B. et Vickers, W.T. (eds) *Adaptive Responses of Native Amazonians*, pp. 65-111 (New York: Academic Press)

Castric, P.A. (1981). The metabolism of hydrogen cyanide by bacteria. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 233-261 (London: Academic Press)

Charavanapavan, C. (1944). Studies in manioc and limabeans with special reference to their utilization as harmless food. *Tropical Agriculturalist*, **100**, 164-168

Chernela, J.M. (1987). Os cultivares de mandioca na área do Uaupés (Tukâno). In Ribeiro, B. (ed.) *SUMA: Etnológica Brasileira, I, Etnobiologia*, pp. 151-158 (Petrópolis: FINEP)

Chew, M.Y. et Boey, C.G. (1972). Rhodanese of tapioca leaf. *Phytochemistry*, **11**, 167-169

Cock, J.H. (1973). Cyanide toxicity in relation to the cassava research program of CIAT in Colombia. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 37-40. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Cock, J.H. (1982). Cassava: a basic energy source in the tropics. *Science*, **218**, 755-762

Cock, J.H. (1985). *Cassava. New Potential for a Neglected Crop* (Boulder et London: Westview Press)

Coley, P.D., Bryant, J.P. et Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, **230**, 895-899

Conchie, J. et MacDonald, D.C. (1959). Glycosidases in the mammalian alimentary tract. *Nature* (London), **184**, 1233-1235

Cook, O.F. (1925). Peru as a center of domestication. *Journal of Heredity*, **16**, 33-45

Cooke, R.D. et Coursey, D.G. (1981). Cassava: a major cyanide-containing food crop. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 93-114 (London: Academic Press)

Cooke, R.D., Blake, G.G. et Battershill, J.M. (1978). Purification of cassava linamarase. *Phytochemistry*, **17**, 381-383

Cooke, R.D. et de la Cruz, E.M. (1982). The changes in cyanide content of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) tissues during plant development. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 33, 269-275

Coursey, D.G. (1973). Cassava as food: toxicity and technology. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 27-36 (Ottawa: International Development Research Centre)

Coursey, D.G. et Booth, R.H. (1977). Root and tuber crops. In Leakey, C.L.A. et Wills, J.B. (eds) *Food Crops of the Lowland Tropics*, pp. 75-96 (Oxford: Oxford University Press)

DeBoer, W.R. (1975). The archaeological evidence for manioc cultivation: a cautionary note. *American Antiquity*, **40**, 419-433

DeBruijn, G.H. (1971). *Etude du caractère cyanogénétique du manioc (Manihot esculenta* Crantz). Mededelingen Landbouwhogeschool, 71-13 (Wageningen: Agricultural University)

DeBruijn, G.H. (1973). The cyanogenic character of cassava (*Manihot esculenta*). In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 43-48 Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

DeBruijn, G.H. (1983). Toward lower levels of cyanogenesis iun cassava. In Delange, F. et Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid: Research and Public Health Issues*, pp. 119-122. Monograph IDRC-207e (Ottawa: International Development Research Centre)

Denevan, W.M. (1971). Campa subsistence in the Gran Pajonal, Eastern Peru. *The Geographical Review*, **61**, 496-518

DeWet, J.M.J. et Harlan, J.R. (1975). Weeds and domesticates: evolution in the manmade habitat. *Economic Botany*, **29**, 99-107

Dillon, P., Lowrie, S. et McKey, D. (1983). Disarming the "mala mujer": prevention of latex flow by a sphingid larva. *Biotropica*, **15**, 112-116

Dole, G.E. (1960). Techniques of preparing manioc flour as a key to culture history in tropical America. In Wallace, A.F.C. (ed) *Men and Cultures*, pp. 241-248 (Philadelphia: University of Pennsylvania Press)

Dole, G.E. (1978). The use of manioc among the Kuikuru: some interpretations. In Ford, R.I. (ed.) *The Nature and Status of Ethnobotany*, pp. 217-247. Anthropological Papers No. 67 (Ann Arbor: University of Michigan, Museum of Anthropology)

Doorman, F. (1982a). From Matta to the market: consequences of market incorporation among Amerindian cassava cultivators in a Surinam village. In Box, L. et Doorman, F. (eds) *Man & Manihot, Volume I. Case Studies on Cassava Cultivators*, pp. 37-70. Mededelingen van de Vakgroepen Sociologie van de Landbouwhogeschool, No. 3 (Wageningen: Agricultural University)

Doorman, F. (1982b). A matter of taste as a matter of fact: the socioeconomic context of technological change among cassava cultivators in a northern Colombian village. In Box, L. et Doorman, F. (eds) *Man & Manihot, Volume I. Case Studies on Cassava Cultivators*, pp. 71-111. Mededelingen van de Vakgroepen Sociologie van de Landbouwhogeschool, No. 3 (Wageningen: Agricultural University)

Dufour, D.L. (1985). Manioc as a dietary staple: implications for the budgeting of time and energy in the northwest Amazon. In Cattle, D.J. et Schwerin, K.H. (eds) *Food Energy in Tropical Ecosystems*, pp. 1-20 (New York: Gordon et Breach)

Dufour, D.L. (1988a). Cyanide content of cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) cultivars used by Tukanoan Indians in northwest Amazonia. *Economic Botany*, **42**, 255-266

Dufour, D.L. (1988b). The composition of some foods used in northwest Amazonia. *Interciencia*, **13**, 83-86

Dufour, D.L. et Wilson, W.M. (1996). La douceur de l'amertume : une ré-évaluation des choix du manioc amer par les Indiens Tukano d'Amazonie. *Chapitre 55 du présent ouvrage*, pp. 875–896

Ermans, A.M., Mbulamoko, N.M., Delange, F. et Ahluwalia, R. (eds) *Role of Cassava in the Etiology of Endemic Goitre and Cretinism*. Monograph IDRC-136e (Ottawa: International Development Research Centre)

Farabee, W.C. (1918). *The Central Arawaks*. Anthropological Publications, Volume **9** (Philadelphia:University of Pennsylvania)

Farabee, W.C. (1924). *The Central Caribs*. Anthropological Publications, Volume **10**. (Philadelphia: University of Pennsylvania)

Fraenkel, G.S. (1959). The *raison d'être* of secondary plant substances. *Science*, **129**, 1466-1470

Fresco, L.O. (1986). *Cassava in Shifting Cultivation. A Systems Approach to Agricultural Technology Development in Africa* (Amsterdam: Royal Tropical Institute)

Fry, W.E. et Myers, D.F. (1981). Hydrogen cyanide metabolism by fungal pathogens of cyanogenic plants. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 321-334 (London: Academic Press)

Galvão, E. (1963). Elementos basicos da horticultura de subsistencia indigena. *Revista do Museu Paulista*, 14, 120-144

Gold, C.S. et Altieri, M.A. (1989). The effects of intercropping and mixed varieties of predators and parasitoids of cassava whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) in Colombia. *Bulletin of Entomological Research*, **79**, 115-121

Gold, C.S., Altieri, M.A. et Bellotti, A.C. (1989a). Effects of intercrop competition and differential herbivore numbers on cassava growth and yields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **26**, 131-146

Gold, C.S., Altieri, M.A. et Bellotti, A.C. (1989b). Effects of cassava varietal mixtures on the whiteflies *Aleurotrachelus socialis* and *Trialeurodes variabilis* in Colombia. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 53, 195-202

Gómez, G.G. (1977). Life-cycle swine feeding systems with cassava. In Nestel, B. et Graham, M. (eds) *Cassava as Animal Feed*, pp. 65-71. Monograph IDRC-095e (Ottawa: International Development Research Centre)

Gómez, G., Valdivieso, M., Santos, J. et Hoyos, C. (1983). Evaluation of cassava root meal prepared from low- or high-cyanide containing cultivars in pig and broiler diets. *Nutrition Reports International*, **28**, 693-704

Gregory, K.F. (1977). Cassava as a substrate for single-cell protein production: microbiological aspects. In Nestel, B. et Graham, M. (eds) *Cassava as Animal Feed*, pp. 72-78. Monograph IDRC-095e (Ottawa: International Development Research Centre)

Grenand, F. (1996). Le manioc amer dans les basses terres d'Amérique tropicale : du mythe à la commercialisation. *Chapitre 43 du présent ouvrage*, pp. 699–716

Hahn, S.K. (1983). Cassava research to overcome the constraints to production and use in Africa. In Delange, F. et Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid: Research and Public Health Issues*, pp. 93-102. Monograph IDRC-207e (Ottawa: International Development Research Centre)

Hahn, S.K. et Keyser, J. (1985).Cassava: a basic food of Africa. *Outlook on Agriculture*, **14**, 95-99

Hames, R. (1983). Monoculture, polyculture and polyvariety in tropical forest swidden cultivations. *Human Ecology*, **11**, 13-34

Harner, M.J. (1972). *The Jívaro: People of the Sacred Waterfall* (New York: Doubleday Anchor)

Hawkes, J.G. (1989). The domestication of roots and tubers in the American tropics. In Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming. The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 481-503 (London:Unwin Hyman)

Hegnauer, R. (1962). *Chemotaxonomie der Pflanzen*. I. (Basel and Stuttgart: Birkhäuser-Verlag)

Herren, H.R. et Neuenschwander, P. (1991). Biological control of cassava pests in Africa. *Annual Review of Entomology*, **36**, 257-283

Hill, D.C. (1973). Chronic cyanide toxicity in domestic animals. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 105-111. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Hill, D.C. (1977). Physiological and biochemical responses of rats given potassium cyanide or linamarin. In Nestel, B. et Graham, (eds.) *Cassava as Animal Feed*, pp. 33-42. Monograph IDRC-095e (International Development Research Centre: Ottawa)

Holleman, L.W.J. et Aten, A. (1956). *Processing of Cassava and Cassava Products in Rural Industries*. FAO Agricultural Review Paper, 54 (Rome: FAO)

Hösel, W. (1981). The enzymatic hydrolysis of cyanogenic glucosides. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 217-232 (London: Academic Press)

Jackson, F.L.C. (1996). Les conséquences bioculturelles de la consommation du manioc (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l'homme. *Chapitre 30 du présent ouvrage*, pp. 511–536

Janssen, W., de Jong, G. et Doorman, F. (1982). Sour starch and sweet profits: social production and marketing in the Cauca Valley, Colombia. In Box, L. et Doorman, F. (eds) *Man & Manihot, Volume I. Case Studies on Cassava Cultivators*, pp. 112-153. Mededelingen van de Vakgroepen van de Landbouwhogeschool, No. 3 (Wageningen: Agricultural University)

Janzen, D.H. (1966). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, **20**, 249-275

Jennings, D.L. (1976). Cassava. *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae). In Simmonds, N.W. (ed.) *Evolution of Crop Plants*, pp. 81-84 (London: Longman)

Johns, T. (1989). A chemical-ecological model of root and tuber domestication in the Andes. In Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming. The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 504-519 (London: Unwin Hyman)

Johns, T. (1990). *With Bitter Herbs They Shall Eat It. Chemical Ecology and the Origins of Human Diet and Medicine* (Tucson: University of Arizona Press)

Jones, D.A. (1981). Cyanide and coevolution. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 509-516 (London: Academic Press)

Kakes, P. (1989). An analysis of the costs and benefits of the cyanogenic system in *Trifolium repens* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 77, 111-118

Kakes, P. (1990). Properties and functions of the cyanogenic system in higher plants. *Euphytica*, 48, 25-43

Kawano, K., Amaya, A., Daza, P. et Rios, M. (1978). Factors affecting efficiency of hybridization and selection in cassava. *Crop Science*, **18**, 373-376

Kensinger, K.M. (1971). Manioc and the Cashinahua (Peru). Paper presented at the 70th Annual Meeting of the American Anthropological Society, Washington, D.C.

Kensinger, K.M. (1975). Studying the Cashinahua. In Dwyer, J. (ed.) *The Cashinahua of Eastern Peru*, pp. 9-86. Studies in Anthropology and Material Culture, 1 (Providence, Rhode Island: The Haffenreffer Museum of Anthropology, Brown University)

Khajarern, S., Khajarern, J.M., Kitpanit, N. et Müller, Z.O. (1977). Cassava in the nutrition of swine. In Nestel, B. et Graham, M. (eds) *Cassava as Animal Feed*, pp. 56-64. Monograph IDRC-095e (Ottawa: International Development Research Centre)

Lancaster, P.A., Ingram, J.S., Lim, M.Y. et Coursey, D.G. (1982). Traditional cassava-based foods: survey of processing techniques. *Economic Botany*, **36**, 12-45

Lathrap, D.W. (1970). *The Upper Amazon* (New York: Praeger)

Linares, O.F. (1976). "Garden hunting" in the American tropics. *Human Ecology*, 4, 331-349

Lizarralde, R. et Beckerman, S. (1982). Historia contemporanea de los Bari. *Antropologica*, 58, 3-52

Lozano, C. (1985). Fungal diseases. In Cock, J.H. et Reyes, J.A. (eds) *Cassava: Research, Production and Utilization*, pp. 527-555 (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Lozano, J.C., Byrne, D. et Bellotti, A., 1980. Cassava/ecosystem relationships and their influence on breeding strategy. *Tropical Pest Management*, **26**, 180-187

Maner, J.H. et Gómez, G. (1973). Implications of cyanide toxicity in animal feeding studies using high cassava rations. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 113-120. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Martin, F.W. (1976). Cytogenetics and plant breeding of cassava. A review. *Plant Breeding Abstracts*, **46**, 909-916

McKey, D. (1988). Promising new directions in the study of ant-plant mutualisms. In Greuter, W. et Zimmer, B. (eds) *Proceedings of the XIVth International Botanical Congress*, pp. 335-355 (Königstein/Taunus, Germany: Koeltz)

Medina, J.T. (1934). The discovery of the Amazon according to the account of Frian Gaspar de Carvajal and other documents. (B.T. Lee, translator) In Heaton, H.C. (ed.) Special Publication No. 17 (New York: American Geographical Society)

Ministry of Health, Mozambique (1984). Mantakassa: an epidemic of spastic paraparesis associated with chronic cyanide intoxification in a cassava staple

area of Mozambique. 2. Nutritional factors and hydrocyanic acid content of cassava products. *Bulletin of the World Health Organization*, **62**, 485-492

Miracle, M.P. (1967). *Agriculture in the Congo Basin - Tradition and Change in African Rural Economies* (Madison: University of Wisconsin Press)

Montgomery, R.D. (1969). Cyanogens. In Liener, I.E. (ed.) *Toxic Constituents of Plant Foodstuffs*, pp. 143-157 (New York: Academic Press)

Nartey, F. (1981). Cyanogenesis in tropical feeds and foodstuffs. In Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) *Cyanide in Biology*, pp. 115-132 (London: Academic Press)

Nassar, N.M.A. (1978a). Conservation of the genetic resources of cassava (*Manihot esculenta*). Determination of wild species localities with emphasis on probable origin. *Economic Botany*, **32**, 311-320

Nassar, N.M.A. (1978b). Wild Manihot species of central Brazil for cassava breeding. *Canadian Journal of Plant Science*, **58**, 257-261

Nassar, N.M.A. (1978c). Some further species of *Manihot* with potential value to cassava breeding. *Canadian Journal of Plant Science*, **58**, 915-916

Nassar, N.M.A. (1980). Attempts to hybridize wild Manihot species with cassava. *Economic Botany*, **34**, 1315

Nassar, N.M.A. et Costa, C.P. (1977). Tuber formation and protein content in some wild cassava (Mandioca) species native of central Brazil. *Experientia*, **33**, 1304-1306

Nassar, N.M.A. et Fichtner, S.S. (1978). Hydrocyanic acid content in some wild *Manihot* (cassava) species. *Canadian Journal of Plant Science*, **58**, 577-578

Nayar, J.K. et Fraenkl, G. (1963). The chemical basis of host selection in the Mexican bean beetle *Epilachna varvivestris*. *Annals of the Entomological Society of America*, **56**, 174-178

Nestel, B. et Graham, M. (eds) (1977). *Cassava as Animal Feed*. Monograph IDRC-095e (Ottawa: International Development Research Centre)

Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) (1973). *Chronic Cassava Toxicity*. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Nordenskiold, E. (1924). *The Ethnography of South America Seen From Mojos in Bolivia*. Comparative Ethnographical Studies, **3** (Göteborg: Elanders Boktryckeri Aktiebolag)

Nye, M.M. (1991). The mis-measure of manioc (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae). *Economic Botany*, **45**, 47-57

Oke, O.L. (1973). The mode of cyanide detoxication. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 97-104. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Okezie, B.O. et Kosikowski, F.V. (1982). Cassava as a food. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, **17**, 259-275

Parker, B.L. et Booth, R.H. (1979). Storage of cassava chips (*Manihot esculenta*): insect infestation and damage. *Experimental Agriculture*, **15**, 145-151

Pereira, J.F., Seigler, D.S. et Splittstoesser, W.E. (1981). Cyanogenesis in sweet and bitter cultivars of cassava. *Horticultural Science*, **16**, 776-777

Pinton, S. (1965). Les Barí. *Journal de la Société des Américanistes*, 54, 247-333

Purseglove, J.W. (1968). *Tropical Crops. Dicotyledons*. 2 vols. (London: Longmans Green and Co.)

Reed, J.D., McDowell, R.E., Van Soest, P.J. et Horvath, P.J. (1982). Condensed tannins: a factor limiting the use of cassava forage. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 33, 213-220

Rogers, D.J. et Appan, S.G. (1973). *Manihot, Manihotoides*. Flora Neotropica, Monograph No. 13 (New York: Hafner Press)

Rogers, D.J. et Fleming, H.S. (1973). A monograph of *Manihot esculenta* with an explanation of the taximetric methods used. *Economic Botany*, 27, 1-113

Rogers, D.J. et Milner, M. (1963). Amino acid profile of manioc leaf protein in relation to nutritive value. *Economic Botany*, 17, 211-216

Roosevelt, A.C. (1980). *Parámana: Prehistoric Maize and Manioc Subsistence Along the Amazon and Orinoco* (New York: Academic Press)

Rosling, H. (1987). *Cassava Toxicity and Food Security*. UNICEF African Household Food Security Programme (Uppsala, Sweden: Tryck kontakt)

Sadik, S. et Hahn, S.K. (1973). Cyanide toxicity and cassava research at the International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 41-42. Monograph IDRC-010e (Ottawa: International Development Research Centre)

Schaefers, G.A. (1977). Grasshoppers (*Zonocerus* spp.) on cassava in Africa. In Brekelbaum, T., Bellotti, A. et Lozano, J.C. (eds) *Proceedings. Cassava Protection Workshop*, pp. 221-226. (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Schultz, J.C. (1988). Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69, 896-897

Schwerin, K.H. (1971). The bitter and the sweet. Some implications of techniques for preparing manioc. Paper presented at the 70th Annual Meeting of the American Anthropological Association, Washington, D.C.

Schwerin, K.H. (1985). Food crops in the tropics. In Cattle, D.J. et Schwerin, K.H. (eds) *Food Energy in Tropical Ecosystems*, pp. 255-285 (New York: Gordon and Breach)

Seigler, D.S. et Pereira, J.F. (1981). Modernized preparation of casave in the Llanos Orientales of Venezuela. *Economic Botany*, 35, 356-62

Sidorowicz, J. (1974). Rodents feeding on cassava, *Manihot esculenta* Granz. [sic], in Zambia. *Mammalia*, 38, 344-346

Silvestre, P. et Arraudeau, M. (1983). *Le Manioc*. Techniques Agricoles et Productions Tropicales, 32 (Paris: Maisonneuve et LaRose)

Sinha, S.K. et Nair, T.V.R. (1968). Studies on the variability of cyanogenic glucoside content in cassava tubers. *Indian Journal of Agricultural Science*, 38, 958-963

Sörbo, B. (1975). Thiosulfate sulfurtransferase and mercaptopyruvate sulfurtransferase. In Greenberg, D.M. (ed.) *Metabolism of Sulfur Compounds*, pp. 433-456. *Metabolic Pathways*, Vol. VII, 3rd edition (New York: Academic Press)

Spath, C.D. (1971). The toxicity of manioc as a determinant of settlement patterns. Paper presented at the 70th Annual Meeting of the American Anthropological Association, Washington, D.C.

Spath, C.D. (1981). Getting to the meat of the problem: some comments on protein as a limiting factor in Amazonia. *American Anthropologist*, **83**, 377-379

Strong, D.R., Jr., Lawton, J.H. et Southwood, T.R.E. (1984). *Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms* (Oxford: Blackwell)

Teri, J.M., Thurston, H.D. et Lozano, J.C. (1977). The Cercospora leaf diseases of cassava. In Brekelbaum, T., Bellotti, A. et Lozano, J.C. (eds) *Proceedings. Cassava Protection Workshop*, pp. 101-116 (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Thaman, R.R. et Thomas, P.M. (1985). Cassava and change in Pacific island food systems. In Cattle, D.J. et Schwerin, K.H. (eds) *Food Energy in Tropical Ecosystems*, pp. 189-226 (New York: Gordon and Breach)

Thurston, H.D. (1977). Summary conclusions and recommendations. In Brekelbaum, T., Bellotti, A. et Lozano, J.C. (eds) *Proceedings. Cassava Protection Workshop*, pp. 239-244 (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Till-Bottraud, I. et Gouyon, P.-H. (1992). Intra- versus interplant Batesian mimicry? A model on cyanogenesis and herbivory in clonal plants. *The American Naturalist*, **139**, 509-520

van Schoonhoven, A. (1977). Thrips on cassava: economic importance, mechanisms and sources of resistance. In Brekelbaum, T., Bellotti, A. et Lozano, J.C. (eds) *Proceedings. Cassava Protection Workshop*, pp. 177-180 (Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical)

Vennesland, B., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds) (1981). *Cyanide in Biology* (London: Academic Press)

Walters, R.F. (1971). *Shifting Cultivation in Latin America*. FAO Forestry Development Paper No. 17 (Rome: FAO)

Wood, T. (1966). The isolation, properties, and enzymic breakdown of linamarin from cassava. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 17, 85-90

RÉPONSES DES DAYAK DE KALIMANTAN AUX FRUCTIFICATIONS MASSIVES
et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture

Michael R. DOVE

Introduction

Les Kantu', population tribale Dayak de l'ouest de Kalimantan (Indonésie), croient que les Esprits considèrent les Hommes de la même façon qu'eux-mêmes perçoivent les sangliers – c'est-à-dire, comme leurs gibiers. Ainsi, pour les Kantu', les êtres humains étant le gibier du monde des Esprits, tous leurs maux résultent de la « chasse » dont ils subissent les conséquences. Cette métaphore indigène nous offre une intéressante perspective sur la relation entre Nature et Culture dans la forêt tropicale.

Les recherches sur la forêt tropicale, aussi bien dans leurs fondements théoriques que dans leurs méthodologies, ont été depuis longtemps caractérisées par une dichotomie implicite entre Nature et Culture. Dans les études de l'environnement on a exclu les êtres humains du champ d'analyse, souvent en raison d'une prétendue rigueur scientifique. De même, les recherches portant sur le milieu social tendent à n'utiliser que leurs propres paradigmes. Néanmoins les avancées récentes dans les sciences sociales et biologiques tendent à casser cette dichotomie ; ainsi en témoigne le présent volume. On accorde de plus en plus de crédit à la notion de « co-évolution » entre Nature et Culture, non seulement dans les études de la forêt tropicale mais dans tous les domaines de la science, que le processus impliqué soit l'évolution à partir des bases génétique (Durham, 1991) ou l'évolution considérée dans ses dimensions culturelles et écologiques (Dove, 1992 ; Dove, 1993 ; Norgaard, 1984, 1988). Dans les deux cas, une importante prémisse de cette approche est que Nature et Culture ne peuvent être complètement comprises que par référence de l'une à l'autre.

L'objectif du présent chapitre est d'explorer brièvement cette prémisse en ce qui concerne un trait particulier de la forêt tropicale, la fructification

massive et les réponses à ce phénomène par les êtres humains ainsi que par les animaux. La notion de fructification massive (*mast fruiting*) fait référence à la floraison et la fructification synchronisées des espèces des Diptérocarpacées (ainsi que des espèces appartenant à quelques autres familles), qui dominent les forêts des plaines et des collines de Bornéo (Foxworthy, 1932 ; Wood, 1956 ; Ashton, 1969). À des intervalles estimés par les observateurs à 3-5 ans (Caldecott, 1988), 5-13 ans (Janzen, 1974), ou environ 4 ans (par les Kantu'), les Diptérocarpacées fleurissent, puis fructifient toutes ensemble. Les forêts les moins productives (van Schaik *et al.*, 1993) ou celles où les animaux consommateurs exercent les pressions les plus sévères (Janzen, 1974) sont celles où les intervalees entre les fructifications massives sont les plus longs.

Ashton, Givnish, et Appanah (1988 : 44) ont ainsi décrit la fructification massive : « Après des années au cours desquelles leur activité reproductrice était restée faible, voire nullle, presque toutes les Diptérocarpacées et jusqu'à 88 % de l'ensemble des espèces de la canopée peuvent fleurir simultanément, au cours d'une période qui dure de quelques semaines à quelques mois (Medway, 1972 ; Appanah 1979, 1981). La région sur laquelle s'étend cet évènement peut être restreinte (une seule vallée) ou vaste (tout le nord-est de Bornéo ou toute la Malaisie péninsulaire). Après une floraison massive, un grand nombre de fruits mûrissent et tombent au sol : un seul arbre de Diptérocarpacée peut produire jusqu'à 4 millions de fleurs, dont un maximum de 120 000 donnent des fruits et des graines (Ashton, 1989). »

En termes de biologie évolutive, la fonction de fructification synchrone consiste à saturer les consommateurs de graines au cours d'une année, et d'augmenter ainsi la probabilité de survie des graines, tout en privant les animaux de nourriture pendant les années intermédiaires, ce qui limite l'accroissement de leurs populations (voir Ashton *et al.*, 1988 ; Appanah, 1985 ; Janzen, 1974). Quelques fruits sont produits pendant les années intermédiaires, mais en faible quantité et avec une moindre synchronisation aux niveaux inter- et intraspécifiques, cette production concernant un nombre réduit d'espèces.

Différents facteurs environnementaux ont été proposés comme déclencheurs de la floraison et des fructifications massives. Parmi ceux-ci, on note l'augmentation du nombre d'heures d'ensoleillement direct, sans couverture nuageuse (Wycherley, 1973 ; Ng, 1977), et une sécheresse prolongée (par exemple, Foxworthy, 1932 ; Wood, 1956 ; Medway, 1972 ; Janzen, 1974). Plus récemment, l'analyse de données météorologiques de la Malaisie péninsulaire (enregistrées sur de longues périodes) a permis de mettre en évidence une bonne corrélation entre la floraison massive et une baisse des températures minima (d'environ 2 °C) pendant trois nuits ou plus (Ashton, Givnish et Appanah, 1988 : 64). Dans l'est de Bornéo ces fluctuations sont associées

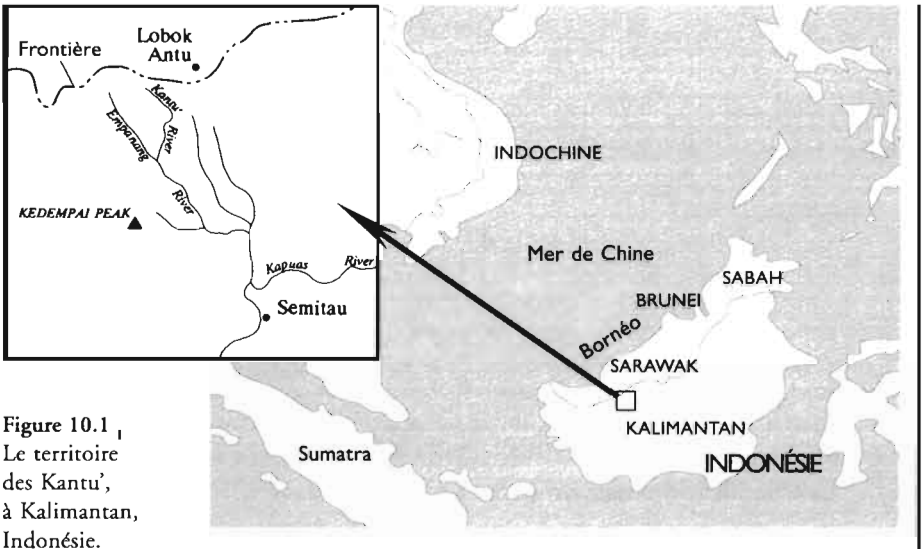


Figure 10.1 Le territoire des Kantu', à Kalimantan, Indonésie.

au phénomène El Niño-Southern Oscillation[1] ; mais dans l'ouest de l'île elles semblent correspondre à des fluctuations aléatoires du système de circulation subtropicale de mousson (*ibid.*).

Même si les principaux consommateurs des graines de Diptérocarpacées sont des invertébrés (Daljeet-Singh, 1974), leurs fruits sont suffisamment importants pour qu'ils affectent l'écologie des populations de quelques vertébrés. A cet égard, le sanglier barbu *Sus barbatus*, mérite une attention particulière. Il se distingue de l'espèce plus abondante de l'Asie du sud-est, *Sus scrofa*, par sa plus grande taille, sa grande mobilité, et sa faible densité de population. Le sanglier barbu est adapté aux forêts à Diptérocarpacées relativement peu productrices et aux habitats fermés. Cette espèce consomme « des racines, des champignons, des invertébrés dans le sol et dans le bois pourri, des oeufs de terrapins, des charognes, et des parties végétales provenant d'au moins 50 genres et 29 familles de plantes » (*ibid.*). Elle est le gibier principal des peuples tribaux de Bornéo : Caldecott (1988) a présenté les résultats d'une enquête au Sarawak, dans laquelle les sangliers constituent 80-85 % (en nombre) et 92 % (en poids) de tout le gibier capturé.

Les données présentées ici concernent tout d'abord les Kantu', une tribu Dayak parlant une langue Ibanique, de l'ouest de Kalimantan (figure 10.1),

(1) Ces fluctuations dans la circulation océanique et atmosphérique, dont le cas extrême est le phénomène El Niño, sont marquées par une augmentation de température de l'Océan Pacifique dans sa partie équatoriale et orientale (Nicholls, 1993 : 154-157). Elles affectent la végétation terrestre naturelle et cultivée (Nicholls, 1993 ; Salafsky, Dugelby et Terborgh, 1993).

parmi lesquels j'ai vécu et mené des recherches pendant deux ans. Ces données ont été complétées pendant les six années qui ont suivi, lorsque j'étais basé à Java, puis par des missions annuelles au cours des quatre dernières années.

Les Kantu' cultivent le riz de montagne (et, dans une moindre mesure, le riz en rizière inondée), le maïs, le manioc, et une grande diversité d'autres cultures locales, dans des essarts établis dans la forêt primaire ou secondaire. Le sous-groupe sur lequel j'ai focalisé cette étude, dit *Lelaban Kantu'*, habite le long d'un petit affluent occidental du fleuve Kapinas (figure 10.1).

Je commencerai mon analyse par une discussion de l'impact de la fructification massive sur l'écologie du sanglier barbu.

La fructification massive et le sanglier barbu

La plupart des arbres de la forêt produisent leurs fruits une fois par an, d'octobre à mars (mais principalement en décembre et en janvier). Les Kantu' appellent cette période de l'année *musim buah* (la saison des fruits). Ils disent que chaque année, au début de cettte saison, un grand nombre de sangliers migrent dans leur territoire de la région des Lacs Kapuas, sur une distance d'au moins 30 kilomètres. Ces migrations saisonnières sont caractéristiques de l'écologie du sanglier barbu (Medway, 1977 ; Pfeffer, 1959). À la fin de cette saison, les sangliers redescendent en aval. Les quelques sangliers qui restent dans le territoire des Kantu' pendant toute l'année sont appellés *jani' ubi* (sangliers manioc)[2], reflétant la croyance des Kantu' que cette petite population résidente est principalement alimentée par le manioc des essarts des Kantu'[3]. Ce schéma saisonnier de déplacements se traduit par un schéma mental des Kantu' traduisant leurs habitudes de chasse. Ils prétendent ne chasser que pendant la saison des fruits, lorsque les sangliers migrateurs sont sur leur territoire. En fait, ils chassent pendant toute l'année ; mais ils prennent les deux tiers de leur gibier pendant les six mois de la saison des fruits.

Tous les quatre ans (en moyenne), les arbres ont des productions de fruits exceptionnellement abondantes ; en conséquence de quoi, les sangliers migrent en plus grand nombre et se nourrissent sur le territoire des Kantu'. Ceux-ci racontent que, pendant ces années de fructification massive, de

(2) Caldecott (1990) déctit de même que « Dans des zones où la forêt est intacte et aux alentours, quelques sangliers barbus sont toujours présents, et cette population de base est renforcée, dans chaque localité, par la reproduction et par l'immigration lors des épisodes de fructification. » (*cf.* Pfeffer, 1959).

(3) Le manioc dans les essarts est analogue aux « ressources-clés » de la forêt tropicale : ressources présentes en permanence, indépendamment de la saisonnalité ou de la fructification massive périodique (Terborgh 1986a, 1986b).

grands troupeaux (*bala*) de sangliers viennent sur leur territoire, d'aussi loin que de la rive orientale du fleuve Kapuas – à plus de 35 kilomètres – le groupe traversant d'une seule masse ce large fleuve. Mais de telles traversées sont des records historiques dans la mémoire des populations malaises qui habitent les rives de ce fleuve. L'accroissement du nombre de sangliers dans le territoire des Kantu' est également dû à une augmentation du taux de reproduction. En fait, les Kantu' considèrent une hausse de la reproduction des sangliers comme le présage d'une production abondante de fruits. Ils disent que si on peut entendre depuis leur «maison longue» le bruit des sangliers en train de s'accoupler, il est certain que la production sera abondante à la prochaine saison[4]. Les sangliers s'accouplent toujours au moment du *bungai timul* (floraison des arbres) et les naissances correspondant à ces unions ont lieu au *buah laboh* (la saison des fruits qui tombent)[5].

Le moment précis de la fructification massive n'est pas le même pour l'ensemble de Bornéo (Caldecott, 1988). Il varie légèrement d'une région à l'autre ; et les sangliers exploitent cette variation en « suivant » le pic de la saison de fruits d'une partie de l'île à l'autre. Les Kantu' perçoivent donc une migration de sangliers qui arrivent et sortent de leur territoire, alors qu'il s'agit en fait d'une escale sur une route migratoire bien plus longue et compliquée.

La fructification massive et le cycle d'essartage

Bien que des sangliers se nourrissent en plus grand nombre dans le territoire des Kantu' pendant les années de fructification massive, moins de pertes dans les cultures leur sont imputables, ces années-là comparées aux autres. Les Kantu' sont persuadés qu'il existe une relation systématique entre la fructification massive et le comportement des principaux ravageurs de cultures tels que le sanglier barbu. Ils disent « *Taun buah babas jadi, kurang ama' padi* » : une année au cours de laquelle les fruits de la forêt se développent, les ravageurs du riz seront moins abondants[6].

(4) Du fait que les bruits d'accouplements plus fréquents sont entendus dans le territoire, avant la saison des fruits, ils sont produits par des sangliers résidents et non par les migrateurs. Janzen (1976), se référant au travail de Hislop, suggère que les sangliers migrateurs ne sont pas en phase de reproduction.

(5) *Cf.* Caldecott et Caldecott (1985) : « Les chasseurs de Sarawak pensent aussi que les sangliers barbus s'accouplent lorsque les arbres sont en fleur ; Après une période de gestation de 3 à 4 mois, les marcassins naissent à temps pour la chute des fruits mûrs. »

(6) Deux ravageurs importants des essarts dont la prédation ne diminue pas lors d'une année de fructification massive, selon les Kantu', sont le *rusa'* (*Cervus unicolor*) et le *kijang* (*Muntiacus muntjak*) – probablement parce qu'ils sont plus sédentaires que le sanglier barbu et donc moins aptes à quitter leurs territoires habituels pour l'alimentation afin de suivre les productions massives de fruits.

Cette réduction du taux de déprédation dans les essarts est importante car moins d'efforts sont faits, lors des années de fructification massive, pour les défendre contre les ravageurs. De nombreux Kantu', au lieu de protéger leurs plantations, vont camper dans la forêt au plus fort de la saison des fruits (en décembre et en janvier) et consomment eux-mêmes les fruits. Certains d'entre eux sont restés en forêt pendant trois ou quatre semaines au cours de la saison de fructification massive dont j'ai été témoin.

De telles expéditions seraient ruineuses, en termes de déprédations subies par les cultures non protégées des sangliers, si elles n'étaient pas exclusivement entreprises au cours des années de fructification massive, lorsque la population de sangliers focalise son attention sur les fruits de la forêt plutôt que sur les plantations dans les essarts.

Les Kantu' ont, en fait, une attitude ambivalente à propos des déprédations que les sangliers (ainsi que les cervidés) font subir aux cultures, car ces gibiers sont plus facilement capturés dans les plantations que dans la forêt. J'ai montré (Dove , 1985) que 42 % (en poids) et 62 % (en nombre) de ces gibiers sont pris dans les essarts ou à proximité, ce qui correspond à la pratique de « chasse dans le jardin » (*garden hunting*; Linares, 1976) observée également dans les forêts tropicales d'Afrique (Bahuchet et Garine, 1989).

La possibilité d'abandonner les essarts pour aller collecter des fruits en forêt est particulièrement importante pour les Kantu' lorsqu'une disette fait suite à une mauvaise récolte. Les fruits de la forêt constituent alors une source alternative de nourriture et de produits commercialisables. La période de disette – qui correspond à l'épuisement du stock de riz de l'année précédente alors que le riz de l'année n'est pas encore prêt pour la récolte – coïncide au plus fort de la saison des fruits (tableau 10.1).

Le succès des cultures tend à refléter celui de la production des fruits de forêt. Pour les Kantu' si les arbres donnent une bonne récolte, il en sera de même pour les cultures dans leurs essarts. Le facteur commun au succès de ces deux récoltes pourrait être une période sèche prolongée, associée à une baisse de température pendant la nuit, qui déclenche la fructification massive. Dans les forêts denses humides de Bornéo, l'une des contraintes principales pour le succès de la récolte dans les essarts est d'avoir une période sèche suffisament longue pour permettre à la végétation abattue de se dessécher, afin de pouvoir brûler complètement. Quand de telles périodes sèches se produisent, elles tendent donc à provoquer non seulement la fructification massive, mais aussi un brûlis efficace et des récoltes abondantes dans les essarts.

Une période sèche marquée et un brûlis réussi écartent toute possibilité de disette pendant les 12 mois qui suivent la récolte; mais pas durant les derniers mois qui précèdent cette récolte. La disette pendant cette période

Tableau 10.1 Mise en évidence, au cours d'années successives, des relations entre la production des fruits en forêt, la récolte dans les essarts, les périodes de disette et les déprédations occasionnées par le sanglier barbu dans les essarts.

	Première année *production de fruits moyenne*		Deuxième année *production de fruits massive*		Troisième année *production de fruits moyenne*	
	Oct-Janv.	*Fév-Mars*	*Oct-Janv.*	*Fév-Mars*	*Oct-Janv.*	*Fév-Mars*
Récolte dans les essarts		faible		bonne		faible
Disette faisant suite à la récolte	non		oui		non	
Disette pouvant être compensée par la collecte des fruits	non		oui		non	
Déprédations par le sanglier barbu, limitées et permettant la récolte des fruits	non		oui		non	

est fonction de la qualité du brûlis et de l'abondance des récoltes de l'année précédente – ce qui, en l'absence d'une période sèche marquée, est généralement plutôt faible. Il y a donc de grandes chances qu'à l'approche d'une saison de fructification massive, les Kantu' fassent une mauvaise récolte de riz, entraînant la disette – disette qu'ils peuvent en partie compenser en exploitant les fruits de la forêt. Le changement de comportement des sangliers, qui s'intéressent davantage aux fruits de la forêt qu'aux cultures, entraînant une réduction de la nécessité de protéger les essarts, rend possible cette exploitation temporaire des ressources naturelles de la forêt.

Il existe d'autres exemples de coïncidences fortuites entre les périodes de disette et la possibilité d'exploiter la production des fruits des plantes spontanées – ou même, chez les Pygmées Mbuti, une coïncidence de la saison de récolte du miel avec les possibilités réduites de chasse ou de troc avec les agriculteurs dont les stocks sont épuisés (Abruzzi, 1990). Dans les hautes terres de la Nouvelle Guinée, Waddell (1975), a montré que les pandanus produisent des fruits à amandes comestibles entre décembre et février, ce qui correspond à une période de soudure, lorsque les récoltes sont endommagées par un coup de froid intense. Pour compenser les mauvaises récoltes, les peuples tribaux vont donc établir leurs campements dans les peuplements de pandanus. Un autre exemple concerne la fructification massive des bambous de l'Inde. D'après Janzen (1974), c'est à cause de la présence de consommateurs de graines et de leur efficacité potentielle, que les bambous doivent produire un nombre extrêmement élevé de semences pour se reproduire. Pour assurer cette énorme production les bambous doivent accumuler assez de matériaux élaborés par la photosynthèse, ce qui nécessite entre 15 et 45 ans ou

plus ; et pour rester en phase d'attente sur une période si longue, les bambous doivent recevoir un signal très net, à savoir une sécheresse intense, pour l'induction de la floraison. Janzen (1974) ajoute, « Lorsqu'il y a une forte sécheresse, la nourriture fait défaut à de nombreuses espèces animales, y compris les êtres humains . . . il n'est guère surprenant alors que la fructification du bambou soit considérée comme un salut spirituel pour soulager la disette provoquée par les sécheresses d'une sévérité exceptionnelle. »[7] Dans ce cas, le signal écologique de la fructification massive (c'est-à-dire, la baisse de température liée à la sécheresse) est bénéfique pour les communautés humaines et pour leur agriculture ; et ce sont plutôt les conditions qui précèdent le signal qui posent problème et se trouvent améliorées par la fructification massive.[8]

Discussion

L'analyse de la fructification massive et des réponses à ce phénomène par les populations humaines et animales de Bornéo revèle des corrélations intéressantes entre Nature et Culture. Par exemple, les plantes cultivées répondent au même signal écologique que la fructification massive des arbres de la forêt ; et les êtres humains répondent directement à la fructification massive d'une manière assez proche de celle des animaux de la forêt comme le sanglier barbu. Il existe également des relations secondaires entre les causes et les effets. La manière dont les sangliers répondent à la fructification massive (et la façon dont les cultures répondent au signal écologique qui déclenche cette fructification) influe sur la manière dont réagissent les Hommes (figure 10.2). L'existence de ces relations variées implique que les structures de la forêt tropicale et les systèmes d'agriculture dans ces régions doivent être analysés en donnant une attention particulière aux relations prédateurs-proies.

---

(7) Gadgil et Prasad (1983) contestent l'idée que la fructification massive du bambou soit toujours liée à une année de sécheresse et pensent que toute association entre la fructification massive et la disette est une simple coïncidence. Janzen (1976), dans une publication qui est donc ultérieure à celle citée ci-dessus, a proposé une horloge interne comme facteur déclenchant la fructification massive du bambou, de préférence à un signal en provenance de l'environnement ; et il met en doute, lui aussi, l'association supposée entre la fructification massive, la sécheresse, et la disette.

(8) La floraison des bambous est si peu fréquente – et imprévisible dans certains cas – que l'attention se focalise, non pas sur ses effets bénéfiques, mais sur son caractère unique. Ainsi, Taussig (1980) écrit, à propos de l'Amérique du Sud (en se basant sur le travail de William Madsen), « Il y aura des présages quand celle-ci [la destruction de la Terre par Dieu] s'approchera : la menthe s'épanouira, le bambou fleurira et les mâles enfanteront. » La périodicité de la fructification massive du bambou est tellement extrême, dans ce cas, qu'elle est interprétée comme se situant en dehors de l'ordre naturel des choses, dont elle serait le présage de la destruction.

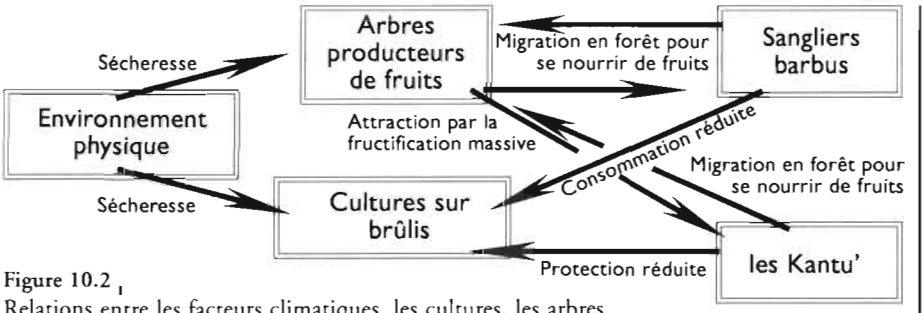


Figure 10.2
Relations entre les facteurs climatiques, les cultures, les arbres de la forêt producteurs des fruits et les consommateurs animaux et humains.

Il existe une analogie entre le système d'agriculture des Kantu' et la façon dont la fructification massive surpasse les capacités de destruction des populations d'animaux consommateurs. Tous les foyers de la « maison longue » coordonnent soigneusement la période des plantations, afin que les récoltes arrivent à maturité simultanément dans un maximum d'essarts. Le but explicite de cette pratique est que les populations d'invertébrés nuisibles se trouvent disséminées au maximum sur l'ensemble des plantes arrivant à maturité dans le territoire Kantu', minimisant ainsi les pertes de récoltes. La similitude fonctionnelle avec la fructification massive se situe sur une base historique : Janzen (1976) écrit que « l'Homme a simplement remplacé les systèmes de fructification massive par les fermes et les champs de céréales qui produisent massivement tous les ans ». D'une façon générale, on peut estimer que l'agriculture tropicale imite le milieu forestier tropical : le cas le plus souvent cité est la comparaison faite par Geertz (1963) entre le fonctionnement d'une forêt tropicale et celui des systèmes de culture itinérante sur brûlis (critiquée par Beckerman, 1983 et par Vickers, 1983).

Une autre analogie avec l'agriculture des Kantu' concerne la façon dont un des consommateurs de fruits, le sanglier barbu, exploite les variations mineures des périodes de fructification massive pour maximiser sa consommation de fruits. Au cours d'une saison de fructification massive, les pics de fructification sont décalés d'un emplacement à l'autre, comme cela est décrit ci-dessus. L'ensemble du système correspond à une « mosaïque phénologique dynamique » (Leighton et Leighton, 1983). Caldecott (1988) – de même que Banks (1949) – pense que ce système de mosaïque permet en grande partie d'expliquer les migrations du sanglier barbu, d'une zone de la forêt à l'autre, en fonction des pics de fructification. Les Kantu' (et d'autres peuples qui pratiquent la culture itinérante sur brûlis à Bornéo) exploitent de façon similaire les variations mineures dans le calendrier agricole pour la gestion de leurs cultures. Ils s'adaptent aux contraintes saisonnières rigides pour l'utilisation de la main d'œuvre en s'appuyant sur des différences dans les emplois du temps pour effectuer le travail par échanges réciproques avec les autres foyers et les autres communautés des

« maisons longues ». Ils s'adaptent aux fluctuations inévitables des récoltes en effectuant du travail rémunéré pour n'importe quel foyer et n'importe quel autre communauté de « maison longue » qui a réalisé une bonne récolte au cours de l'année où ils ont fait eux-mêmes une maigre récolte (Dove, 1984).

Cette continuité entre Nature et Culture apparaît dans le système de croyances des Kantu' sous forme de métaphores impliquant les sangliers et les Hommes. Ainsi que je le mentionnais au début de ce chapitre, les Kantu' croient que les Esprits les voient de la même façon qu'eux-mêmes voient les sangliers. Ils croient qu'ils sont « chassés » par les Esprits et que cette chasse s'intensifie au cours d'une année de fructification massive. Au cours d'une telle année, disent les Kantu', les esprits réclament un *kalak* (un panier indigène, mesure standard valant environ 5,9 litres) de *mata mensia* (yeux humains)[9]. Cette croyance est basée sur la vulnérabilité des êtres humains qui est davantage ressentie pendant une année de fructification massive.

La forêt en général, et les grands arbres producteurs de fruits (tels que le durian, *Durio zibethinus*) en particulier, sont explicitement associés aux Esprits. Certains durians parmi les arbres les plus vieux connus sur le territoire Kantu' ont été, dit-on, plantés par les esprits des ancêtres et restent donc leur propriété. Lors des grandes cérémonies, les Kantu' font des offrandes rituelles à ces arbres. Lors des migrations temporaires des Kantu' dans la forêt, durant les épisodes de fructification massive, ils se rendent donc dans les vergers des Esprits, ce qui constitue une situation analogue à celle des sangliers qui se concentrent dans les essarts et dans leur poutour. Cette situation est considérée comme comportant des risques similaires, la plupart des sangliers étant tués par les Kantu' dans les essarts ou aux alentours. Quand les Kantu' sont en forêt pour le ramassage des fruits, ils se voient donc – comme les sangliers – dans une situation à haut risque.

La signification d'une telle croyance n'est pas que les Kantu' sont vulnérables parce que – ou lorsque – ils se comportent comme les sangliers ; mais plutôt que les Kantu' ressemblent aux sangliers parce qu'ils sont vulnérables. D'une façon générale, cela signifie que les êtres humains sont soumis aux mêmes impératifs écologiques que les autres habitants de la forêt tropicale. La métaphore relative aux Esprits qui voient les Hommes comme les Hommes voient les san-

(9) Le principe d'échange ou de concessions mutuelles reflété ici est largement appliqué dans la cosmologie des peuples de Bornéo. Une de ses expressions extrêmes en est l'association, dans quelques régions de Bornéo, entre la fructification massive et l'Apocalypse. L'icône centrale dans la cosmologie des Ngaju du sud du Bornéo est l'Arbre de Vie que Scharer (1963) décrit en ces termes : « Quand l'Arbre de Vie porte ses fruits ... il ne se contente pas de dominer, solitaire, de toute sa hauteur, car son heure est arrivée. Les oiseaux volent vers lui. Ils picorent ses fruits et le détruisent. Et de cette destruction, et de son auto-destruction, surgit le cosmos tout entier. »

gliers représente donc un moyen d'introduire la perspective humaine dans le milieu de façon à y incorporer l'humanité.

La prise de conscience des congruences entre les systèmes naturels et les systèmes culturels dans le milieu forestier tropical doit nous aider à mieux étudier et comprendre chacun d'eux (*cf.* Hladik *et al.*, 1996, chapitre 1 du présent ouvrage ; Dove et Kammen, sous presse). Ceci s'applique tout particulièrement à l'analyse de thèmes comme l'écologie des populations du sanglier barbu ; car la présente étude montre que les productions agricoles peuvent en partie agir contre la fonction de fructification massive des arbres de la forêt. En fait, le rôle de l'agriculture indigène dans l'écologie du sanglier barbu a été rarement pris en compte, comme par exemple dans la remarquable étude réalisée à Bornéo par Caldecott (1988), qui est basée sur des observations effectuées, pour la plupart d'entre elles, en dehors de la zone d'agriculture itinérante sur brûlis.

La nature de la coévolution entre l'Homme et la forêt doit aussi être étudiée (*cf.* le cas de la composition des fruits, Hladik, 1996, chapitre 8 du présent ouvrage). L'impact de la fructification massive sur la population de sangliers semble généralement favorable à la société humaine et à l'agriculture, par le maintien d'une faible densité de sangliers et en fournissant à ceux-ci, certaines années, une source de nourriture alternative aux produits de l'essart. D'autre part, la présence des plantes cultivées permet de maintenir une population de sangliers plus élevée entre les épisodes de fructification massive, ce qu'on pourrait supposer désavantageux pour les arbres de la forêt. En dehors des brèves références de Janzen (1974, 1976), discutées plus haut, sur le rôle de l'Homme dans l'évolution des bambous (rôle mis en doute par Gadgil et Prasad, 1984), il est clair que nous manquons encore de données sur les relations entre les phénomènes cycliques d'ordre biologique et ceux d'ordre socio-économique dans la forêt tropicale, et qu'elles mériteraient davantage d'études.

D'autant plus que la dégradation des forêts tropicales de Bornéo rend cette étude paticulièrement opportune, à mesure qu'elle devient de plus en plus difficile – si elle est même encore possible. Janzen (1974) a écrit à ce propos : « De même que nous ne pouvons plus étudier la coévolution du pigeon d'Amérique (le principal consommateur des glands, espèce actuellement disparue) et de la fructification massive des chênes, en Amérique du Nord..., la réduction des populations de grands mammifères de Malaisie et de Bornéo par la chasse rend l'examen direct de cette question très difficile. »

En effet, les Kantu' disent que désormais ils n'entendent que rarement le bruit des sangliers en train de s'accoupler, et, lorsqu'ils les entendent, la production des fruits n'est jamais aussi abondante qu'auparavant. Ils pensent que cette baisse de la production est la conséquence des infractions à l'ordre moral commises par les Hommes, particulièrement leurs délits sexuels. Les Kantu' remarquent que non seulement il y a eu un fléchissement de la productivité des

arbres, mais que leur nombre total a également diminué, à cause de l'abattage de la forêt primaire pour les essarts. Finalement, les Kantu' observent une baisse de la population de sangliers; ce qu'ils attribuent non pas à la diminution du nombre d'arbres et de leur production, mais plutôt à l'augmentation du nombre d'habitants et de fusils[10]. Cependant, ce n'est pas seulement la diminution du nombre d'animaux de différentes espèces qui rend difficile ou impossible l'étude de ces relations: ainsi que l'écrivit Janzen (1976) « même si les espèces n'ont pas complètement disparu, l'interaction peut elle-même disparaître ».

Remerciements

Le travail de terrain sur lequel est basée cette étude a été réalisé grâce au soutien financier de la *NSF*, de la *Rockefeller Foundation*, de la *Ford Foundation*, du Programme sur l'Environnement du *East-West Center*, du PNUD et, plus récemment, de la *John D. and Catherine T. MacArthur Foundation*, ainsi que sous l'égide de l'*Indonesian Institute of Science* (LIPI), d'une part, et de l'*Indonesian Planning Ministry* (BAPPENAS). L'auteur remercie également Julian Caldecott, Doyle McKey, et Claude Marcel Hladik pour leur commentaires et pour leur aide dans la réalisation de cette version.

Références

Abruzzi, W.S. (1990). Flux among the Mbuti pygmies of the Ituri forest: an ecological interpretation. In Ross, E.B. (ed.), *Beyond the Myths of Culture: Essays in Cultural Materialism*, pp. 3–31. (New York: Academic Press)

Appanah, S. (1979). *The Ecology of Insect Pollination of Some Tropical Rain Forest Trees.* Ph.D. dissertation, University of Malaya, Kuala Lumpur

Appanah, S. (1981). Pollination in Malaysian primary forests. *Malayan Forester*, 44, 37–42

Appanah, S. (1985). General flowering in the climax rain forests of South-East Asia. *Journal of Tropical Ecology*, 1, 225–240

Ashton, P.S. (1969). Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1, 155–196

Ashton, P.S. (1989). Dipterocarp reproductive biology. In Lieth, H. et Werger, M.J.A.

(10) Cette interprétation pose problème: si l'augmentation du nombre d'habitants et de fusils a eu un tel impact sur la population de sangliers, elle aurait dû avoir un impact similaire sur les populations de cervidés (le muntjac, le tragule et le cerf Sambar). Mais ces populations des cervidés semblent avoir la même importance que par le passé. Je pense plutôt que la diminution de la population de sangliers résulte de la réduction de son habitat et de ses sources de nourriture (voir Caldecott, 1988). À l'inverse, le maintien des populations de cervidés à un niveau constant, en dépit de l'augmentation de la population humaine et du nombre de fusils, est probablement dûe à l'accroissement de la surface de leur habitat – forêt secondaire et terrains de culture – avec les ressources alimentaires qu'elles y trouvent.

(eds), *Tropical Rain Forest Ecosystems: Biogeographical and Ecological Studies*. Ecosystems of the World, Vol. 14B. (Amsterdam : Elsevier)

Ashton, P.S., Givnish, T.J. et Appanah, S. (1988). Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: New insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*, 132, 44–60

Bahuchet, S. et Garine, I. de (1989). L'art du piégeage en forêt. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Se nourrir en forêt équatoriale*, pp. 24–25 (Paris : UNESCO/CNRS)

Banks, E. (1949). *Bornean Mammals* (Kuching : The Kuching Press).

Beckerman, S. (1983). Does the swidden ape the forest? *Human Ecology*, 11, 1–12

Caldecott, J. (1988). *Hunting and Wildlife Management in Sarawak* (Gland/Cambridge : IUCN)

Caldecott, J. (1990). Eruptions and migrations of bearded pig populations. *Bongo*, 18, 2–12

Caldecott, J. et Caldecott, S. (1985). A horde of pork. *New Scientist*, 15 August, 32–35

Daljeet-Singh, K. (1974). Seed pests of some Dipterocarps. *Malaysian Forester*, 37, 24–36

Dove, M.R. (1984). The Chayanov slope in a swidden economy. In Durrenberger, P.E. (ed.) *Chayanov, Peasants, and Economic Anthropology*, pp. 97–132 (New York : Academic Press)

Dove, M.R. (1985). *Swidden Agriculture in Indonesia: The Subsistence Strategies of the Kalimantan Kantu'* (Berlin : Mouton de Gruyter)

Dove, M.R. (1992). The dialectical histoty of 'jungle' in Pakistan. *Journal of Anthropological Research* 48(3), 231–253

Dove, M.R. (1993). The coevolution of population and environment: the ecology and ideology of feedback relations in Pakistan. *Population and Environment* 15(2), 89–111

Dove, M.R. et Kammen, D.M. (1996, sous presse). Concepts of abundance and scarcity in mast fruiting, shifting cultivation, and agriculture : the epistemology of sustainable versus unsustainable resource use.

Durham, W. (1991). *Coevolution: Genes, Culture and Human Diversity* (Stanford: Stanford University Press)

Foxworthy, F.W. (1932). *Dipterocarpaceae of the Malay Peninsula*. Malayan Forest Record No.10

Gadgil, M. et Prasad, S. (1984). Ecological determinants of the life history evolution of two Indian bamboo species. *Biotropica*, 16, 161–172

Geertz, C. (1963). *Agricultural Involution* (Berkeley: University of California Press)

Hladik, C.M. (1996). Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. *Chapitre 8 du présent ouvrage*, pp. 145–164

Hladik, C.M., Linares, O.F, Pagezy, H., Hladik, A., Semple, A. et Froment, A. (1996). Introduction : le contexte actuel des recherches sur l'utilisation des ressources des forêts tropicales. *Chapitre 1 du présent ouvrage*, pp. 25–40

Janzen, D.H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting of the Diprerocarpaceae. *Biotropica*, 6, 69–103

Janzen, D.H. (1976). Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347–391

Leighton, M. et Leighton, D.R. (1983). Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. et Chadwick, A.C. (eds) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, pp.181–196 (Oxford: Blackwell Scientific Publications)

Linares, O. (1976). "Garden hunting" in the American tropics. *Human Ecology*, 4, 331–349

Medway, Lord (1972). Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society*, 4, 117–146

Medway, Lord (1977). *Mammals of Borneo*. Monograph No.7 (Kuala Lumpur: Malaysian Branch of the Royal Asiatic Society)

Ng, F.S.P. (1977). Gregarious flowering of the Dipterocarps in Kepong, 1976. *Malaysian Forester*, **40**, 126–137

Nicholls, N. (1993). ENSO, Drought and Flooding Rain in South-East Asia. In Brookfield, H. et Byron, Y. (eds), *South-East Asia's Environmental Future: The Search for Sustainability*, pp.154-175. (Tokyo/Kuala Lumpur : United Nations University Press/Oxford University Press)

Norgaard, R.B. (1984). Coevolutionary agricultural development. *Economic Development and Culture Change*, 32, 525–546

Norgaard, R.B. (1988). Sustainable development: a co-evolutionary view. *Futures*, **Dec.**, 606–620

Pfeffer, P. (1959). Biologie et migrations du sanglier de Bornéo. *Mammalia*, 23, 227–303

Salafsky, N., Dugelby, B.L., et Terborgh, J.W. (1993). Can extractive reserves save the rain forest? *Conservation Biology* 7, 39-53.

Schaik, C.P. van , Terborgh, J.W., et Wright, S.J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 353–377.

Scharer, H. (1963). *Ngaju Religion: The Conception of God among a South Borneo People*. Rodney Needham tr. Koninklijk Instituut vor Taal-, Land-en Volkenkunde, Translation Series 6. (La Haye : Martinus Nijhoff.)

Taussig, M. (1980). *The Devil and Commodity Fetishism in South America* (Chapel Hill : University of North Carolina Press)

Terborgh, J. (1986a). Keystone plant resources in the tropical forest. In Soule, M. (ed.), *Conservation Biology II*, pp. 330–344 (Sunderland, Mass. : Sinauer Associates)

Terborgh, J. (1986b). Community aspects of frugivory in tropical forests. In Estrada, A. et Flemming, T. (eds), *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 371–384 (Dordrecht : W. Junk)

Vickers, W.T. (1983). Tropical forest mimicry in swiddens: a reassessment of Geertz's model with Amazonian data. *Human Ecology*, **11**, 35–45

Waddell, E. (1975). How the Enga cope with frost: responses to climatic perturbations in the central highlands of New Guinea. *Human Ecology*, 3, 249–273

Wood, G.H.S. (1956). The dipterocarp flowering season in North Borneo, 1955. *Malayan Forester*, 19, 193–201

Wycherley, P.R. (1973). The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesia*, 9, 75–96

DEUXIÈME PARTIE
Production et valeur nutritionnelle des espèces spontanées et semi-domestiquées des forêts tropicales

DISPONIBILITÉS DES RESSOURCES ALIMENTAIRES DANS LES FORÊTS TROPICALES : contexte et données récentes

Annette HLADIK, Egbert Giles LEIGH Jr.
et François BOURLIÈRE[1]

Introduction

Les forêts tropicales peuvent-elles être considérées comme de vastes magasins remplis d'une multitude de produits alimentaires, ou bien, au contraire, comme cet « enfer vert » – illustré dans des films et des romans du passé – où ne pourrait subsister aucune population humaine, même marginale ? Les discussions récentes et les interprétations divergentes à propos des échanges d'aliments entre les chasseurs-collecteurs Pygmées et les agriculteurs des villages des zones forestières (voir *Human Ecology*, 1991), reflètent une situation extrêmement complexe qu'il ne saurait être question ici de simplifier.

Dans les divers chapitres de cette deuxième partie de l'ouvrage, on trouvera un inventaire de ce que les forêts peuvent offrir – fruits et graines, tubercules ou troncs de palmier riches en amidon, feuillages comestibles, insectes, gibiers, poissons – et une estimation des quantités disponibles. Mais il ne faut pas omettre d'évaluer aussi l'impact des populations humaines sur les changements de l'environnement forestier, allant d'un simple changement des densités de certaines espèces à leur remplacement par d'autres ou à des modifications du matériel génétique. Car les populations forestières des pays tropicaux ont développé des connaissances sur les espèces, sur leur gestion et sur les utilisations possibles des différentes parties des plantes par des techni-

(1) Après le décès de François Bourlière, survenu peu après la parution de la première version (en anglais) de ce chapitre, les coauteurs se sont efforcés de conserver, dans cette version revisée, la vision globale des écosystèmes qui était celle de F. Bourlière.

ques adaptées. Au cours de leurs expériences, qui visaient à la fois à augmenter la densité et la productivité des espèces utiles, ces peuples ont modifié les caractéristiques des plantes ; c'est pourquoi il est parfois difficile de tracer une limite nette entre les espèces « sauvages » et les formes « domestiquées ».

Afin de situer les différents chapitres de cette partie de l'ouvrage dans le contexte actuel des connaissances, nous citerons d'abord les sources de données disponibles sur les produits alimentaires des forêts tropicales. Nous tenterons ensuite de préciser dans quelle mesure ces différents produits sont le résultat d'une sélection naturelle et d'une coévolution (voir aussi la première partie de cet ouvrage), qui aboutit à l'incroyable diversité des espèces et à la luxuriance des forêts tropicales, incluant à la fois complexité et subtilité des mécanismes de mutualisme. Enfin nous examinerons, parmi les productions de ces diverses ressources alimentaires, ce qui est disponible pour les populations humaines et ce qu'elles peuvent utiliser sans risquer de porter atteinte à la biodiversité et au potentiel d'avenir de la forêt.

Inventaires des espèces comestibles et banques de données

De nombreux inventaires de plantes et d'animaux comestibles ont été publiés, concernant différents pays situés en zones forestières tropicales. C'est ainsi que, pour l'Afrique, la forêt sèche du Miombo, au Zaïre, a été largement prospectée (Malaisse et Parent, 1985, 1986 ; Parent *et al.*, 1978). Pour la zone de forêt dense centrale du Zaïre, Dhetchuvi et Lejoly (1996, chapitre 16 du présent ouvrage) nous apportent une liste qui, loin d'être exhaustive pour l'ensemble de l'Afrique centrale, comprend un grand nombre d'espèces végétales comestibles dont ils précisent, pour chacune, la répartition géographique.

Dans beaucoup de listes publiées, les espèces végétales comestibles sont incluses parmi toutes les plantes utiles récoltées localement et vendues sur les marchés, avec notamment celles à usage médicinal. Gunatilleke et Gunatilleke présentent ainsi (chapitre 19) l'inventaire des plantes utiles de la forêt de la Sinharaja, au Sri Lanka. Toutefois, l'originalité de leur approche consiste à préciser les caractéristiques biologiques et le type d'habitat de certaines espèces, permettant ainsi d'expérimenter différents systèmes de mise en culture. Certaines de ces espèces utiles à l'Homme, comme la cardamome (un condiment de grande valeur commerciale) sont d'ailleurs favorisées par l'ouverture de la voûte forestière entraînée par l'exploitation du bois d'œuvre. En Amazonie, Kahn (chapitre 13) souligne les caractéristiques morphologiques, écologiques et économiques de nombreuses espèces de palmiers adaptables à divers systèmes d'aménagement forestier.

Cependant, les données relatives à la production des plantes alimentaires spontanées et à la valeur nutritionnelle de leurs produits sont beaucoup plus

rares. En ce qui concerne l'Afrique, Sokpon et Lejoly (chapitre 17) présentent les densités de quelques arbres et l'abondance des espèces lianescentes, arbustives et herbacées de la forêt de Pobè au Bénin, tandis que Loung (chapitre 18) indique les ordres de grandeur des densités de quelques fruitiers du Cameroun. Pour l'Amérique, Clement (chapitre 12) présente une liste d'arbres fruitiers dont il a pu préciser les rendements (production de fruits par hectare et par an) ainsi que des données sur la composition permettant d'en calculer la valeur nutritionnelle et d'en prévoir le développement des usages.

Les listes de plantes utiles actuellement disponibles se trouvent dans de gros ouvrages tels celui de I.H. Burkill (1935) concernant la Malaisie et, pour l'Afrique de l'Ouest, celui de Dalziel (1937), revu par H.M. Burkill, en cours de ré-édition depuis 1985 (1995 pour le volume 3). On peut également citer la réédition (1995) de l'ouvrage de Raponda-Walker et Sillans (1961) sur les plantes utiles du Gabon. D'autres publications, davantage spécialisées sur les plantes alimentaires, constituent des travaux de synthèse réalisés par des organisations internationales (FAO, 1984, 1990a, 1990b). Enfin, la composition et la valeur nutritionnelle d'un certain nombre d'aliments se trouvent dans les Tables de la FAO (voir par exemple, pour l'Afrique, Leung *et al.* 1970) ; toutefois on doit toujours garder à l'esprit que la composition biochimique des plantes peut varier selon les lieux d'origine, et peut subir également des fluctuations saisonnières, voire même journalières.

L'accès à l'information et la mise à jour des bases de données sont grandement facilités par les systèmes informatisés tels que le système AFlora (acronyme pour *African Flora*, Terashima *et al.*, 1991), où l'on peut trouver le nom scientifique, le nom vernaculaire ainsi que les usages des plantes africaines. Une base de données, intitulée « Répertoire Général des Aliments » et incluant la composition des plantes africaines a été conçue en France (Favier *et al.*, 1993). Le système SAPRIS (*South-East Asian Plant Resources Information System*), réalisé en parallèle avec la série de publications PROSEA (*Plant Resources of South-East Asia*) – par exemple celle de Maesen et Somaatmadja (1989) sur les légumineuses alimentaires – fournit des informations dans divers domaines : botanique, nomenclature vernaculaire, composition biochimique, production, commerce, génétique et pratiques culturales. Il serait vivement souhaitable d'agrandir ces banques de données, à la fois dans le domaine des plantes spontanées et dans celui des plantes cultivées.

En ce qui concerne les animaux, citons, pour l'Afrique, l'ouvrage récent coordonné par Chardonnet (1996) – à la demande de l'Union Européenne – qui fait le point sur les « ressources oubliées » de la faune sauvage, en précisant la contribution alimentaire du gros gibier et des invertébrés.

Évolution et diversité des productions de la forêt dense

Dans la première partie de cet ouvrage, il a été montré comment la sélection naturelle pouvait agir sur les diverses formes, les structures et les compositions chimiques des espèces de la forêt. La diversité biologique des forêts denses humides est remarquable : par exemple, on compte 210 espèces pour les 530 arbres répertoriés sur un hectare de forêt malaise à diptérocarpes, si l'on ne considère que les arbres de diamètre supérieur ou égal à 10 cm (Kochummen *et al.*, 1991) ; en Amazonie péruvienne on arrive à 283 espèces par hectare (pour 574 arbres) de forêt sempervirente (Phillips *et al.*, 1994), tandis qu'en Amazonie équatorienne, la forêt dense humide inclue 307 espèces pour 693 arbres (Valencia *et al.*, 1994) ; ce dernier échantillon de 1 ha comprend 473 espèces lorsqu'on considère les 1561 arbres de diamètre supérieur ou égal à 5 cm.

Pour expliquer cette grande diversité des espèces on fait souvent référence aux interactions entre végétaux et animaux. Par exemple, plus les arbres d'une espèce sont largement dispersés, moins ils ont besoin d'investir dans la fabrication de produits de défense contre les insectes consommateurs ; cela est assez net dans les Tropiques humides, là où il n'y a pas de facteur saisonnier régulant les populations d'insectes et où les monocultures sont, de ce fait, particulièrement sensibles aux agents pathogènes. En fait, beaucoup de fruis exercent un pouvoir attracteur sur des animaux qui, transportant leurs graines loin de l'arbre producteur et de ceux qui l'entourrent, leur évitent une destruction par les agents pathogènes spécialisés (Janzen, 1970). Certains fruits dont les graines sont liées à la pulpe passent en entier dans le tractus digestif des animaux consommateurs et ainsi leurs graines sont disséminées (Hladik et Hladik, 1969). D'autres types de fruits sont davantage adaptés à être transportés par des animaux qui les consomment à une certaine distance du point de fructification ; ils rejetteront loin de l'arbre parental les graines qui échapperont ainsi aux consommateurs et pathogènes détruisant les graines sous les arbres producteurs (Howe, 1979). Enfin, pour certains fruits, les graines sont cachées par des animaux qui reviendront les chercher quand l'ensemble des ressources disponibles se feront rares : la plante dépend alors de l'animal qui ne retrouve plus certaines des caches et qui, de fait, « plante » ainsi les graines (Smythe, 1978, 1989).

Il existe aussi des phénomènes de mutualisme apparus à plusieurs niveaux, par exemple dans le cas des arbres associés à des pollinisateurs et à des disperseurs de graines : la plante peut dépendre de deux espèces d'animaux disséminateurs, l'une qui retire les graines de dessous de l'arbre parental et l'autre qui va les cacher et les mettre hors d'atteinte des insectes destructeurs (Howe *et al.*, 1985 ; Forget et Milleron, 1991 ; Estrada et Coates-Estrada, 1991 ; Forget, 1993). Si les graines ne peuvent survivre que losrqu'elles ont été dispersées suffisamment loin des individus adultes avec lesquels elles seraient en

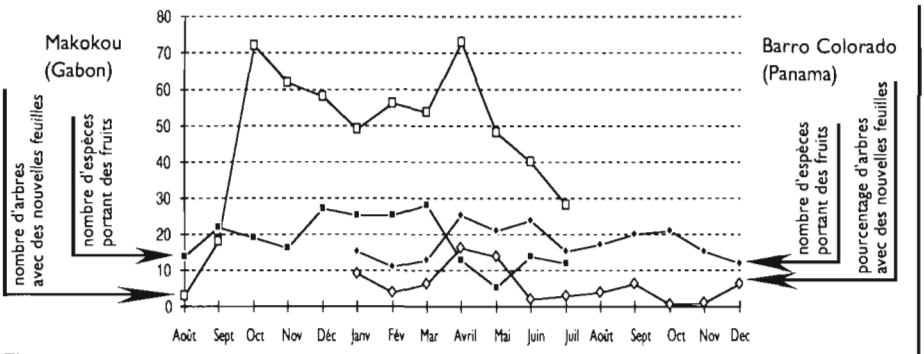


Figure 11.1
Variation du nombre d'espèces produisant des fruits et des nouvelles feuilles au cours d'un cycle saisonnier dans les forêts du Gabon et de Panama. Pour le Gabon, le nombre d'espèces produisant des fruits est limité à celles consommées par les chimpanzés (C.M. Hladik, 1973) alors que le nombre d'arbres portant des jeunes feuilles découle des observation directes de 300 individus de 150 espèces (A. Hladik, 1978). Pour Panama, nous avons également utilisé le nombre d'espèces dont les fruits sont consommés par les primates (Hladik et Hladik, 1969) tandis que, pour les nouvelles feuilles, sont indiqués les pourcentages observés sur 191 arbres de 66 espèces (Leigh et Winsor, 1982).

compétition pour les divers facteurs (lumière, nutriments, humidité), les arbres à nombreuses diaspores et à croissance rapide sont favorisés par rapport à ceux dont la stratégie implique une croissance lente (Wilson, 1977, 1980; Leigh, 1991, 1994). Les parasites spécifiques ont créé les conditions favorables à l'évolution vers de bonnes relations de voisinage entre des arbres adjacents. Il s'agit là d'une tendance globale de l'évolution dont l'un de nous à montré l'importance à différents niveaux du vivant (Leigh et Rowell, 1995). Cette « harmonie » peut se réaliser sous forme d'apports d'éléments disponibles pour les arbres du voisinage immédiat : chute des feuilles qui se décomposent avec recyclage rapide des éléments nutritifs (Hobbie, 1992), utilisation de mycorrhizes déjà présentes chez les arbres voisins d'espèces distinctes (Janos, 1980), ou encore ponction d'eau profonde dans le sol, rendue disponible par l'intermédiaire des systèmes racinaires superficiels (Dawson, 1993). Les insectes parasites des forêts denses doivent aussi avoir évolué dans le sens de phénomènes de mutualismes extrêmement subtils et complexes (Corner, 1964; Robinson, 1978; Jacobs, 1988). Certaines espèces de diptérocarpes, par exemple, dépendent de plusieurs autres espèces voisines dont les floraisons en série vont permettre la constitution et le maintien des populations de pollinisateurs (Appanah, 1985). Ainsi le mutualisme, dans les forêts denses intactes, entraîne une végétation extrêmement riche qui supporte des densités de mammifères et d'oiseaux beaucoup plus grandes que dans les zones anthropisées (Jacobs, 1988).

Les biomasses des populations de vertébrés consommateurs de végétaux sont limitées, dans les forêts denses, par des périodes de moindre disponibilité en fruits et en jeunes feuilles (figure 11.1). Dans deux sites de forêts

néotropicales, à Barro Colorado, Panama (Smythe *et al.*, 1982) et à Manú, Pérou (Terborgh, 1983), la quantité de fruits qui tombent au sol est, à certaines saisons, trop faible pour nourrir les frugivores terrestres ; les disponibilités en jeunes feuilles sont également réduites. Au Gabon (Hladik, 1973) et à Madagascar (Overdorff, 1992 ; Ganzhorn et Kappeler, 1993), les saisons de faible production de fruits et de jeunes feuilles ne coïncident pas ; de la même façon, dans le Sud-Est Asiatique, les deux périodes de faible production ne coïncident pas (Terborgh et van Schaik, 1987). Le décalage entre les deux périodes de pénurie en fruits et en jeunes feuilles, illustré par la figure 11.1 pour les forêts du Gabon et de Panama, pourrait expliquer pourquoi les biomasses de primates peuvent être beaucoup plus élevées dans les régions paléotropicales que dans les forêts néotropicales. Si l'on ne considère que les forêts matures, il semble néanmoins que la biomasse totale de mammifères ne soit pas excessivement plus forte au Gabon qu'à Panama ou au Pérou.

Dans les forêts denses de plaines de Bornéo et dans la péninsule malaise, les diptérocarpes – ainsi que de nombreuses autres espèces – tendent à fleurir de manière synchrone, chaque épisode de floraison étant séparé des autres par plusieurs années de quiescence (Janzen, 1974 ; Ashton, 1988). Les rares diptérocarpes, qui fructifient hors de ces périodes subissent de fortes pertes de graines consommées par les animaux (Chan, 1981). Les populations animales sont limitées par les grands intervalles qui séparent les périodes de fructification (Janzen, 1974), comme elles le sont par les périodes de moindre production fruitière en Amérique et en Afrique. Dans les montagnes de Malaisie et de Bornéo, les Fagaceae fructifient aussi en masse, mais généralement à des périodes différentes et non pas de manière synchrone comme les diptérocarpes (Ashton, 1988). Ainsi, les sites de grande production de fruits sont dispersées et éphémères et des frugivores comme les sangliers migrent par bande de taille impressionnante vers ces sites de production d'espèces grégaires (Ashton, 1988 ; voir aussi Dove, 1996, chapitre 10 du présent ouvrage).

Bien que les forêts de plaine et de basse altitude renferment les plus grandes diversités en arbres (Heaney et Proctor, 1990 ; Kitayama, 1992), les gradients altitudinaux ajoutent une autre dimension dans la diversité offerte aux animaux migrateurs et aux humains. Cet enrichissement est dû aux changements de composition floristique ainsi qu'aux divers rythmes de floraison, de fructification et de repousses de jeunes feuilles dans leur ensemble (Loiselle et Blake, 1991). Katz (chapitre 20) décrit ainsi la diversité des plantes et des animaux mise à profit par les populations vivant dans les zones montagneuses du Mexique.

Ressources alimentaires végétales des forêts denses

Si les forêts denses sont effectivement riches d'un grand choix de ressources alimentaires, les productions relatives des diverses catégories sont variables selon les types de forêts. En fait, les données quantifiées sont rares car il est difficile d'effectuer les mesures de production. Si nous savons effectivement combien les populations vivant en zones forestières peuvent récolter et quelle quantité est consommée, en revanche, nous ne connaisons pas la part exacte de la production forestière qui est exploitée par l'Homme. De plus, la disponibilité et l'accessibilité de la nourriture n'est qu'une partie du problème : les préférences alimentaires, les répugnances et les tabous culturels – composantes incontournables dont les implications sont analysées dans les quatrième et cinquième parties du présent ouvrage – déterminent également ce qui sera consommé. Les enquêtes alimentaires révèlent souvent que seul un petit nombre de plantes est utilisées par rapport aux larges potentialités de la forêt, comme le montrent Sokpon et Lejoly, ainsi que Dhetchuvi et Lejoly (chapitres 16 et 17).

Fruits et graines

Il existe dans les forêts denses une très grande variété de fruits, de noix et de graines qui, le plus souvent, disparaissent très vite, consommés par de nombreuses espèces animales terrestres et arboricoles.

Dans les chapitres 12 et 13, respectivement par Clement et par Kahn, on voit comment ces arbres fruitiers sont utilisés par les populations forestières comme plantes de cueillette directement disponibles, mais aussi en tant qu'espèces à introduire dans les divers systèmes d'aménagement forestier et dans les plantations agricoles. Ces auteurs insistent sur les divers palmiers qui portent des fruits riches en éléments énergétiques. En fait, la morphologie et la composition chimique des fruits tropicaux varient beaucoup ; et Clement fait clairement la distinction entre les fruits riches en amidon et ceux à pulpe sucrée, riches en fructose et autres sucres solubles ainsi qu'en acide ascorbique (vitamine C) et autres vitamines. D'autres espèces possèdent des pulpes et des arilles riches en protéines et en graisses. On constate d'ailleurs que les fruits sont soit très sucrés, soit très riches en graisses et qu'il existe une complémentarité entre ces deux types en fonction des périodes de disponibilité, comme cela a été montré en Guyane (Charles Dominique *et al.*, 1981).

Comment préciser la production fruitière en forêt dense humide ? Des mesures ponctuelles de production de fruits ont été faites sur quelques espèces, en utilisant la méthode de l'individu-échantillon. Cela a permis de montrer que les productions de pulpe comestible d'un cerisier commun d'Europe (*Prunus cerasus*) et d'un « prunier mombin » (*Spondias mombin*), à

Tableau 11.1 Production fruitière annuelle de quelques arbres forestiers tropicaux de l'île de Barro Colorado (Panama) et de Makokou (Gabon). La production indiquée pour *Tetragastris panamensis* est la moyenne par arbre (Howe, 1982) divisée par la surface moyenne de couronne (Howe, 1980).

Espèces fruitières	Nombre moyen de fruits par m² de couronne	Poids moyen (g) d'un fruit	Poids moyen (g) des fruits par m² de couronne	Références
Barro Colorado				
Ficus insipida	113	5,6 (poids frais)	618 (poids frais)	Morrison (1978)
Spondias mombin	183	8,0 (poids frais)	1464 (poids frais)	Hladik et Hladik (1969)
Virola surinamensis	68	4,8 (poids sec)	333 (poids sec)	Hladik et Hladik (1969)
Miconia orgentea	22 500	0,036 (poids frais)	810 (poids frais)	Hladik et Hladik (1969)
Tetragastris panamensis	92	4,9 (poids sec)	450 (poids sec)	Howe (1980, 1982)
Dipteryx panamensis	14	23 (poids frais)	322 (poids frais)	Giacalone *et al.* (1982)
Astrocaryum standleyanum	60	30 (poids frais)	1800 (poids frais)	Hladik et Hladik (1969)
Scheelea zonensis	23	30 (poids frais)	690 (poids frais)	Hladik et Hladik (1969)
Makokou				
Dacryodes klaineana			1400 (poids frais)	Hladik (1973)
Heisteria parviflora			300 (poids frais)	Hladik (1973)
Grewia coriacea			600 (poids frais)	Hladik (1973)

Panama étaient du même ordre de grandeur, soit environ 1 kg (poids frais) par m² de surface couverte par la couronne de l'arbre (Hladik et Hladik, 1969). Certains individus de pruniers mombin et de palmiers épineux (*Astrocaryum standleyanum*) de Barro Colorado, produisent jusqu'à 1,5 kg et 1,8 kg de fruits entiers (poids frais) par m² de surface de couronne. Chez quelques arbres de la forêt sèche semi-caducifoliée du Sri Lanka, la production est parfois supérieure (Hladik et Hladik, 1972), tandis que les arbres du Gabon dont la production a été mesurée (Hladik, 1973) apparaissent moins prolifiques (tableau 11.1).

Les fruits représentent une ressource éphèmère, dispersée dans l'espace et dans le temps, aussi l'estimation de la production fruitière globale d'une forêt dans son ensemble, nécessite-t-elle la mise en place d'une grande quantité de collecteurs destinés à intercepter les fruits avant qu'ils ne soient consommés au sol par les animaux terrestres. Par cette technique, Smythe (1970) à Barro Colorado, ainsi que Terborgh (1983), dans différents types de forêts sur les sols fertiles du Parc de Manú en Amazonie Péruvienne, ont obtenu une production moyenne de 200 g (poids frais) de fruits par m² et par an (soit 2 tonnes par hectare) ce qui semble nettement inférieur à ce que les mesures ponctuelles d'arbres individuels laissaient prévoir. Avant que les fruits n'arrivent dans les collecteurs, il est certain que les frugivores arboricoles ont eu le temps d'en prélever une partie que Leigh et Windsor (1982) ont es-

timé être inférieure au quart de la production totale. On peut aussi penser que près de la moitié de la canopée de la forêt est composée d'arbres vieillissants ou que, selon Foster et Lowman (1994), les couronnes des arbres sont envahies de lianes. Toutefois, dans ce dernier cas, la production fruitière des lianes s'ajoute à celle des arbres.

En fait, la productivité et la fertilité du sol varient beaucoup, comme l'a montré Morán (1996, chapitre 75 du présent ouvrage) dans le Bassin Amazonien. Il existe de grandes étendues de sols pauvres et la production globale annuelle de fruits en Amazonie doit être beaucoup moins forte que celle de Manú. Au Gabon, la production annuelle, obtenue par la méthode des collecteurs de fruits, est du même ordre de grandeur que celles de Manú et de Barro Colorado, soit 500 kg (poids sec) par hectare (C.M. Hladik, 1981).

Plus que la production fruitière annuelle globale, ce sont les variations saisonnières qui jouent un rôle essentiel dans la régulation des populations animales, car, à certaines périodes de l'année, peuvent se produire de véritables « pénuries de fruits » qui pourront être éventuellement compensées par de fortes disponibilités en jeunes feuilles. Cependant, certaines grosses graines dont les délais de germination sont relativement longs, qui sont riches en amidon, en lipides ou en protéines, peuvent, à l'inverse des fruits, être stockées par les peuples forestiers sur une longue période. En Afrique centrale, les caractéristiques de ces graines se trouvent chez de nombreuses espèces, par exemple, *Coula edulis*, qui est très apprécié (Loung, chapitre 18) ainsi que *Panda oleosa*, *Thiegemella africana*, *Mammea africana*, *Parinari excelsa*, ou *Lavigeria macrocarpa*.

Nectars et sèves

Certains végétaux renferment des nectars et d'autres de grandes quantités de pollen qui attirent les animaux pollinisateurs véhiculant le pollen d'un individu à l'autre. En général, ces produits ne sont consommées par les populations forestières que lorsqu'il y a eu stockage du pollen et transformation du nectar en miel par des abeilles, malgré les grandes difficultés qu'implique la récolte en présence des abeilles sauvages.

On peut estimer les quantités de pollen et de nectar produites dans les forêts denses en mesurant les quantités absorbées par les abeilles qui sont les principaux agents pollinisateurs et les principales utilisatrices de nectar et de pollen, comme cela a été effectué sur l'île de Barro Colorado par Roubik (1993). La densité par hectare des abeilles dépourvues de dard (Meliponinae et Trigoninae) est de six colonies ayant en moyenne 6 000 individus pesant chacun 16 mg, et 8 300 individus d'abeilles solitaires pesant chacune 32 mg, soit une biomasse totale de 842 g d'abeilles (Roubik, 1993). Roubik estime

que ces abeilles consomment annuellement l'équivalent de 123 kg de sucre par hectare et utilisent 134 kg (poids sec) de résine pour la construction des nids. Ces colonies d'abeilles sociales emmagasinent 12 litres de miel et 6 litres de pollen par hectare et par an.

En Amérique, ces abeilles dépourvues de dard ont été souvent « domestiquées » dans les temps pré-hispaniques ; ce sont elles qui fournissent aux Aché des petites quantités de miel (Kaplan et Hill, 1985 ; Ramos Elorduy, chapitre 21). Dans l'Ancien Monde, les populations forestières consomment également de grande quantité de miel (Turnbull, 1961 ; Bahuchet, 1985 ; Ichikawa, 1996, chapitre 47 du présent ouvrage).

Ajoutons enfin, que les sèves sucrées de nombreuses espèces de palmiers sont utilisées dans tout le monde tropical pour la fabrication du vin de palme. Ce vin est nourrissant, riche en protéines, en vitamines variées et en fer. Il peut être éventuellement distillé pour la fabrication d'une boisson alcoolisée. La sève du palmier *kitul*, au Sri lanka, sert également à faire un sucre de palme, ou *jaggary* (Gunatilleke et Gunatilleke, chapitre 19). Enfin, certaines populations utilisent indirectement des exsudats de plantes que des insectes grégaires transforment en miellat. Cet exsudat d'insectes tombe au sol et cristallise sous forme de sucres, tel le mannite de Madagascar (Decary, 1946).

Réserves d'amidon de tiges et de tubercules

Pour assurer sur le long terme leur croissance ou leur reproduction, certaines plantes tropicales constituent des réserves d'amidon soit dans leurs troncs, soit dans leurs tubercules ; aussi de nombreuses populations forestières d'Asie peuvent-elles se nourrir de l'amidon de 16 espèces de palmiers sagous (Johnson, 1992 ; voir aussi pour la Nouvelle Guinée, Ohtsuka, 1996 et Ulijaszek et Poraituk, 1996, respectivement chapitres 25 et 26 du présent ouvrage). Le stockage d'amidon permet au palmier d'avoir une floraison terminale de type monocarpique entraînant la mort de l'individu. La production d'un tronc de palmier, par exemple de *Metroxylon sagu*, peut atteindre 100 à 200 kg d'amidon. Cette production des sagoutiers, sauvages ou semi-domestiqués, dépendra des densités qui résultent elles-mêmes des différents modes de gestion pratiqués par les différentes populations (Brosius, 1996, chapitre 50 du présent ouvrage). Il existe aussi une phytopratique (signalée par Hallé, 1996, chapitre 67 du présent ouvrage) qui permet d'atteindre des rendements de 400 à 500 kg d'amidon par tronc. En Amérique, bien que *Mauritia flexuosa* soit potentiellement utilisable (Kahn, chapitre 13), cette source d'amidon est actuellement mineure. Chez les palmiers, on utilise aussi les bourgeons terminaux (ou

cœurs de palmiers), une forme d'exploitation généralement destructrice des individus, sauf dans le cas des espèces à troncs multiples.

D'autres réserves d'amidon qui se trouvent dans les tubercules des ignames forestières (les nombreuses espèces du genre *Dioscorea*) permettent la croissance rapide des tiges de ces plantes lianescentes (Hladik et Dounias, chapitre 14). Les ignames qui, en Afrique, sont les tubercules sauvages les plus consommés en région forestière, sont également recherchées par les populations forestières d'autres régions, comme par exemple, celles du nord de l'Australie (Jones et Meehan, 1989), celles des Philippines (Eder, 1988), de Malaisie (Endicott et Bellwood, 1991) et de Thaïlande (White, 1989). Dans le nord de l'Inde, de nombreuses espèces du genre *Dioscorea* sont utilisées, tout comme le palmier *Metroxylon sagu* et la fougère arborescente *Cyathea gigantea* (Gangwar et Ramakrishnan, 1990).

Depuis les premières mesures publiées concernant le poids des tubercules comestibles disponibles dans le sol des forêts denses (en moyenne 1 kg de poids frais par hectare, Hladik *et al.*, 1984), de nouvelles mesures ont montré que ces productions peuvent atteindre 3 à 6 kg dans certaines parties de la forêt appelées localement « ignameraies naturelles » (Hladik et Dounias, chapitre 14). D'autres régions forestières sont nettement plus pauvres en ignames (Loung, chapitre 18). Les zones de fortes densités d'ignames, sont en cours d'analyse (Dounias, chapitre 59 du présent ouvrage ; Dounias, en prép.) afin de déterminer le degré d'influence de la paraculture pratiquée par les Pygmées qui replacent en terre la partie apicale du tubercule, après récolte, notamment dans le cas de *Dioscorea praehensilis*.

Il est certain que les quantités d'amidon récoltées dans les sagoutiers sont beaucoup plus importantes que celles que procurent les tubercules, mais la préparation de la farine de sagou nécessite une dépense énergétique nettement supérieure et un travail plus pénible (Ulijaszek et Poraituk, 1996, chapitre 26 du présent ouvrage) que celui qui consiste à rechercher les ignames de forêt, directement consommables, cuits dans les braises ou bouillis dans l'eau. Par exemple, Jones et Meehan (1989) ont calculé qu'une femme produisait l'équivalent net de 2 000 à 2 500 kcal par heure de collecte de *Dioscorea transversa* (une igname du nord de l'Australie), même en tenant compte de l'énergie dépensée pour la recherche des tubercules, pour le trajet de retour, ainsi que pour la préparation culinaire.

Feuilles et champignons

Les mesures de production de feuilles ont été réalisées, comme celles des fruits, à l'aide des collecteurs de litière. Les résultats, pour la majorité des forêts denses, varient entre 5,5 et 7,5 tonnes (poids sec) par hectare et par an

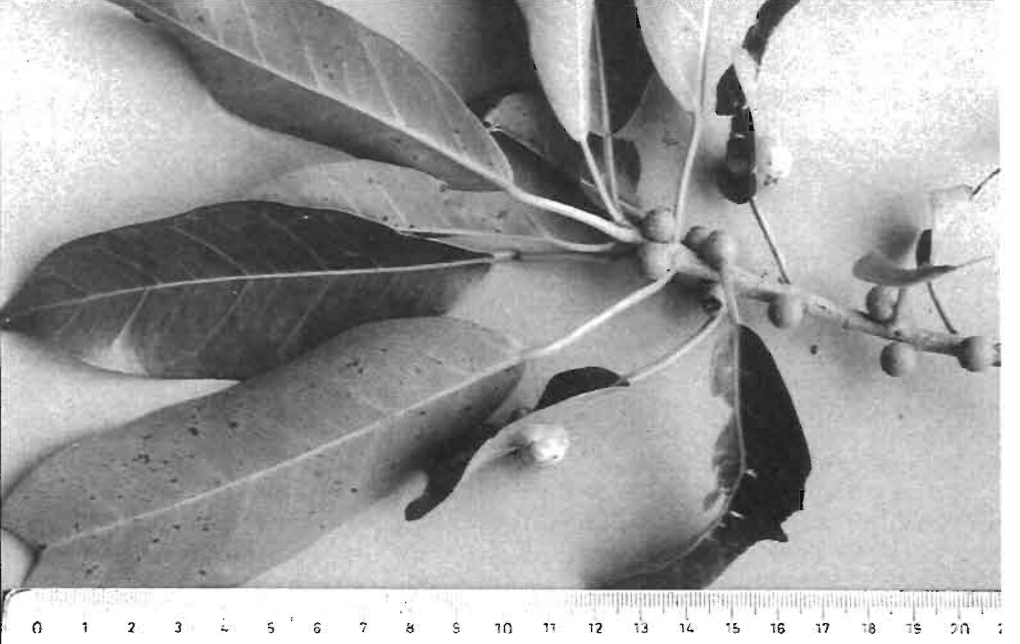


Figure 11.2
Ficus kamerunensis est l'un des arbres préservés dans l'espace ouvert d'un village de la région de la Lobaye (République Centrafricaine), dont les feuilles sont consommées (photo C.M. Hladik).

(Leigh et Windsor, 1982). Les feuilles matures, disponibles en grande quantité dans les forêts, ne sont généralement pas consommées ni par les Hommes, ni par les Vertébrés (sauf dans le cas de certaines espèces animales spécialisées) parce qu'elles renferment trop de fibres.

Par contre, les feuilles sont très appréciées quand elles sont jeunes (Hladik, 1978). Les populations forestières, comme les mammifères forestiers, trouvent dans les jeunes feuilles un ensemble d'acides aminés indispensable à l'équilibre de leur régime alimentaire. De nombreuses espèces végétales, principalement les herbacées croissant dans les endroits ensoleillés du sous-bois – ou les adventices se développant dans les zones anthropisées – sont consommées comme légumes. Par exemple, les feuilles de petites lianes – appartenant au groupe ancestral des Gymnospermes (*Gnetum africanum* et *G. buchholzianum*) – qui se récoltent facilement, sont très recherchées et commercialisées dans tous les pays d'Afrique centrale (Mialoundama, chapitre 15). Cas plus rare, d'autres jeunes feuilles peuvent être cueillies directement sur des arbres plantés dans les villages (Hladik, 1995), tel *Ficus kamerunensis* (figure 11.2).

En ce qui concerne les nombreux champignons de forêt dense, toutes les espèces comestibles sont hautement valorisées et de nombreuses populations forestières les considèrent comme « équivalents à de la viande » (Katz, chapitre 20).

Ressources alimentaires animales des forêts denses

Aux vertébrés, principalement poissons et mammifères, s'ajoutent de nombreux invertébrés consommables, dont des insectes à haute valeur nutritive dont Ramos-Elorduy (chapitre 21) met en évidence tout l'intérêt. Lahm (chapitre 22) montre par ailleurs que, dans la forêt du Gabon, si la biomasse des mammifères diminue à proximité des villages, certaines espèces comme les singes cercopithèques et les céphalophes restent abondantes. Pour l'Amazonie, à partir d'une revue des nombreux travaux menés dans différents types de forêts, Redford (chapitre 23) signale que certains groupes – de mammifères ou d'oiseaux – sont particulièrement recherchés par les chasseurs colons, alors que les populations indiennes sont beaucoup plus éclectiques dans leurs choix.

Les invertébrés

Pour estimer la quantité d'insectes que l'Homme peut prélever dans une forêt dense, on peut, de façon indirecte, mesurer la biomasse consommée par les insectes. Ainsi, à Panama, Leigh et Windsor (1982) ont évalué la production d'insectes folivores à partir du calcul de la surface des parties manquantes sur les limbes des feuilles recueillies dans les collecteurs de litière, en partant du principe que, pour produire 1 kg d'insectes, 10 kg de feuillages doivent être consommés (Leigh et Smythe, 1978). Comme les chutes de litière de feuilles ont varié entre 5,6 et 6,7 tonnes par hectare et par an (poids sec), entre décembre 1973 et décembre 1977, la surface foliaire totale était de 6,8 à 8,0 hectares. La proportion annuelle consommée par les insectes a varié entre 5,3 et 10,3 %. Si les trous faits par les insectes ne grandissent pas quand les feuilles se déroulent et si les plantes ne recyclent pas la matière sèche de ces feuilles avant qu'elles ne tombent, la consommation des insectes a varié entre 375 et 700 kg (poids sec) par hectare et par an (Leigh et Windsor, 1982). Dans la mesure où l'on fait l'hypothèse que les autres consommateurs, comme les vertébrés et les fourmis coupeuses de feuilles, consomment les feuilles entières, les trous et autres parties manquantes des feuilles recueillies dans la litière représentent effectivement la consommation foliaire des insectes, la disponibilité annuelle peut être évaluée entre 38 et 70 kg (poids sec) d'insectes par hectare.

On peut également estimer la quantité d'insectes disponibles d'après ce que les animaux insectivores consomment. En effet, connaissant les régimes alimentaires des oiseaux insectivores, ainsi que leur biomasse et leur densité, nous pouvons calculer la biomasse initiale d'insectes (Nagy, 1987). Les densités d'oiseaux sont connues à Barro Colorado (Willis, 1980), à Manú (Terborgh *et al.*, 1990) et à Sarawak (Fogden, 1976). Dans ces sites, la consommation des oiseaux est inférieure à 40 kg d'insectes (poids sec) par

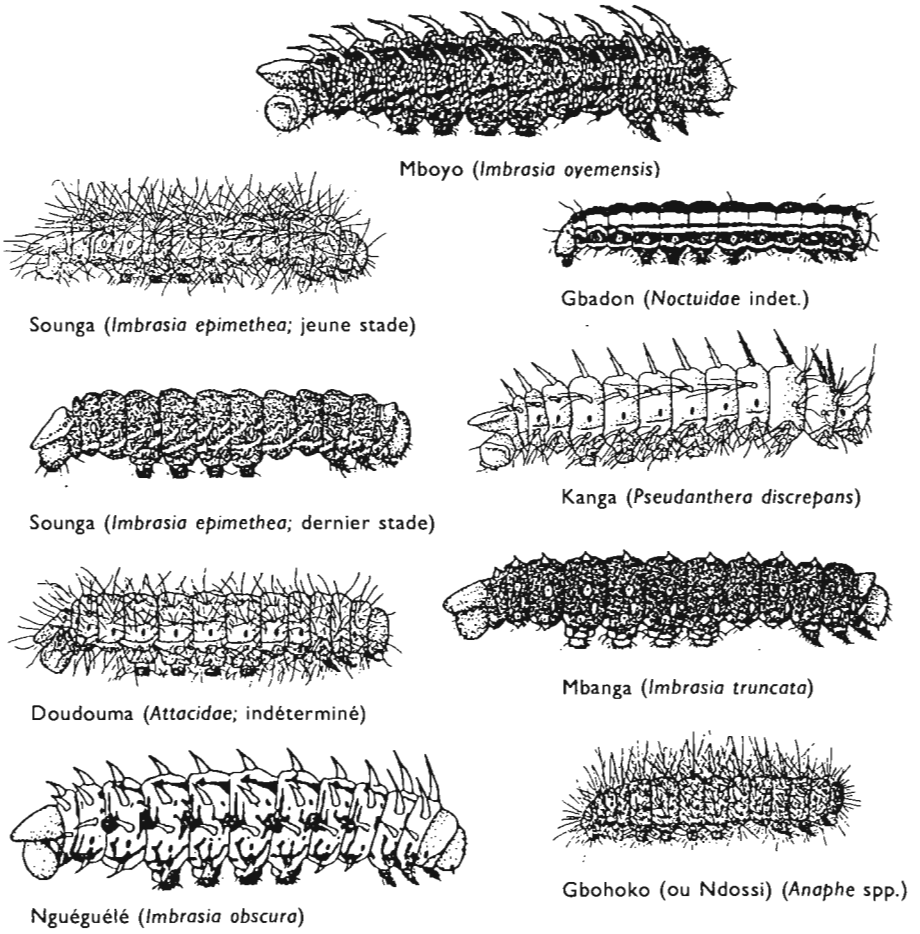


Figure 11.3
Quelques espèces de chenilles comestibles de la forêt de la Lobaye (République Centrafricaine) inféodées à divers « arbres à chenilles » caractéristiques des forêts de type semi-caducifolié (dessins de F. Crozier, in S. Bahuchet, 1978 ; voir Rapport ECOFAC, Hladik, 1995).

hectare et par an (Leigh, non publié). À Barro Colorado, elle est de 24 kg (poids sec) par hectare et par an d'insectes folivores et de 32 kg en ce qui concerne l'ensemble des insectes. Les oiseaux insectivores utilisent – indirectement – environ la moitié de la biomasse du feuillage qui sert à nourrir les insectes (Leigh et Windsor, 1982). Ce type de raisonnement – qui s'éloigne, il est vrai, des données de base – nous permet de conclure que la production annuelle d'insectes dans les forêts denses est inférieure à 100 kg (poids sec) par hectare.

Il semble difficile d'évaluer la fraction comestible et accessible pour l'Homme de cette production globale d'insectes. Les chenilles, particulièrement riches en lipides, sont des produits localement consommés en grande quantité, la production de nombreuses espèces pouvant être utilisée simultanément, comme par exemple en Centrafrique (figure 11.3). On manque de données à propos de nombreux autres insectes comestibles récoltés en forêt dense comme les larves des Coléoptères fouisseurs de bois – plusieurs espèces de *Rhynchophorus* –, ou les termites ailés récoltés lors des vols nuptiaux.

Importance des vertébrés

Les mammifères, les oiseaux et les poissons constituent, pour les populations forestières des régions tropicales, une source importante de nourriture ainsi qu'une source de revenus monétaires. À côté des protéines dont l'importance nutritionnelle peut être vitale, les graisses animales jouent également un rôle important (Speth, 1987). La proportion des lipides par rapport aux protéines peut d'ailleurs varier au cours des cycles saisonniers, ainsi qu'en fonction de l'âge de l'animal. L'importance des ressources en mammifères et oiseaux est mise en évidence dans les chapitres qui suivent (Lahm, chapitre 22 ; Redford, chapitre 23). Les poissons d'eau douce des forêts denses représentent également une source importante de protéines et le développement de la pisciculture, voire des élevages de grenouilles (lorsqu'aucun interdit ne les marque), pourraient fortement augmenter les productions de protéines.

Les estimations des biomasses de mammifères aboutissent à des résultats très variables. À Manú, Pérou, les biomasses varient de 1 416 à 1 705 kg (poids frais) par km^2, dont 1 200 à 1 500 kg de frugivores (tapirs et cervidés inclus) qui représentent la catégorie la plus recherchée par les chasseurs (Redford, chapitre 23) ; à Barro Colorado, les estimations sont de 3 400 à 3 800 kg par km^2, dont 1 500 à 1 700 kg par km^2 de frugivores (Glanz, 1982, 1990 ; Janson et Emmons, 1990) ; en revanche la biomasse totale de mammifères est beaucoup plus faible dans les *llanos,* au Venezuela (787 kg par km^2 à Masaguaral et 946 kg par km^2 à Guapato ; Eisenberg *et al.*, 1979).

D'après les données du tableau 11.2, il semblerait que les forêts sèches supportent des biomasses de mammifères plus élevées que celles des forêts denses et que les zones de forêt en régénération sont plus riches. En ce qui concerne les seuls singes, si appréciés des chasseurs, les différentes biomasses estimées sont également très variables, selon les types de forêts et selon les continents (tableau 11.3), mais leur proportion par rapport aux autres animaux est toujours très forte, à l'exception de la place occupée par les éléphants – et vraisemblablement aussi par de gros mammifères comme les buffles – dans les paléotropiques.

Tableau 11.2 | Biomasses des mammifères (en kg par km²) dans quelques forêts tropicales

	Réserve de la Lopé (Gabon)		Gabon (sud-ouest)	Inde (forêt sèche)	Panama (Barro Colorado)	Amazonie péruvienne (Manú)
	forêt immature	forêt mature				
Primates	343	329	230	518	420-583	646
Elephants	4093	1132	1160	7000		
Autres herbivores	296	258	257	8417	4000	834

Sources des données: White, 1994 (pour la Lopé), avec les sites 1 et 5 pour la forêt immature et les sites 3 et 4 pour la forêt mature ; Prins et Reitsma, 1989 pour le sud-ouest du Gabon (les données concernant les primates sur un autre site, d'après White,1994). Nous utilisons pour les éléphants, un poids moyen de 1741 kg et non de 800 kg, comme indiqué par Prins et Reitsma. Les données concernant une forêt sèche du sud-est de l'inde proviennent de Karanth et Sunquist (1992); celles de Barro Colorado sont de Leigh (non publié), basées sur les observations de Eisenberg et Thorington (1973) et de Glanz (1982, 1990). Si l'on ne tient pas compte de la biomasse des édentés, les autres mammifères de Barro Colorado atteignent 1352 kg par km². Pour Manú, nous reprenons les données de Janson et Emmons (1990).

Quelle part de cette biomasse l'Homme peut-il prélever? En utilisant la relation de régression qui existe entre le poids des aliments ingérés et le poids corporel des mammifères (Nagy, 1987), on peut estimer que les animaux de plus de 1 kg (à l'exception des carnivores et des édentés), consomment, par hectare et par an, environ 200 kg (poids sec) de matière végétale (tableau 11.4). Si 10 kg de nourriture servent à produire 1 kg de biomasse animale, il semblerait que l'on puisse en utiliser 20 kg par hectare et par an (soit deux tonnes de gibier par km²).

Tableau 11.3 | Biomasses de communautés de primates non humains dans diverses forêts denses non perturbées.

Lieu d'observation et pays	Biomasse (kg par km²)	Référence
Manú, Pérou	650	Glanz, 1990
Barro Colorado, Panama	420–583	Glanz, 1990
Kibale, Ouganda	2 300–3 600	Oates *et al.*, 1990
Tiwai Island, Sierra Leone	1 230–1 530	Oates *et al.*, 1990
Ituri forest, Zaïre	715	Thomas, 1991
Tai National Park, Côte d'Ivoire	1010	Bourlière, 1985
Douala-Edea, Cameroun	409	Oates *et al.*, 1990
Ankarana, Madagascar	665	Ganzhorn, 1992
Kuala Lompat, Malaisie	1 234	Oates *et al.*, 1990
Ketambe, Sumatra	727	Oates *et al.*, 1990
Kutai, Kalimantan	360	Oates *et al.*, 1990
Sepilok, Sabah	248–288	Oates *et al.*, 1990

Tableau 11.4 Biomasse et consommation annuelle (poids total de matière sèche consommée par hectare) des mammifères de plus de 1 kg de quelques forêts tropicales.

	Manú (Pérou) Forêt tropicale humide		La Lopé (Gabon) Forêt tropicale humide		Nagarahole (Inde) Forêt tropicale sèche	
Poids des animaux	Biomasse kg/km²	Consommation kg par ha	Biomasse kg/km²	Consommation kg par ha	Biomasse kg/km²	Consommation kg par ha
Poids > 1000 kg (éléphants)	0	0	1132	47	7000	278
de 100 à 1000 kg	80	6	107	8	4675	304
de 10 à 100 kg (primates)	0	0	132	18	0	0
de 10 à 100 kg (autres)	340	55	329	36	3742	319
de 1 à 10 kg (primates)	543	107	196	38	518	89
de 1 à 10 kg (autres)	177	35	5	1	(?)	(?)
Total	1140	203	1901	140	>15 935	>990

Les données concernant les populations animales sont reprises de Janson et Emmons (1990), pour Manú, de White (1994) pour la Lopé (sites 3 et 4) et de Karanth et Sunquist (1992) pour Nagarahole. La consommation est calculée (d'après Nagy, 1987) en kg de matière sèche sur la base de $0{,}235\,(\textit{Poids de l'animal})^{0.822}$ par jour pour les espèces de poids inférieur à 40 kg et, pour les espèces pesant plus de 40 kg, sur la base de $0{,}577\,(\textit{Poids de l'animal})^{0.729}$ par jour.

Les carnivores sont loin de consommer de telles biomasses. À Manú, site réputé pour l'abondance des carnivores (Terborgh, 1990), les pumas et les jaguars consomment annuellement 25 kg de viande par km² (Emmons, 1987). Les ocelots en consomment 135 kg, dont 70 correspondent à des proies de poids inférieur à 1 kg (Emmons, 1987). L'ensemble des carnivores ne consomment donc pas plus de 100 kg de grandes proies (ayant un poids supérieur à 1 kg). Il est vraisemblable que les oiseaux prédateurs en consomment beaucoup moins. Cette situation est fort différente de celle des oiseaux insectivores et de leur énorme consommation. Les populations humaines peuvent-elles prélever davantage de mammifères que les consommateurs non humains sans mettre les forêts en danger ? Les équilibres dans les prélèvements possibles sur la faune sauvage sont discutés dans la dernière partie de cet ouvrage (Feer, chapitre 66).

À l'inverse des utilisations possibles des insectes folivores – qui se reproduisent en grand nombre – une forte pression de chasse exercée sur les mammifères peut avoir de graves conséquences, parce qu'elle rompt les relations de mutualisme responsables de l'intégrité de la forêt. Les animaux le plus souvent chassés sont en effet ceux qui jouent un rôle crucial dans la dispersion des graines (Emmons, 1989 ; Redford, chapitre 23). En Côte d'Ivoire, sur les sites où les éléphants ont disparu depuis longtemps, on peut noter le manque de plantules de certaines espèces à très grosses graines qui étaient disséminées uniquement par les éléphants (Alexandre, 1978). L'élimination des agoutis sur les îles proches de Barro Colorado peut, de la même façon, avoir abouti à une forte baisse de la biodiversité des arbres car beaucoup d'espèces

arborescentes dépendent des animaux capables d'enterrer leurs graines, celles-ci échappant alors aux insectes prédateurs (Leigh *et al.*, 1993).

Ainsi nous commençons à concevoir les nombreuses interrelations qui maintiennent la diversité et la productivité des forêts tropicales et il est certain que les vertébrés jouent un rôle essentiel dans ce réseau. Les cycles saisonniers peuvent influer considérablement sur la disponibilité des produits consommables, entraînant des contraintes parfois très fortes pour les populations humaines (Garine et Harrison, 1988). Cependant la diversité permet l'utilisation de ressources complémentaires conduisant à un régime alimentaire équilibré et pleinement satisfaisant.

Références

Alexandre, D.-Y. (1978). Le rôle disséminateut des éléphants en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 32, 47–71

Appanah, S. (1985). General flowering in the climax rainforests of South-east Asia. *Journal of Tropical Ecology*, 1, 225-240

Ashton, P. S. (1988). Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 347-370

Bahuchet, S. (1978). *Introduction à l'ethoécologie des Pygmées Aka de la Lobaye (Empire Centrafricain)*. (Paris: EHESS)

Bahuchet, S. (1985). *Les Pygmées Aka et la forêt Centrafricaine* (Paris: SELAF)

Bourlière, F. (1985). Primate communities: their structure and role in tropical ecosystems. *International Journal of Primatology*, 6, 1–26

Brosius, J. P. (1996). Stratégies de subsistance des chasseurs-cueilleurs Penan des forêts de Sarawak (Malaisie). *Chapitre 50 du présent ouvrage*, pp. 793–802

Burkill, H.M. (1985-1995). *The Useful Plants of West Tropical Africa* . Edition 2 (Kew: Royal Botanic Gardens)

Burkill, I.H. (1935). *A Dictionary of the Economic Products of the Malay Peninsula* (London: Crown Agents for the Colonies)

Chan, H. T. (1980). Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps II. Fruiting biology and seedling studies. *Malaysian Forester*, 43, 438-451

Chardonnet, P. (1995). *Faune Sauvage Africaine : La Ressource Oubliée*. (Luxembourg: Office des Publications Officielles des Commaunautés Européennes)

Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C. M., et Prévost, M. F. (1981). Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: interrelations plantes animaux. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, 35, 341-435

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne: composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Corner, E. J. H. (1964). *The life of plants* (Cleveland, OH : World Publishing Co.)

Dalziel, J.M. (1937). *The Useful Plants of West Tropical Africa* (Londres : The Crown Agents for the Colonies)

Dawson, T. E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants : implications for water balance, performance, and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95, 565-574

Decary, R. (1946). Plantes et animaux utiles de Madagascar. *Annales du Musée des Colonies de Marseille*, 54, 1–234

Dhetchuvi, M.M. et Lejoly, J. (1996). Les plantes alimentaires de la région de la forêt dense du Zaïre, au nord-est du Parc National de la Salonga. *Chapitre 16 du présent ouvrage*, pp. 301–314

Dounias, E. (1996). Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun. *Chapitre 59 du présent ouvrage*, pp. 939–960

Dounias, E. (en préparation). *Incidence de la paraculture sur la démographie des ignames sauvages.*

Dove, M.R. (1996). Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture. *Chapitre 10 du présent ouvrage*, pp. 203–216

Eder, J. (1988). Batak foraging camps today : a window to the history of a hunting-gathering economy. *Human Ecology*, **16**, 35–55

Eisenberg, J.F., O'Connell, M.A. et August, P.V. (1979). Density, Productivity and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. In Eisenberg, J.F. (ed.) *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*, pp. 187–207 (Washington DC : Smthsonian Institution Press)

Eisenberg, J.F. et Thorington, R.W. Jr (1973). A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5, 150–161

Emmons, L. H. (1987). Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**, 271-283

Emmons, L.H. (1989). Tropical rain forests : why they have so many species and how we may lose this biodiversity without cutting a single tree. *Orion Nature Quaterly*, 8 (3), 8-14

Endicott, K. et Bellwood, P. (1991). The possibility of independent foraging in the rain forest. *Human Ecology*, **19**, 151–212

Estrada, A. et Coates-Estrada, R. (1991). Howler monkeys (*Alouatta palliatta*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal : ecological interactions in the tropical rain forest of Las Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 459-474

FAO (1984). *Food and Fruit-Bearing Forest Species*. FAO Forestry Paper 44/2 (Rome : FAO)

FAO (1990a). *Utilization of Tropical Foods*. FAO Food and Nutrition Papers 47/1–8 (Rome : FAO)

FAO (1990b). *Roots, Tubers, Plantains and Bananas in Human Nutrition*. FAO Food and Nutrition series 24 (Rome : FAO)

Favier, J.C., Ireland-Ripert, J., Laussucq, C. et Feinberg M. (1993). *Répertoire général des aliments. Fruits tropicaux* (Paris : Lavoisier)

Feer, F. (1996). Les potentialités de l'exploitation durable et de l'élevage du gibier en zone forestière tropicale. *Chapitre 66 du présent ouvrage*, pp. 1039–1060

Fogden, M. (1976). A census of a bird community in tropical rain forest in Sarawak. *Sarawak Museum Journal*, 24, No. 45 (New Series), 251–267

Forget, P.-M. (1993). Post-dispersal predation and scatter-hoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, **94**, 255-261

Forget, P.-M. et Milleron, T. (1991). Evidence of secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, **87**, 596-599

Foster, R. B. et Lowman, M.D. (1994). Crown status of tropical trees (Abstract). *First International Canopy Conference*, p. 27 (Sarasota, Fl: The Marie Selby Botanical Gardens)

Gangwar, A.K. et Ramakrishnan, P.S. (1990). Ethnobiological notes on some tribes of north-eastern India. *Economic Botany*, 44, 94–105

Ganzhorn, J.U. (1992). Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests. *Oecologia*, **91**, 540–547

Ganzhorn, J. U. et Kappeler, P. M. (1993). Lemuren Madagaskars: Tests zur Evolution von Primatengemeinschaften. *Naturwissenschaften*, **80**, 195-208

Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds) (1988). *Coping with Uncertainty in Food Supply* (Oxford: Clarendon Press)

Giacalone, J., Glanz, W.E. et Leigh, E.G. Jr. (1990). Adición : fluctuaciones poblacionales a largo plazo de *Sciurus granatensis* en relación con la disponibilidad de frutos. In Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. et Windsor, D.M. (eds) *Ecología de un Bosque Tropical*, pp. 331–335 (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press)

Glanz, W.E. (1982). The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses and long-term changes. In Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. et Windsor, D.M. (eds) *The Ecology of a Tropical Forest*, pp. 455–458 (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press)

Glanz, W.E. (1990). Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama? In Gentry, A.H. (ed) *Four Neotropical Forests*, pp. 287-313 (New Haven, CT: Yale University Press)

Gunatilleke, N.I.U.A. et Gunatilleke, S.C.V. (1996). Les ressources végétales de la forêt dense humide du Sri Lanka et leurs utilisations. *Chapitre 19 du présent ouvrage*, pp. 337–355

Hallé, F. (1996). La découverte des phytopratiques tropicales traditionnelles. *Chapitre 67 du présent ouvrage*, pp. 1061–1080

Heaney, A. et Proctor, J. (1990). Preliminary studies on forest structure and floristics on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **6**, 307-320

Hladik, A. (1978). Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. In Montgomery, G.G. (ed) *The Ecology of Arboreal Folivores*, pp. 51–71 (Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press)

Hladik, A. (1995). *Valorisation des produits de la forêt dense autres que le bois d'œuvre*. Rapport de Mission ECOFAC (Bruxelle: Groupement AGRECO/CIRAD-Forêt)

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Hladik, A., Bahuchet, S;, Ducatillion, C. et Hladik, C.M. (1984). Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Revus d'Ecologie (Terre et Vie)* 42, 209–234

Hladik, A., et Hladik, C.M. (1969). Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *La Terre et la Vie*, 23, 25–117

Hladik, C.M. (1973). Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *La Terre et la Vie*, 27, 343–413

Hladik, C.M. (1981). Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates. In Harding, R.S.O. et Teleki, G. (eds) *Omnivorous Primates. Gathering and Hunting in Human Evolution*, pp. 215–254 (New York : Columbia University Press)

Hladik, C.M. et Hladik, A. (1972). Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26, 149–215

Hobbie, S. E. (1992). Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 336-339

Howe, H. F. (1979). Fear and frugivory. *American Naturalist*, 114, 925-931

Howe, H.F. (1980) Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. *Ecology*, 61, 944–959

Howe, H.F. (1982) Fruit production and animal activity in two tropical trees. In Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. et Windsor, D.M. (eds) *The Ecology of a Tropical Forest*, pp. 189–199 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Howe, H.F. (1986) Consequences of seed dispersal by birds : a case study from Central America. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 83 (supplement), 19–42

Howe, H. F., Schupp, E. W. et Westley, L. C. (1985). Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66, 781-791

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Jacobs, M. (1988). *The tropical rain forest* (Berlin : Springer- Verlag)

Janos, D. P. (1980). Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12, supplement, 56-64

Janson, C.H. et Emmons, L.H. (1990). Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. In Gentry, A.H. (ed) *Four Neotropical Forests*, pp. 287–313 (New Haven, CT : Yale University Press)

Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528

Janzen, D.H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6, 69–103

Johnson, D.V. (1992). Palm utilization and management in Asia : examples for the neotropics. In Kahn, F. (ed) *Palms in Tropical Forests. Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, 21, 727–740

Jones, R. and Meehan, B. (1989). Plant foods of the Gidjingali : ethnographic and archeological perspectives from northern Australia on tuber and seed exploitation. In Harris, D.R. and Hillman, G.C. (eds) *Foraging and Farming. The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 120–135 (London : Unwin Hyman)

Kahn, F. (1996). Les palmeraies amazoniennes : ressources alimentaires et aménagement des écosystèmes forestiers. *Chapitre 13 du présent ouvrage*, pp. 261–274

Kaplan, H. et Hill, K. (1985). Food sharing among Aché foragers : Tests of explanatory hypotheses. *Current Anthropology*, **26**, 223–245

Karanth, K.U. et Sunquist, M. (1992). Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarahole, India. *Journal of Tropical Ecology*, **8**, 21–35

Katz, E. (1996). Les ressources alimentaires de la forêt d'une région tropicale de montagne : la Mixteca (Mexique). *Chapitre 20 du présent ouvrage*, pp. 357–370

Kitayama, K. (1992). An altitudinal transect study of the vegetation on Mt. Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, **102**, 149-171

Kochummen, K. M., LaFrankie, J. V. Jr. et Manokaran, N. (1991). Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 3, 1-13

Lahm, S.A. (1996). Utilisation des ressources forestières et variations locales de la densité du gibier dans la forêt du nord-est du Gabon. *Chapitre 22 du présent ouvrage*, pp. 383–400

Leigh, E.G. Jr. (1991). Genes, bees and ecosystems : the evolution of a common interest among individuals. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**, 257–262

Leigh, E. G. Jr. (1994). Do insect pests promote mutualism among tropical trees? *Journal of Ecology*, **82**, 677-680

Leigh, E.G. Jr. et Rowell, T.E. (1995). The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization. *Écologie*, **26**, 131-158

Leigh, E.G. Jr. et Smythe, N. (1978). Leaf production, leaf consumption, and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. In Montgomery, G.G. (ed) *The Ecology of Arboreal Folivores*, pp. 33–50 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Leigh, E.G. Jr. et Windsor, D.M. (1982). Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. et Windsor, D.M. (eds) *The Ecology of a Tropical Forest*, pp. 111–122 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Leigh, E.G. Jr., Wright, S.J., Putz, F.E. et Herre, E.A. (1993). The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands : a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology*, 7, 76–102

Leung, W.T.W., Busson, F. et Jardin, C. (1970). *Tables de composition des aliments à l'usage de l'Afrique*.(Rome : FAO)

Loiselle, B. A. et Blake, J. G. (1991). Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, **72**, 180-193

Loung, J.-F. (1996). Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de la forêt équatoriale. *Chapitre 18 du présent ouvrage*, pp. 325–336

Maesen, L.J.G., van der et Sadikin Somaatmadja (1989). *Pulses*. Plant Resources of South-East Asia, 1 (Wageningen : Pudoc)

Malaisse, F. et Parent, G. (1985). Edible wild vegetable products in the Zambezian

woodland area : a nutritional and ecological approach. *Ecology of Food and Nutrition*, **18**, 43-82

Malaisse, F. et Parent, G. (1986). Mammals of the Zambezian woodland area : a nutritional and ecological approach. *Geo-Eco-Trop*, **10**, 91-103

Mialoundama, F. (1996). Intérêt nutritionnel et socio-économique du genre *Gnetum* en Afrique centrale. *Chapitre 15 du présent ouvrage*, pp. 295–300

Morán, E.F. (1996). Utilisation des connaissances des populations indigènes dans la gestion des ressources des divers écosystèmes amazoniens. *Chapitre 75 du présent ouvrage*, pp. 1193–1208

Morrison, D.W. (1978). Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, **59**, 716–723

Nagy, K.A. (1987). Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs*, **57**, 111–128

Oates, J.F., Whitesides, G.H., Davies, A.G., Waterman, P.G., Green, S.M., Dasilva, G.A. et Mole, S. (1990). Determinants of tropical forest primate biomass : new evidence from West Africa. *Ecology*, **71**, 328–343

Ohtsuka, R. (1996). Changements alimentaires et nutritionnels chez les Gidra des plaines de Papouasie-Nouvelle-Guinée. *Chapitre 25 du présent ouvrage*, pp. 437–452

Overdorff, D. J. (1992). Differential patterns in flower feeding by *Eulemur fulvus* and *Eulemur rubriventer* in Madagascar. *American Journal of Primatology*, **28**, 191-203

Parent, G., Malaisse, F. et Verstraeten, C. (1978). Les miels dans la forêt claire du Shaba méridional. *Bulletin des Recherches Agronomiques de Gembloux*, **13**, 161–176

Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A. et Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA*, **91**, 2805-2809

Prins, H.H.T. et Reitsma, J.M. (1989). Mammalian biomass in an African equatorial rain forest. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 851–861

Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale *Chapitre 21 du présent ouvrage*, pp. 371–382

Raponda-Walker, A., et Sillans, R. (1961, réédition de 1995). Les Plantes Utiles du Gabon (Paris : P. Lechevalier ; Libreville : Sépia)

Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage*, pp. 401–424

Robinson, M. H. (1978) Is tropical biology real? *Tropical Ecology*, **19**, 30-50

Roubik, D.W. (1993). Direct cossts of forest reproduction, bee-cycling, and the efficiency of pollination modes. *Journal of Biosciences*, **18**, 537-552

Smythe, N. (1970). Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist*, **104**, 25–35

Smythe, N. (1978). The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **257**, 1-52

Smythe, N. (1989). Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum* : evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, **21**, 50-56

Smythe, N., Glanz, W. E. et Leigh, E. G. Jr. (1982). Population regulation in some terrestrial frugivores. In Leigh, E. G. Jr., Rand, A. S. et Windsor, D. M. (eds) *The ecology of a tropical forest*, pp. 227-238 (Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press)

Sokpon, N. et Lejoly, J. (1996). Les plantes à fruits comestibles d'une forêt semi-caducifoliée : Pobè, au sud-est du Bénin. *Chapitre 17 du présent ouvrage*, pp. 315–324

Speth, J.D. (1987). Early hominid subsistence strategies in seasonal habitats. *Journal of Archeological Sciences*, **14**, 13–29

Terashima, H., Ichikawa, M. et Ohta, I. (1991). A Flora catalog of useful plants of tropical Africa. Part 1 : forest areas. *African Study Monographs*, Supplementary issue 16, 1–195

Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates* (Princeton, NJ : Princeton University Press)

Terborgh, J. (1990). An overview of research at Cocha Cashu Biological Station. In Gentry, A.H. (ed.) *Four Neotropical Rain forests*, pp. 48–59 (New Haven : Yale University Press)

Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker, T. A. III, Munn, C. A. et Pierpont, N. (1990) Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, **60**, 215–238

Terborgh, J. et van Schaik, C. P. (1987). Convergence vs. nonconvergence in Primate communities. In Gee, J. H. R. et Giller, P. S. (eds) *Organization of communities, past and present*, pp. 205-226 (Oxford : Blackwell Scientific Publications)

Thomas, S.C. (1991). Population densities and patterns of habitat use among anthropoid primates in the Ituri forest, Zaire. *Biotropica*, **23**, 68–83

Turnbull, C. M. (1961). *The Forest People* (London : Chatto and Windus)

Ulijaszek, S.J. et Porairuk, S.P. (1996). Le coût énergétique de la fabrication du sagou en Papouasie-Nouvelle-Guinée : le travail en vaut-il la peine ? *Chapitre 26 du présent ouvrage*, pp. 453–462

Valencia, R., Balslev, H., et Paz y Miño C. G. (1994). High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* **3**, 21-28

White, J.C. (1989). Ethnoecological observations on wild and cultivated rice and yams in northeastern Thailand. In Harris, D.R. et Hillman, G.C. (eds), *Foraging and Farming. The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 152– 158 (London : Unwin Hyman)

White, L.J.T. (1994). Biomass of rainforest mammals in the Lopé Resrve, Gabon. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 499-512

Willis, E.O. (1980). Ecological roles of migratory and resident birds on Barro Colorado Island, Panama. In Keast, A. et Morton, E. S. (eds) *Migrant Birds in the Neotropics*, pp. 205–225 (Washington, D.C. : Smithsonian Institution Press)

Wilson, D. S. (1977). Structured demes and the evolution of group- advantageous traits. *American Naturalist*, **111**, 157-185

Wilson, D. S. (1980). *The natural selection of populations and communities* (Menlo Park, CA : Benjamin/Cummings)

FRUITS ET GRAINES DE LA FORÊT AMAZONIENNE : composition, production et utilisations pour un développement durable

Charles R. CLEMENT

Introduction

Lorsque les premiers Européens arrivèrent en Amazonie et commencèrent à remonter le cours des fleuves, ils furent étonnés par la diversité et l'abondance des espèces arborescentes productrices de fruits dans les villages amérindiens et dans toute leur périphérie (Patiño, 1958 ; 1963). À cette époque, la région abritait au moins cinq millions d'habitants (Denevan, 1976) qui se nourissaient à partir de la production locale, sans destruction apparente de la forêt. De nos jours, la situation a bien changé puisque les quinze millions d'habitants (ou plus) qui peuplent l'Amazonie dépendent d'une forêt qu'ils ont profondément entamée sur de vastes espaces ; ils doivent importer leur vivres ainsi que d'autres produits de première nécessité (voir Lescure et Pinton, 1996, chapitre 76 du présent ouvrage). Ce type de gestion et la déforestation accélérée qui s'ensuit ne saurait se poursuivre indéfiniment (Fearnside, 1985).

On peut se demander comment les populations amérindiennes ont réussi à maintenir une densité de population relativement élevée sans avoir apparemment entrepris une déforestation à grande échelle. On pense généralement que le manioc (*Manihot esculenta*) a été leur aliment de base (Meggers, 1971 ; McKey et Beckerman, 1996, chapitre 9 du présent ouvrage). Mais cette plante n'est pas suffisamment riche en protéines pour couvrir tous les besoins nutritionnels et il faut nécessairement s'attaquer à la forêt afin de produire des quantités suffisantes pour subvenir aux besoins d'une vaste population (Gross, 1975). En ce qui concerne les protéines, Beckerman (1979) a montré que certains végétaux auraient pu en fournir des quantités importantes ; il cite à ce sujet les fruits de nombreuses espèces fruitières. De son côté, Roosevelt (1980), considère que le maïs (*Zea mays*) a été introduit en Ama-

zonie suffisamment tôt pour avoir permis aux populations d'atteindre la forte densité que les Européens ont observée lors des premiers contacts. Le maïs était surtout cultivé dans les *várzeas* – les plaines périodiquement inondées et riches en alluvions, le long des fleuves à eaux claires – où il était probablement associé à la culture des haricots (*Phaseolus* spp.). Cette explication de Roosevelt permet effectivement de comprendre d'où les protéines auraient pu provenir; cependant, à l'exception de Beckerman (1979), on n'a jamais accordé suffisamment d'attention aux espèces amazoniennes productrices de fruits et de noix, en tant qu'aliments pouvant couvrir les besoins en énergie et en protéines; et cela, en dépit des nombreuses références concernant la période qui suivit les premiers contacts, citées par Patiño (1958, 1963), montrant que de nombreux groupes d'amérindiens dépendaient en grande partie de ces récoltes de fruits. Des travaux récents éffectués au Pérou (Peters *et al.*, 1989b; Vasquez et Gentry, 1989) et ailleurs en Amazonie (Peters *et al.*, 1989a) nous amènent à considérer que les arbres fruitiers *sensu lato* représentent un énorme potentiel de ressources – beaucoup plus important que ne l'envisagent généralement les agences de développement.

En fait, l'importance passée – et future – des espèces fruitières dans les régimes alimentaires des populations humaines a été largement occultée, non pas tant par les anthropologues, mais par les responsables des projets de développement durable en Amazonie et partout ailleurs sous les Tropiques humides. Certains fruits tropicaux représentent une valeur marchande élevée; et même s'ils n'ont pas vraiment grande valeur du point de vue nutritionnel, le produit de leur vente permet l'achat d'autres aliments (Clement, 1986; Nair, 1984). Ces fruits n'interviennent donc pas seulement au niveau de l'autosubsistance mais ils permettent également d'accéder à une économie de marché (Nair, 1984), ce qui constitue l'objectif de nombreuses initiatives de développement agricole.

Les espèces fruitières sont en général mieux adaptées aux facteurs limitants des zones forestières humides de terre ferme (les plateaux non inondables du Bassin Amazonien) que les plantes cultivées annuelles (à l'exception du manioc). Elles représentent alors, sur le long terme, de meilleures possibilités de récoltes (Clement, 1991; Nair, 1984; Arkcoll et Clement, 1989). Mais il est rare de trouver en Amazonie des cultures monospécifiques extensives de fruitiers exotiques ou indigènes parce qu'elles seraient trop exposées aux attaques des parasites et sujettes aux maladies et à l'envahissement par les mauvaises herbes (NRC, 1993). Les cultures d'arbres produisant des fruits ou des graines comestibles peuvent être intégrées à divers systèmes agroforestiers et aux forêts aménagées, enrichies d'espèces à multiusages, qui permettent de conserver le couvert forestier et les fonctions éco-

logiques qui lui sont associées. Pour six espèces fruitières qui se développent en peuplement dense presque monospécifique (type oligarchique, c'est-à-dire dominé par une seule espèce), un système de gestion bien adapté pourrait assurer une production soutenue à long terme (Peters *et al.*, 1989a). L'emploi de ces six espèces particulières dans les programmes d'enrichissement des forêts pourrait également permettre d'obtenir des densités plus fortes qu'avec la plupart des autres espèces fruitières.

Dans le présent chapitre, on ne peut présenter qu'un petit nombre des espèces d'Amazonie qui produisent des fruits ou des graines comestibles pour en analyser la valeur nutritionnelle et en montrer l'intérêt économique. Mais ces espèces méritent un regain d'attention de la part des chercheurs et devraient être incluses dans les programmes de développement concernant les Tropiques humides. Le fait de n'en présenter qu'un petit nombre n'implique pas que les autres espèces n'aient pas autant d'intérêt ; car la découverte d'un génotype particulier d'une espèce peu utilisée pourrait totalement changer notre point de vue sur son utilisation potentielle (Arkcoll et Clement, 1989). Cavalcante (1988), qui a établi une liste de 176 espèces fruitères exotiques et indigènes d'Amazonie, pense que leur nombre total pourrait largement dépasser les 200. L'Amazonie, et tout particulièrement la région nord-ouest, est un centre de diversification de plantes cultivées (Clement, 1989). Les groupes amérindiens, avec lesquels les contacts ne sont établis que depuis une date récente, y cultivent souvent – ou gèrent – quelques espèces « nouvelles » en tant que plantes alimentaires ou médicinales (P. Grenand, comm. pers.). Certaines de ces espèces peuvent être directement introduites dans le cadre d'agroécosystèmes régionaux ; d'autres demanderaient à être étudiées et améliorées avant de les utiliser. Et si seules des espèces d'Amazonie sont mentionnées ici, il serait également intéressant d'établir des listes concernant d'autres régions néotropicales, ainsi que l'Asie, l'Océanie et l'Afrique.

Les palmiers

Pour les populations forestières des Tropiques humides, les palmiers ont eu – et ils ont encore – une importance primordiale par rapport à l'ensemble des autres familles de plantes. Les palmiers fournissent en effet une grande variété d'aliments, de matériaux de construction, d'ustensiles domestiques et de médicaments traditionnels (Balick, 1985, 1988). En Amazonie, de nombreuses espèces sont toujours importantes comme producteurs d'aliments ou de produits commercialisables. La liste des espèces les plus importantes (effectivement utilisées ou potentiellement utilisables) est présentée dans le tableau 12.1, avec leur composition et leur rendement possible. Les productions sont calculées à partir des moyennes et du maximum des récoltes obtenues sur des

Tableau 12.1 Composition des fruits de cinq espèces de palmiers d'Amazonie et estimation de leur production sans apport d'engrais et sans aménagement particulier (poids frais, en tonnes par hectare et par an). Sources : a – Aguiar *et al.* (1980) ; b – Arkcoll et Aguiar (1984) ; c – Calzavara (1972) ; d – FAO (1986) ; e – Clement et Mora Urpí (1987).

Nom vernaculaire	Espèce	Pourcentage de matière consommable	Pourcentage d'eau	Pourcentage du poids sec				Production annuelle en tonnes par hectare
				Protéines	Lipides	Glucides	Fibres	
Açai-do-Pará [a]	*Euterpe oleracea*	6,7	36,0	3,7	2,1	59,4	33,8	15-75 [c,d]
Buriti [a]	*Mauritia flexuosa*	23,3	65,8	4,3	27,2	49,5	19,2	10-60 [d]
Patauá [a]	*Jessenia bataua*	27,5	35,6	3,4	13,3	49,2	32,8	5-10 [d]
Pejibaye [b]	*Bactris gasipaes*	70,0	55,7	6,9	23,0	9,5	9,3	10-30 [e]
Tucumã [a]	*Astrocaryum aculeatum*	22,4	38,5	6,8	58,5	8,4	23,8	10-20 [d]

plantes du milieu naturel. Elles sont extrapolées à des cultures monospécifiques et peuvent donc être largement supérieures à ce que l'on obtient actuellement sans un programme d'amélioration. Ces chiffres permettent essentiellement de comparer les potentialités de ces différentes espèces.

Bien qu'aucun des palmiers de cette liste ne soit exceptionnellement riche en protéines, les rendements de la plupart d'entre eux supportent bien la comparaison avec les autres plantes alimentaires actuellement cultivées en Amazonie comme le maïs (0,5 à 2 tonnes par hectare et par an), le riz, *Oryza sativa* (1 à 3 tonnes) ou les haricots (moins de 0,5 tonnes). Seul le rendement du manioc (atteignanr 40 tonnes) est du même ordre de grandeur que celui des palmiers (mais avec une moindre teneur en protéines).

Certains palmiers ont des mésocarpes à forte teneur en huile. Le *patauá* (*Jessenia bataua*), par exemple, contient une huile insaturée dont la composition en acides gras est presque identique à celle de l'huile d'olive, *Olea europaea* (Balick, 1979). Bien que les estimations des productions actuelles du *patauá*, même en peuplement oligarchique, ne soient pas économiquement rentables (Peters *et al.*, 1989a), il existe une telle diversité génétique à travers l'immense aire de répartition géographique de cette espèce que l'on peut espérer y trouver des gènes responsables d'un rendement élevé. Avant l'introduction de l'huile de soja en conserve, le *patauá* procurait une huile de cuisine de très bonne qualité aux populations de la plus grande partie de

l'ouest amazonien. D'après Balick (1985), 100 000 tonnes de cette huile était exportée d'Amazonie au début de la Seconde Guerre Mondiale ; mais cela pris fin rapidement, en raison de l'arrivée des autres huiles sur le marché local et jusqu'en Amazonie. Il existe bien, dans les Llanos de Colombie, une unité expérimentale d'extraction de l'huile de *patauá*; mais la possibilité de récolter cette espèce après enrichissement des forêts ou dans des plantations denses n'a jamais été développée (Balick, 1985), alors que les peuplements denses de certaines régions pourraient constituer de bonnes bases de départ pour une collecte efficace.

Le *tucumã* (*Astrocaryum aculeatum*) est un fruit de palmier très apprécié à l'état frais dans la région ; on en grignotte la peau (ou on l'enlève), et on mange la pellicule relativement fine de mésocarpe (3-8 mm) qui contient beaucoup de graisses et de carotène (Balick, 1985). La qualité de son huile est similaire à celle du palmier à huile africain (*Elaeis guineensis*), actuellement l'une des plus importantes sources d'huile végétale dans le monde. Si la plupart des troncs de *tucumã* sont bardés de longues épines noires, il en existe des formes sans épines (R.R. Lima, comm. pers.). Comme le *tucumã* pousse bien sur des sols pauvres, ce palmier doit pouvoir être utilisé comme espèce de restauration de sols dégradés.

Chez les trois espèces de palmiers présentées dans le tableau 12.1, les mésocarpes contiennent d'importantes quantités de carotènes (provitamine A). Or, la vitamine A se trouve souvent en quantité insuffisante dans les régimes alimentaires, aussi bien en Amazonie brésilienne et dans le Nord-Est, que dans la plupart des autres régions tropicales humides et sèches, et spécialement chez la population pauvre des villes. D'après Aguiar et ses collaborateurs (1980), la teneur en carotène des fruits de *buriti* (*Mauritia flexuosa*) est de 43 mg pour 100g de mésocarpe frais, celle du *tucumã* de 35 mg , celle du *pejibaye* (*Bactris gasipaes*) de 38 mg et pouvant atteindre, d'après Arkcoll et Aguiar (1984), 70 mg. Dans ces espèces, la variabilité génétique est considérable, et il ne serait pas surprenant d'y trouver des teneurs encore plus élevées en vitamine A. Face à ces taux élevés de carotène et aux rendements potentiels élevés de ces palmiers, il semble inadmissible d'accepter les conséquences facheuses des déficiences en vitamine A, si communes en Amazonie brésilienne et dans le Nord-Est.

De tous les palmiers présentés ici, le *pejibaye* est le seul véritablement domestiqué (Clement, 1988). Sa domestication est la preuve de son importance considérable chez les Amérindiens qui utilisent toutes les parties de la plante (Patiño, 1963). Le *pejibaye* a reçu le nom de « maïs-arbre » en raison de ses qualités voisines de celles d'une céréale, sa valeur nutritionelle étant, de fait, très voisine de celle du maïs. On estime aujourd'hui que le *pejibaye*

produit cinq denrées consommables ayant potentiellement une grande valeur économique (Clement et Mora Urpí, 1987 ; Clement et Arkcoll, 1989) :

- aliment pour consommation directe après cuisson (usage traditionnel) ;
- aliment pour animaux domestiques – énorme potentiel à court terme sous les Tropiques humides où la plupart des aliments pour le bétail sont importés (Tracy, 1986) ;
- farine pour boulangerie, spécialement pour gâteaux et pâtisserie, et, éventuellement, pour la fabrication de pain (Tracy, 1986, 1987) ;
- huile végétale, possèdant un meilleur équilibre que l'huile de palme africaine entre les acides gras insaturés et saturés (Clement et Arkcoll, 1989, 1991) ;
- cœur de palmier à faible valeur alimentaire – mais par contre à valeur économique élevée en tant que produit végétal de luxe pour l'exportation.

L'exploitation commerciale des fruits selon les trois premiers usages, et celle des cœurs de palmier, peut se faire dès à présent – et s'amplifier – et cela d'autant plus que les Amérindiens développent diverses variétés locales destinées à chacun de ces usages. L'exploitation de l'huile nécessiterait, par contre, un programme de développement et d'amélioration à grande échelle (Clement et Arkcoll, 1991).

L'*açai-do-Pará* (*Euterpe oleracea*) est un aliment de base en Amazonie orientale. Malgré sa faible teneur en éléments nutritifs, ce fruit est important dans le régime alimentaire lorsqu'il est consommé en grande quantité (Beckerman, 1979). Le fin mésocarpe est retiré de la graine après trempage dans l'eau chaude et la préparation est servie comme un gruau épais, appelé localement vin de *açai*, lors de tous les repas, ou presque, dans la région de l'estuaire de l'Amazone (Anderson, 1988).

Sur le plan écologique, les palmiers *açai* et *buruti* forment des peuplements denses (oligarchiques) dans les plaines inondables, soit dans les terres partiellement inondables (*várzea*), soit dans les forêts marécageuses continuellement inondées (*igapó*)(Peters *et al.*, 1989a). Ces espèces sont adaptées aux zones qui ne sont utilisées ni pour l'agriculture locale, ni pour une agriculture moderne en l'absence d'investissements financiers importants. Les Amérindiens et les Caboclos (paysans métis d'Amazonie), dans la région de l'estuaire de l'Amazone (Anderson, 1988), gèrent la production à long terme de ces deux espèces mais les palmiers *buriti* sont actuellement dévastés par des récolteurs de fruits qui vendent sur les marchés dans la région d'Iquitos au Pérou (Peters *et al.*, 1989a). Les populations naturelles du palmier *açai*, LA PRINCIPALE ESPÈCE UTILISÉE AU NIVEAU MONDIAL POUR LA PRODUCTION DES CŒURS DE PALMIERS, SONT ÉGALEMENT DÉVASTÉES PAR UNE SUR-EXPLOITATION. LA PRODUCTION BRÉSILIENNE DE CŒURS DE PALMIERS ATTEIGNAIT 31 000 tonnes en 1986

Tableau 12.2 Composition des noix de deux espèces et des fruits riches en amidon de deux autres espèces en Amazonie et estimation de leur production sans apport d'engrais et sans aménagement particulier (poids frais, en tonnes par hectare et par an). Sources : a – FAO (1986) ; b – Aguiar *et al.* (1980).

Nom vernaculaire	Espèce	Pourcentage de matière consommable	Pourcentage d'eau	Pourcentage du poids sec				Production annuelle en tonnes par hectare
				Protéines	Lipides	Glucides	Fibres	
Noix du Brésil [a]	*Bertholletia excelsa*	15,0	28,0	14,0	63,0	16,0	4,0	15-30
Inchi [a]	*Caryodendron orinocense*	36,0	4,0	18,0	60,0	–	–	5-10
Mari [a,b]	*Poraqueiba sericea*	25,0	55,6	5,1	39,6	37,7	16,7	14-41
Piquiá [a,b]	*Caryocar villosum*	13,2	41,9	2,4	39,0	46,3	11,6	10-20

(IBGE, 1987) et l'exportation 9 600 tonnes en 1987 (CACEX, 1987), rapportant approximativement 35,5 millions de dollars US. Le *patauá* est aussi une espèce de palmier que l'on rencontre préférentiellement dans les *igapós*, rarement en *várzeas* ou dans les forêts de terre ferme, en Amazonie centrale. Cette espèce a pu être gérée par les Amérindiens ou les Caboclos. Le *tucumã* et le *pejibaye* sont des palmiers de forêts de terre ferme ; l'une a été gérée, la deuxième a été plantée, dans toute la région d'Amazonie.

Noix et graines

En forêt amazonienne, de nombreux arbres donnent des noix ou des graines comestibles, appelées localement *castanhas*. La composition de deux de ces espèces est présentée dans le tableau 12.2.

Le noyer du Brésil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) est l'espèce la plus connue au niveau international. La récolte de ces très grands arbres – 30 à 50 m de hauteur – est aisée, puisque les fruits tombent à maturité. Cette espèce amazonienne, adaptée aux terrains de terre ferme, présente une vaste répartition et peut former des peuplements assez denses (10 à 30 arbres par hectare). D'après Mori et Prance (1990), cette espèce aurait été répandue par les Amérindiens, bien que sa distribution actuelle se situe surtout en « forêt vierge ». Le Brésil exporte 40 à 60 000 tonnes de noix par an (Rosengarten, 1984). Il existe une loi interdisant de couper les noyers du Brésil, mais, en fait, dans les Etats du Pará et de Acre, des milliers d'arbres sont morts abandonnés au milieu des paturages (Clement, 1991). C'est ainsi que des profits

à long terme ont été perdus pour des gains à très court terme basés uniquement sur ces paturages dont le futur n'est pas assuré.

Dans cette même famille des Lecythidaceae, la *castanha sapucaia* (*Lecythis pisonis*) est considérée comme étant une noix de meilleure qualité que celle de *Bertholletia excelsa.* On l'appelle « noix de paradis » en raison de sa saveur délicieuse (Rosengarten, 1984). La *sapucia* est aujourd'hui rarement plantée, excepté dans certaines *várzeas* le long de l'Amazone (dans sa partie centrale), parce que les fruits qui s'ouvrent en haut des arbres avant de tomber, sont trop facilement cueillis par les singes et les perroquets. Chez cette espèce, on considère qu'il y a deux écotypes : l'un est largement répandu dans les forêts de terre ferme, l'autre est particulièrement adapté aux *várzeas* (B. Nelson, comm. pers.). La taille des fruits et des graines de ce deuxième type a tendance à être plus grande, résultat lié sans doute à la fois au milieu plus riche et à une sélection par l'Homme.

La noix *Inchi* (*Caryodendron orinocensis,* Caryocaraceae) est une espèce d'Amazonie occidentale dont on peut tirer une huile abondante et de bonne qualité, très prometteuse (Martinez, 1970). Un modeste programme de recherche est entrepris en Colombie, qui mériterait davantage d'investissements. Une collection issue de cultures *in vitro* qui avait été constituée au sud des Llanos de Colombie illustre bien les dangers qui attendent les monocultures menées en Amazonie : cette belle collection a été terriblement attaquée par un Lépidoptère folivore qui a complètement paralysé la croissance des plantes par des défoliations successives, empêchant toute description et évaluation de la collection (E. Duran, comm. pers.).

Les noix de *pendula* (*Couepia longipendula,* Chrysobalanaceae) et de *cutia* (*C. edulis*) sont également riches en protéines et en huile ; elles ont une saveur excellente (Arkcoll et Clement, 1989). Malheureusement on connaît peu de choses de ces espèces ; bien qu'elles soient très largement utilisées, elles ne sont actuellement, ni gérées ni cultivées par les Caboclos ; cependant certains indiens de Colombie, le long du fleuve Caquetá, semblent en assurer la gestion. Au Pérou (à Iquitos) et au Brésil (à Manaus), ces espèces commencent à être étudiées dans le cadre de travaux sur l'agroforesterie (S. Flores P., comm. pers.).

Fruits riches en amidon

En Amazonie, la pulpe des fruits de nombreuses espèces, au lieu d'être juteuse, est farineuse (riche en amidon). Les deux fruits de palmiers décrits ci-dessus, le *pejibaye* et le *tucumã,* sont de ce type. D'autres fruits riches en amidon appartiennent à diverses familles de Dicotylédones et parmi eux certains sont extrêmement appréciés.

Le *mari* – ou *umari* – (*Poraqueiba sericea,* Icacinaceae) (tableau 12.2) présente une large distribution le long des principales rivières. Bien que cette espèce ait été peu étudiée, on suppose qu'elle a été domestiquée (Clement, 1989 ; Ducke, 1946) parce qu'elle n'est présente que dans les plantations et dans les zones anthropisées – où on la considère alors comme échappée de culture. Le fruit présente une teneur en protéines moyenne et une forte valeur calorique, et contient 39 mg de carotène pour 100 g de matière sèche (Aguiar *et al.*, 1980). Il existe deux sous-espèces de morphologie et de qualité légèrement différentes, la forme occidentale étant généralement considérée comme supérieure à la forme orientale. L'*umari* est à la base de l'économie agroforestière d'une ville près de Iquitos, au Pérou (Padoch *et al.*, 1988), et mérite aujourd'hui plus d'attention.

Le *piquiá* (*Caryocar villosum,* Caryocaraceae) est un autre fruit apprécié de la population, riche en amidon et en huile (tableau 12.2). L'arbre est un émergent de la forêt de terre ferme, de port semblable à celui du noyer du Brésil et comme pour cette espèce, le *piquiá* a été – au moins en grande partie – propagé par les Amérindiens. Son mésocarpe riche en amidon et en corps gras est consommé après cuisson dans de l'eau salée. Les graines de cette espèce, comme celles des autres espèces de ce genre, telle la noix de *souari* (*C. nuciferum*) (Rosengarten, 1984) et de l'*almendroa* (*C. glabrum*) (Pesce, 1985), sont comestibles et considérés comme de bonne qualité, bien que l'extraction des amandes soit difficile en raison des épines de l'endocarpe (FAO, 1986).

Sir Henry Wickham qui a été responsable de l'introduction en Asie de l'arbre à caoutchouc du Pará (*Hevea brasiliense*), avait essayé durant les vingt dernières années de sa vie d'introduire aussi le *piquiá* (Lane, 1957). En fait, il semble qu'à l'origine, il avait été plus intéressé par le *piquiá* que par l'arbre à caoutchouc. Environ dix ans après sa mort, un collègue anglais avait réussi à introduire cette espèce en Malaisie où des plantations ont pu être établies pour produire de l'huile végétale, extraite à la fois du mésocarpe (67 % du poids frais) et de la graine (70 % du poids frais) (Pesce, 1985). Au moment de l'invasion de la Malaisie par les Japonais, ces plantations ont été détruites et les *piquiá* oubliés. Aujourd'hui, la Malaisie est le principal producteur d'huile de palme, mais si ces plantations n'avaient pas été détruites, le *piquiá* serait peut-être aussi un produit d'exportation. Il est regrettable de constater qu'aucune recherche n'est actuellement entreprise sur ce fruit, ni au Brésil, ni ailleurs dans les néotropiques.

Tableau 12.3 Composition des fruits de quelques espèces d'Amazonie et estimation de leur production avec apports d'engrais (poids frais, en tonnes par hectare et par an). Sources : a – Aguiar, 1983; b – Alfaia *et al.*, 1988; c – Clement et Venturieri, 1990; d – FAO, 1986; e – Leung et Flores, 1961; f – Aguiar *et al.*, 1980

Nom vernaculaire	Espèce	Pourcentage de matière consommable	Pourcentage d'eau	Pourcentage du poids sec				Production annuelle en tonnes par hectare
				Protéines	Lipides	Glucides	Fibres	
Araçá-boi [a,b]	*Eugenia stipitata*	80,0	90,0	6,0	2,0	83,0	6,0	10-25
Sapota [c,f]	*Quararibea cordata*	33,9	77,5	4,4	1,7	67,3	22,0	20-45
Cupuaçú [c,d]	*Theobroma grandiflorum*	35,0	81,3	9,2	8,6	79,5	2,7	5-15
Bacuri [c,d,e]	*Platonia insignis*	15,0	70,0	6,2	6,9	72,2	14,8	10-20

Fruits succulents

Quand on parle de fruits, on pense généralement aux fruits juteux. Ceux-ci sont généralement pauvres en protéines et en lipides, mais souvent riches en vitamines ou en sels minéraux permettant des régimes alimentaires équilibrés. Comme ils sont riches en eau, ils sont en général difficilement transportables sur les marchés parce qu'ils sont facilement endommagés par les chocs et qu'ils pourrissent rapidement, particulièrement quand ils sont cueillis à maturité.

Néanmoins, quand ils arrivent sur les marchés, ces fruits juteux se vendent bien et même à très bon prix, selon les saisons. En Amazonie, au moins une douzaine de ces espèces à fruits succulents sont appréciées de la population (tableaux 12.3 et 12.4) et de nombreuses autres sont moins connues. Il en existe des centaines qui sont utilisées occasionellement, dont quelques unes seulement seront mentionnées ici.

Comme celui d'autres Myrtaceae, le fruit de *araçá-boi* (*Eugenia stipitata*) est moyennement riche en vitamine C et en sels minéraux. Cette espèce atteint des hauts rendements parce qu'elle est domestiquée; mais elle est sensible à la mouche du fruit. La pulpe jaune, bien que très acide, a une saveur délicieuse. Ce fruit est utilisé pour faire des jus, avec ou sans alcool, des confitures et autres douceurs, ainsi que des glaces (Clement, 1990).

Le *sapota* (*Quararibea cordata*) qui appartient à la famille des Bombacaceae – sans relation aucune avec un autre fruit portant un nom voisin *sapoti* ou *chico-Zapote* (*Manilkara zapota*, Sapotaceae) – est commun dans toute

Tableau 12.4 Jus de fruits très appréciés en Amazonie et peu connus ailleurs.

Nom vernaculaire	Espèce	Famille
Taperibá	*Spondias mombim*	Anacardiaceae
Biribá	*Rollinia mucosa*	Annonaceae
Ingá	*Inga edulis*	Leguminosae Mimosoideae
Murici or Nancy	*Byrsonima crassifolia*	Malphigiaceae
Mapati or Uvilla	*Pourouma cecropiaefolia*	Moraceae
Araçá-pera	*Psidium acutangulum*	Myrtaceae
Pitomba	*Talisia esculenta*	Sapindaceae
Abiu	*Pouteria caimito*	Sapotaceae
Cubiu or Cocona	*Solanum sessiliflorum*	Solanaceae

l'Amérique tropicale et actuellement connu dans le monde entier. Cette espèce a été, pour le moins, semi-domestiquée par les Amérindiens en Amazonie occidentale d'où elle est originaire (Clement, 1989). Ce gros fruit a une peau épaisse et élastique qui permet son transport à longue distance et lui confère une bonne présentation sur les étalages dans les conditions environnementales du climat amazonien. Sa saveur est agréable et sucrée et ce fruit est immédiatement accepté par presque tous ceux qui le goûtent pour la première fois (Cavalcante, 1988) ; il est consommé uniquement sous forme de fruit frais.

Le *cupuaçú* (*Theobroma grandiflorum,* Sterculiaceae) est un fruit appartenant au même genre que le cacao (*T. cacao*) qui a récemment fait un bond en avant au niveau de sa popularité. Il possède un arille comestible avec une délicieuse saveur fortement acide et sucrée ; ses graines sont très semblables à celles du cacao, mais contiennent des acides gras non saturés en proportion plus grande (Clement et Venturieri, 1990). Cette espèce est originaire d'Amazonie orientale mais elle n'y a pas été domestiquée par les Amérindiens, bien qu'ils l'utilisent et la gèrent dans leurs systèmes agroforestiers et par l'enrichissement des forêts. Comme c'est une espèce bien adaptée à l'obscurité, le *cupuaçú* représente un excellent choix pour les expériences d'aménagement forestiers à multi-usages.

Le *bacuri* (*Platonia insignis,* Clusiaceae), comme le *cupuaçú* est un fruit originaire d'Amazonie orientale, des forêts claires sur sols pauvres. L'introduction de cette espèce est une excellente option pour la restauration des zones dégradées. Son fruit de taille moyenne possède un arille à saveur forte entourant de grosses graines réputées comestibles. Le *bacuri* est le plus apprécié des fruits sur le marché de Belém (Pará) où la demande est très forte et semble être très prometteur pour le développement de l'exportation (Clement et Venturieri, 1990).

Discussion

Cette brève présentation de quelques fruits et graines consommables, montre que la forêt amazonienne reste une source d'espèces bien adaptées à une agriculture durable basée sur des plantations d'arbres ou sur des productions de jardins de cases. Certaines espèces peuvent donner des aliments de base, procurant à la fois de l'énergie – sous forme d'amidon ou de lipides – ainsi que des protéines. Ces espèces, si elles étaient cultivées, pourraient contribuer à l'installation d'une véritable agriculture permanente, rentable sur le long terme, type d'agriculture qui n'existe pas encore aujourd'hui en Amazonie. Un tel type d'arboriculture peut aller des simples jardins de case à des systèmes agroforestiers à grande échelle, jusqu'aux aménagements forestiers à multi-usages. Le potentiel économique de ce dernier scénario semble prometteur (Peters *et al.*, 1989a, 1989b ; Balick, 1985 ; Anderson, 1990 ; Peters, 1990) ; mais il est nécesaire de poursuivre les évaluations et les recherches dans ce domaine pour l'adapter à l'économie moderne.

Une telle séquence agro-écologique allant du jardin de case au système agroforestier et à l'aménagement forestier (avec enrichissement en certaines espèces) peut être démontrée par la façon dont les Kayapó, qui vivent dans le bassin de la rivière Xingú, accroissent la densité et la diversité des ressources de leur milieu – forêt tropicale et lisière forêt/savane – (Anderson et Posey, 1985 ; Posey *et al.*, 1985 ; Posey et Balée, 1989 ; Posey, 1996, chapitre 7 du présent ouvrage). C'est vraisemblablement de cette façon que les zones à fortes densités en noyers du Brésil ont été créées par les Amérindiens qui avaient propagé cette espèce à travers toute la région. Dans d'autres régions néotropicales, les Amérindiens mettent en jeu des stratégies semblables pour développer des systèmes d'aménagement forestier à usage multiple et à long terme (Alcorn, 1990 ; Gómez-Pompa et Kaus, 1990).

Si l'on veut développer ce type d'aménagement forestier à multi-usage, il devient urgent d'aller au-devant des quelques survivants, Amérindiens et Caboclos, pour receuillir l'ensemble de leurs précieuses connaissances (Posey *et al.*, 1984) ; car en Amazonie, et ailleurs dans les néotropiques, ces populations et leur modes de vie sont sévèrement aggressés par les autres types de dévelopement à court terme (Clay, 1990).

Les peuplements denses oligarchiques de *patauá*, *açaí-do-Pará* et de *buriti* représentent des ressources extractivistes qui pourraient être beaucoup mieux exploitées qu'à l'heure actuelle (Peters et al., 1989a). *Camu-camu* (*Myrciaria dubia*, Myrtaceae), *sacha manga* (*Grias peruviana*, Lecythidaceae), et *babaçu* (*Orbignya phalerata*, Palmae) sont des espèces – qui se développent en peuplements denses – valant la peine d'être gérées pour en récolter les fruits. Malheureusement, l'extractivisme n'est pas considéré comme une option de

développement valable par la plupart des gouvernements et les officiels des agences internationales de développement – parce que les systèmes extractivistes actuels sont généralement liés à un état de pauvreté (Altieri *et al.*, 1987 ; Lescure et Pinton, 1996, chapitre 76 du présent ouvrage). Cependant la cueillette des produits forestiers spontanés est souvent un élément essentiel de l'économie familiale et du maintien de la diversité du régime alimentaire, dans la majorité des régions tropicales humides (Altieri *et al.*, 1987).

Plus cette idée des réserves extractivistes avance, plus la pratique d'un aménégement forestier à usages multiples deviendra acceptable aux yeux des aménageurs et recevra l'attention des chercheurs, non seulement pour délimiter son importance réelle, mais aussi pour permettre de l'étendre à toutes les régions des tropiques humides, là où le problème de la conservation interfère avec celui du développement.

Il sera peut-être possible d'utiliser certaines espèces fruitières spontanées d'Amazonie dans les plantations agricoles, particulièrement en Afrique et en Asie, mais probablement pas en Amazonie là où ont co-évolué leurs parasites et leurs maladies. En Amérique centrale et au Brésil, en région non-amazonienne, l'espèce *pejibaye* a déjà été utilisée en plantations afin de produire des cœurs de palmiers (Clement et Mora Urpí, 1987) ; de même, en Malaisie (voir ci-dessus), des essais agricoles ont porté sur l'espèce *piquiá* destinée à la production d'huile (Lane, 1957).

Beaucoup d'espèces sont en attente de nouvelles recherches et de nouveaux essais qui permettraient d'étendre leur importance à partir du bassin amazonien vers l'ensemble du monde tropical. Pour que ces espèces puissent s'adapter aux conditions environnementales amazoniennes, deux priorités de recherche s'imposent simultanément, dans le domaine de la génétique et de l'agronomie et dans le domaine du marketing et de la gestion d'entreprise (Clay et Clement, 1993). La recherche en marketing doit permettre d'identifier le potentiel réel de chaque espèce. Une fois ce potentiel déterminé, on identifiera les priorités de recherches en génétique et agronomie.

La plupart des espèces nécessiteront d'importantes améliorations génétiques. Il sera aussi important de reconnaître quelle espèce sera la mieux adaptée à chaque agroécosystème (Clement et Villachica, 1994). Les espèces cultivées domestiquées sont capables de prospérer uniquement en monoculture ou dans des systèmes agroforestiers simples, parce qu'elles ont déjà perdu leur possibilité d'adaptation aux écosystèmes naturels. À l'inverse, les espèces spontanées – ou seulement semi-domestiquées – qui possèdent une souplesse d'adaptation plus grande, pourront être introduites dans des agrosystèmes monospécifiques ou d'autres systèmes de gestion allant de

l'agroforesterie à l'aménagement forestier à multi-usage. La plante-modèle (l'idéotype) qui servira de guide à l'amélioration génétique de chaque espèce pour chaque système de culture, sera différent dans chaque cas. Par exemple, le noyer du Brésil, qui est une espèce semi-domestiquée doit être amélioré pour aboutir à une forme naine destinée à la monoculture ; mais son port d'origine doit être conservé s'il est utilisé pour l'aménagement des forêts ou pour l'agroforesterie. En Amazonie, la nécessité de ces idéotypes différents n'est pas encore largement admise.

L'amélioration de chaque espèce doit se faire directement en fonction du contexte de l'agroécosystème et également en fonction de la demande des usagers. Toutefois, la marche à suivre classique – qui consistait à produire des cultivars-élites en stations expérimentales et à les donner aux paysans – exige trop de temps, compte tenu du fait que la transformation de la forêt tropicale et la dégradation du paysage s'accélère chaque année. Pour être utiles, les nouveaux génotypes doivent avoir été créés *avec* les producteurs, sur *leurs* terres, dans *leurs* agroécosystèmes, prêts à être mis sur *leurs* marchés. Sinon la réalisation d'un développement durable sous les Tropiques risque d'arriver trop tard.

Toutes les recherches préalables devraient se faire avec des fonds internationaux, dans la mesure où la plupart des pays tropicaux souffrent d'une économie peu développée et d'une dette trop lourde, car les pays qui détiennent les capitaux, bénéficieront indirectement des investissements : il ne s'agirait pas d'un fardeau supplémentaire mais d'une nouvelle opportunité pour la communauté mondiale.

Remerciements

Je suis très reconnaissant aux Drs. Dale Evans, Richard Manshardt et Vincent Lebot pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer la première version de ce chapitre.

Références

Aguiar, J. P. L. (1983). Araçá-boi (*Eugenia stipitata* McVaugh). Aspectos y dados preliminares sobre a sua composição química. *Acta Amazônica*, **13**, 953–954

Aguiar, J. P. L., Marinho, H.A., Rebêlo, R. et Shrimpton, R. (1980). Aspectos nutritivos de alguns frutos da Amazônia. *Acta Amazônica*, **10**, 755–758

Alcorn, J. B. (1990). Indigenous agroforestry strategies meeting farmer's needs. In Anderson, A. B. (ed.) *Alternatives to Deforestation - Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 141–151 (New York : Columbia University Press)

Alfaia, S.S., Chávez Flores, W.B., Ferreira, S.A.N. et Clement, C. R. (1988). Efeito de espaçamento e adubação mineral no araçá-boi. I. Produção de frutos. *Anais Cong. Bras. Frutic.*, **9**, 119–123

Allegretti, M.H. (1990). Extractive reserves: an alternative for reconciling development and environmental conservation in Amazonia. In Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to Deforestation - Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 252–264 (New York: Colombia University Press)

Altieri, M. A., Merrick, L. C. et Anderson, M. K. (1987). Peasant agriculture and the conservation of crop and wild plant resources. *Conservation Biology*, 1, 49–58

Anderson, A.B. (1988). Use and management of native forests dominated by açai palm (*Euterpe oleracea* Mart.) in the Amazon estuary. *Advances in Economic Botany*, 6, 144–154

Anderson, A.B. (1990). Extraction and forest management by rural inhabitants in the Amazon estuary. In Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to Deforestation - Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 65–85 (New York: Columbia University Press)

Anderson, A.B. et Posey, D.A. (1985). Manejo de cerrado pelos índios Kayapó. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi - Botânica*, 2, 77–98

Arkcoll, D.B. et Aguiar, J.P.L. (1984). Peach palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.), a new source of vegetable oil from the wet tropics. *J. Sci. Food Agric.*, 35, 520–526

Arkcoll, D.B. et Clement, C.R. (1989). Potential new food crops from the Amazon. In Wickens, G., Haq, N. et Day, P. (eds) *New Crops for Food and Industry*, pp. 150–165 (New York: Chapman and Hall)

Balick, M. J. 1979. Amazonian oil palms of promise: a survey. *Econ. Bot.*, 33, 11–28

Balick, M. J. (1985). Current status of Amazonian oil palms. In Pesce, C. (ed.) *Oil Palms and other Oilseeds of the Amazon*, pp. 172–177. Translated by D.V. Johnson (Algonac, Michigan: Reference Publication)

Balick, M. J. (ed.) (1988). *The Palm – Tree of Life: Biology, Utilization and Conservation*. Advances in Economic Botany, 6.

Beckerman, S. (1979). The abundance of protein in Amazonia: a reply to Gross. *American Anthropologist*, 81, 533–560.

CACEX. (1987). *Relatório de Exportações Brasileiras* (Rio de Janeiro: Centro de Analise do Comercio Exterior - CACEX)

Cavalcante, P.B. (1988). *Frutas Comestíveis da Amazônia*, 4th ed. (Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi/Souza Cruz, Coleção Adolpho Ducke)

Calzavara, B.B.G. (1972). *As possibilidades do açaizeiro no estuário Amazônico* (Belém: Faculdade de Ciências Agrárias do Pará, Boletim 5)

Clay, J. W. (1990). Indigenous peoples - The miner's canary for the twentieth century. In Head, S. et Heinzman, R. (eds) *Lessons of the Rainforest*, pp. 106–117 (San Francisco: Sierra Club Books)

Clay, J.W. et Clement, C.R. (eds) (1993). Selected Species and Strategies to Enhance Income Generation from Amazonian Forests. FO: Misc/93/6 Working Paper, Forestry Dept. (Rome: FAO)

Clement, C.R. (1986). The Pejibaye palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.) as an agroforestry component. *Agroforestry Systems*, 4, 205–219

Clement, C.R. (1988). Domestication of the pejibaye palm (*Bactris gasipaes*) : past and present. *Advances in Economic Botany*, 6, 155–174

Clement, C.R. (1989). A center of crop genetic diversity in western Amazonia. *BioScience*, 39, 624–631

Clement, C.R. (1990). Araza. In Nagy, S., Shaw, P.E. et Wardowski, W. (eds) *Fruits of Tropical and Subtropical Origin : Composition, Properties, Uses*, pp. 260–265 (Lake Alfred, Florida : Florida Science Source)

Clement, C.R. (1991). Amazonian fruits : a neglected and threatened, but potentially rich resource. *Diversity Magazine*, 7, 56–59

Clement, C.R. et Arkcoll, D.B. (1989). The pejibaye palm : economic potential and research priorities. In Wickens, G., Haq, N. et Day, P. (eds) *New Crops for Food and Industry*, pp. 304–322 (New York : Chapman and Hall)

Clement, C.R. et Arkcoll, D.B. (1991). The pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K., Palmae) as an oil crop : potential and breeding strategy. *Oleagineux*, 46, 293–299

Clement, C.R. et Mora Urpí, J. (1987). Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*) : multi-use potential for the lowland humid tropics. *Econ. Bot.*, 41, 302–311

Clement, C.R. et Venturieri, G.A. (1990). Bacuri and Cupuassu. In Nagy, S., Shaw, P.E. et Wardowski, W. (eds) *Fruits of Tropical and Subtropical Origin : Composition, Properties, Uses*, pp. 178–192 (Lake Alfred, Florida : Florida Science Source)

Clement, C.R. et Villachica, H. (1994). Amazonian fruits and nuts : potential for domestication in various agroecosystems. In Leakey, R.R.B. et Newton, A.C. (eds) Tropical Trees : The Potential for Domestication and the Rebuilding of Forest Resources, pp. 230-238 (London : H.M.S.O.)

Denevan, W.M. (1976). The aboriginal population of Amazonia. In Denevan, W.M. (ed.) *The Native Population of the Americas in 1492*, pp. 205–234 (Madison : Univ. Wisconsin Press)

Ducke, A. (1946). *Plantas de Cultura Precolombiana na Amazônia Brasileira* (Belém : Instituto Agronômico do Norte, Boletim Técnico 8)

FAO (1986). *Food and Fruit-Bearing Forest Species. 3. Examples from Latin America.* FAO Forestry Paper 44/3 (Rome : FAO)

Fearnside, P.M. (1985). Agriculture in Amazonia. In Prance, G.T. et Lovejoy T.E. (eds) *Key Environments : Amazonia*, pp. 393–417 (Oxford : Pergamon Press)

Gómez-Pompa, A. et Kaus, A. (1990). Traditional management of tropical forests in Mexico. In Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to Deforestation - Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 45–64 (New York : Columbia Univ. Press)

Gross, D.R. (1975). Protein capture and cultural development in the Amazon basin. *American Anthropologist*, 77, 526–549

IBGE. (1987). *Anuário Estatístico do Brasil* (Rio de Janeiro : Instituto Brasileiro de Geografia e Estatistica - IBGE)

Lane, E.V. (1957). Piquiá - Potential source of vegetable oil for an oil-starving world. *Econ. Bot.*, 11, 187–207

Lescure, J.-P. et Pinton, F. (1996). L'extractivisme : une valorisation contestée de l'écosystème forestier. *Chapitre 76 du présent ouvrage*, pp. 1209–1218

Martinez, J. B. (1970). El Inchi (*Caryodendron orinocense* Karst.) (Nariño : Facultad de Agronomia, Universidad de Nariño)

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Meggers, B.J. (1971). *Amazonia : Man and Culture in a Counterfeit Paradise* (Chicago : Aldine)

Mori, S. et Prance, G.T. (1990). Taxonomy, ecology, and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl. : Lecythidaceae). *Advances in Economic Botany*, 8, 130–150

Nair, P.K.R. (1984). *Fruit Trees in Tropical Agroforestry Systems*. ICRAF Working Paper 32 (Nairobi : ICRAF)

NRC. (1993). Sustainable Agriculture and the Environment in the Humid Tropics. (Washington, DC : National Research Council, National Academy Press)

Padoch, C., Inuma, J.C., Jong, W. et Unruh, J. (1988). Market-oriented agroforestry at Tamshiyacu. *Advances in Economic Botany*, 5, 90–96

Patiño, V.M. (1958). Importancia de los frutales en la alimentación y en la vida y costumbres de los pueblos Americanas de la parte Equinoccial. *Annales Cong. Internacional de Americanistas*, 35, 169–175

Patiño, V.M. (1963). *Plantas Cultivadas y Animales Domésticos de América Equinoccial.* Volume 1. *Frutales* (Cali : Imprenta Departamental)

Pesce, C. (1985). *Oil Palms and other Oilseeds of the Amazon* (translated by D.V. Johnson) (Algonac, Michigan : Reference Publications)

Peters, C.M. (1990). Population ecology and management of forest fruit trees in Peruvian Amazonia. In Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to Deforestation - Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 86–98 (New York : Columbia University Press)

Peters, C.M., Balick, M.J., Kahn, F. et Anderson, A.B. (1989a). Oligarchic forests of economic plants in Amazonia : utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology*, 3, 341–349

Peters, C.M., Gentry, A.H. et Mendelsohn, R.O. (1989b). Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature*, 339, 655–656

Posey, D.A. (1996). Importance des espèces semi-domestiquées en Amazonie : impact sur la flore et la faune de leur dissémination par les Indiens Kayapó et ses conséquences sur les systèmes de gestion. *Chapitre 7 du présent ouvrage*, pp. 131–144

Posey, D.A. et Balée, W. (eds) (1989). *Resource Management in Amazonia : Indigenous and Folk Strategies. Advances in Economic Botany*, 7

Posey, D. A., Frechione, J., Eddins, J., Silva, L.F., Myers, D., Case, D. et Macbeath, P. (1984). Ethnoecology as applied anthropology in Amazonian development. *Human Organization*, 43, 95–107

Roosevelt, A.C. (1980). *Parmana : Prehistoric maize and manioc subsistence along the Amazon and Orinoco* (New York : Academic Press)

Rosengarten, Jr., F. (1984). *The Book of Edible Nuts* (New York : Walker)

Tracy, M. (1986). Processing and some potential uses of pejibaye (*Bactris gasipaes*) meal. *Interciencia*, 11, 173–177

Tracy, M. (1987). Utilización de harina de pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.) en la elaboración de pan. *Archivos Latino-Americanos de Nutrición*, 37, 122–131

Vasquez, R. et Gentry, A.H. (1989). Use and mis-use of forest-harvested fruits in the Iquitos area. *Conservation Biology*, 3, 350–361

LES PALMERAIES AMAZONIENNES : RESSOURCES ALIMENTAIRES
et aménagement des écosystèmes forestiers

Francis KAHN

Introduction

Les forêts tropicales disparaissent à un rythme qui, de toute évidence pour les biologistes, conduit à la catastrophe. Environ 28 % des forêts qui existaient en Amérique latine en 1850 ont été détruites en 1985, ce qui représente 370 millions d'hectares (Houghton *et al.*, 1991) ; la majeure partie de cette surface a été déforestée après 1960 et, dans les dix dernières années, de vastes étendues forestières ont été rasées. Les pays des tropiques humides veulent naturellement mettre à profit leurs forêts. La mise en valeur de ces végétations n'a abouti, dans la plupart des cas, qu'à leur destruction. Il faut donc apprendre à exploiter rationnellement les forêts, c'est-à-dire à en extraire la richesse tout en conservant leur potentialité économique.

Le bois est certainement le premier produit attendu de l'exploitation forestière. Mais le bois, c'est le corps de la forêt ; son extraction est une mutilation que l'on ne sait guérir en milieu tropical. Force est de constater que les processus de régénération des arbres sont encore bien mal connus et que la gestion de l'espace forestier est encore peu maîtrisée dans la grande majorité des pays tropicaux. L'extraction, même extensive, des essences de taille commerciale s'accompagne de la destruction de la forêt. Il faut en effet construire des routes pour sortir les grumes ; les fronts pionniers s'engagent sur ces voies de pénétration du massif forestier et achèvent la déforestation par la pratique de l'essartage.

L'extraction de nourriture est en général moins destructive. Les fruits de la forêt amazonienne sont utilisés pour la préparation de jus et glaces dont la consommation est répandue sur l'ensemble du bassin. Certains, comme le fameux *guarana*, servent à l'élaboration de produits industrialisés ; la boisson gazeuse qui en dérive rivalise sans peine avec d'autres breuvages pétillants.

Les palmiers occupent une place honorable parmi les plantes indigènes qui offrent un potentiel alimentaire. Balick et Beck (1991) présentent une bibliographie sur les utilisations des palmiers. Trois parties de la plante sont consommables ou fournissent des produits comestibles tels que huile et amidon : le fruit et la graine, le méristème apical ou cœur de palmier et le stipe.

Les palmiers en Amazonie sont représentés par 39 genres et environ 160 espèces. Moins de 30 espèces réparties en une quinzaine de genres fournissent des produits alimentaires à l'homme. Certaines ne font l'objet que de collectes occasionnelles. Les autres, dont les produits sont utilisés quotidiennement ou vendus occasionnellement sur les marchés régionaux, sont présentées en annexe avec des données sur leur répartition géographique, leurs noms vernaculaires, leur écologie, leurs usages et les systèmes d'exploitation préconisés.

La mise en valeur des forêts passe en premier lieu par l'idendification des plantes qui offrent un potentiel économique effectif. Il faut que leurs produits soient manufacturables (conserverie de cœurs de palmier, huiles, amidon) ou représentent des échanges actifs sur les marchés régionaux. Il faut que la production soit importante en quantité et qualité. Il faut que la variabilité intraspécifique soit suffisamment grande pour permettre l'amélioration génétique de l'espèce par le croisement des plantes les mieux dotées. Enfin, ce potentiel sera accru si le palmier forme des peuplements spontanés, denses et étendus dans des milieux impropres à l'agriculture. L'espèce contribuera alors à la mise en valeur des terres incultes.

Dans cette optique, seules sept espèces de palmiers présentent un réel potentiel économique (tableau 13.1). La composition des fruits de plusieurs de ces espèces est précisée par Clement (1996, chapitre 12 du présent ouvrage).

Les palmiers et la mise en valeur des forêts

Les grands palmiers sont dispersés dans les forêts de terre ferme ; leur densité y est très faible (Kahn *et al.*, 1988 ; Kahn et Mejia, 1991 ; Kahn et Granville, 1992). Ils ne forment des peuplements denses qu'à l'occasion de défrichements. Il s'agit alors d'espèces qui, de longue date, ont été exploitées par l'homme, comme *Astrocaryum aculeatum, A. chambira, Orbignya phalerata,* qui abondent dans les espaces anthropisés. Ces espèces peuvent être intégrées à des systèmes agroforestiers. *Bactris gasipaes* doit être considéré à part puisqu'il aurait été introduit en Amazonie et amélioré par les civilisations amérindiennes. C'est le seul palmier sud-américain qui a été domestiqué. Les plantations monospécifiques de cette espèce se multiplient sur les terres fermes déforestées et sur les sols alluviaux (várzea) du bassin amazonien pour la production de fruits et de cœurs de palmiers.

Tableau 13.1 Palmiers à haut potentiel alimentaire du Bassin Amazonien.

Espèce	Produits	Populations et habitat	Répartition géographique
Bactris gasipaes	cœur, fruit, huile	cultivé sur les terres fermes (acrisol) et sur les sols alluviaux (fluvisol)	sur l'ensemble du bassin
Elaeis oleifera	huile,	populations denses mais très éparses, en forêts marécageuses (gleysol)	sur l'ensemble du bassin
Euterpe oleracea	cœur, fruit	populations denses, en forêts marécageuses (gleysol, histosol), sols alluviaux (fluvisol) sous influence anthropique	région orientale
Euterpe precatoria	cœur, fruit	populations denses, en forêts marécageuses de bas-fonds (gleysol), sols alluviaux (fluvisol) sous influence anthropique	régions centrale et occidentale
Jessenia bataua	fruit, huile	populations denses, en forêts marécageuses de bas-fonds (gleysol) ; en forêt sur sables blancs hydromorphes (podzol gleyique) ; forêts de terre ferme sur sol bien drainé (piémont andin et Guyane)	sur l'ensemble du bassin
Mauritia flexuosa	fruit, amidon, larves de coléoptères	populations très denses, dans les marécages (gleysol, histosol)	sur l'ensemble du bassin.
Orbignya phalerata	huile	populations denses, en milieux déforestés	sud de la région orientale

Plusieurs espèces d'importance économique forment des peuplements denses sur les sols marécageux : *Euterpe oleracea, E. precatoria, Jessenia bataua* et *Mauritia flexuosa.* Ces sols ne peuvent être cultivés sans la mise en place d'un drainage artificiel qui demande un investissement financier considérable ; ils sont généralement délaissés dans les plans d'aménagement des régions amazoniennes. L'exploitation des peuplements de palmiers qui y poussent naturellement offre une solution pour leur mise en valeur (Kahn, 1991).

Euterpe oleracea, dans l'estuaire de l'Amazone, et *E. precatoria*, en Amazonie centrale, sont disséminés par l'homme sur les sols alluviaux (*várzea*) qui ne sont pas marécageux, soit directement en jetant les graines après avoir préparé le « vinho de açaí », ou encore en les plantant dans les jardins près des maisons et en augmentant ainsi la densité des palmiers dans la région, soit indirectement en favorisant leur régénération par la multiplication des végétations secondaires, friches et abattis (Castro, 1992 ; Kahn et Henderson, 1994). Ils y forment des peuplements très denses. Pour caractériser l'amplitude de cette action anthropique, Hiraoka (1994) a utilisé un néologisme brésilien très imagé : « *açaízação* » – c'est-à-dire « euterpisation » – des várzeas.

Une différence notoire entre un peuplement naturel monospécifique et une plantation industrielle de palmiers réside dans la variabilité génétique entre les individus qui les composent ; elle est grande dans la palmeraie naturelle et volontairement réduite dans la plantation. Par ailleurs, les palmiers indigènes sont bien moins productifs que les deux espèces cultivées, palmier à huile et cocotier, qui ont été significativement améliorées dans les soixante dernières années ; et les peuplements naturels sont souvent composés de plusieurs espèces. L'exploitation des palmeraies naturelles tiendra plus des règles de l'agroforesterie que de celles de la plantation industrielle. Il s'agira en particulier de mettre à profit tous les produits fournis par la végétation, et de ne pas se limiter à l'exploitation intensive d'un seul de ces produits (Anderson, 1988). Mais, il faudra aussi repérer les individus les plus producteurs et contrôler la régénération afin d'augmenter leur densité. Parallèlement, un programme d'amélioration génétique devra être conduit sur le long terme.

L'aménagement rationnel des forêts marécageuses de l'Amazonie, basé sur l'exploitation des peuplements de palmiers, exige certains changements dans le comportement des habitants et l'introduction de nouvelles utilisations (Johnson, 1992 ; Kahn et Granville, 1992).

La collecte des fruits procède par abattage des palmiers. La production d'une seule année est utilisée par l'homme. Chacun travaille pour soi et négocie, comme il peut, sa récolte. Grimper aux palmiers n'est pas simple. Il existe cependant un outillage spécialisé qui assure une grande sécurité (Davis, 1984). Confrontés à ces appareils étrangers, les Amazoniens de la région d'Iquitos ont préféré confectionner leur propre dispositif, suivant l'exemple de quelques ethnies indiennes : quatre solides bâtons et de la corde. Un homme entraîné atteint le sommet d'un stipe d'une trentaine de mètres en environ trente minutes (Kahn *et al.*, 1993a). Au niveau d'un village ou d'une communauté, il est possible d'organiser l'exploitation de ces plantes. Grimper pour récolter les fruits devient alors un travail à plein temps pour des hommes jeunes – l'achat de l'outillage et le salaire étant pris en charge par une association qui assure la vente des fruits. C'est là un schéma tout à fait réaliste. La mise en place de ces mesures d'ordre socio-économique nécessitera de nombreuses campagnes d'information auprès des communautés locales.

Il faut également mettre à profit toutes les ressources naturelles. L'amidon contenu dans les stipes du *Mauritia flexuosa* n'est plus actuellement exploité par les Amazoniens, alors que les peuples de l'Asie du sud-est et des îles du Pacifique utilisent les palmiers à cette fin (Barrau, 1959 ; Ruddle *et al.*, 1978). Pourtant, jusqu'à une époque récente, les Amérindiens ont extrait l'amidon du stipe du *Mauritia flexuosa* (Suarez, 1966 ; Heinen et Ruddle,

1974). Par la haute densité des peuplements de *Mauritia flexuosa* et leur étendue, en particulier au Pérou et dans le delta de l'Orénoque, les forêts marécageuses représentent une réserve considérable d'amidon. Les Amérindiens consommaient aussi la sève fermentée, le vin de palme (Gumilla, 1963), pratique abandonnée de nos jours, alors qu'elle a perduré et prospère en Afrique (Linares, 1996, chapitre 57 du présent ouvrage).

Les transferts de technologie supposent des changements d'habitudes ancrées depuis des siècles ; ils sont difficiles à réaliser. Au sein du bassin amazonien, les usages diffèrent, d'une région à l'autre, pour de mêmes espèces de plantes. Les fruits de l'*Euterpe precatoria*, fort consommés sous forme du « *vinho de açaí* » au Brésil, ne sont pas utilisés par les Amazoniens du Pérou qui préfèrent son *palmito* (cœur de palmier), bien que l'espèce soit monocaule. Ceux du *Mauritia flexuosa*, fort prisés à Iquitos et vendus sur le marchés et dans les rues (Padoch, 1988 ; Mejia, 1992), sont modérement consommés du côté brésilien (Hiraoka, 1994). Ceux de l'*Astrocaryum chambira*, dont l'amande est vendue au Pérou, sont ignorés des Brésiliens de l'Acre, à la frontière péruvienne. En la matière, les goûts ne se discutent pas. Cela constitue néanmoins une entrave certaine à l'utilisation intégrale des ressources naturelles. La mise en place de nouvelles pratiques aura une chance de succès, si les populations ont déjà un attrait pour les produits concernés (Kahn, sous presse). Ainsi les Amazoniens du Pérou ne se sont pas montrés intéressés par l'extraction d'amidon à partir du stipe du *Mauritia flexuosa*, alors qu'ils ont contribué à la diffusion de méthodes pour grimper et récolter les fruits de ce palmier et pour améliorer la production de larves de coléoptères qui se développent dans son stipe (Kahn *et al.*, 1993b). Fruits et vers blancs sont quotidiennement vendus et consommés dans cette région amazonienne (Bodley et Benson, 1979 ; Mejia, 1983, 1988, 1992 ; Padoch, 1988).

Conclusion

Les palmiers avec leurs fruits et leurs cœurs comptent parmi les éléments représentatifs du régime alimentaire des habitants de l'Amazonie. Mais peu nombreuses sont les espèces dont les produits sont manufacturables. Cependant, le fait qu'elles forment des peuplements denses et étendus sur des sols marécageux impropres au développement agricole leur confère un plus grand potentiel économique. Aux apports alimentaires et économiques du produit s'ajoute la mise en valeur de ces terres.

Toutes les potentialités du milieu ne sont pas exploitées dans une même région. Si les habitants sont prêts à accepter des modifications dans leurs usages pour mieux rentabiliser les produits utilisés, ils se montrent par contre plus réfractaires à l'utilisation de nouveaux produits et à la mise en place

de nouvelles pratiques. Des campagnes d'information répétées, sur le court terme, des interventions dans les programmes scolaires, la rédaction de manuels accessibles aux instituteurs et à leurs élèves, sur le long terme, devraient conduire à l'utilisation intégrée des ressources du milieu forestier.

Références

Anderson, A.B. (1983). *The biology of Orgignya martiana (Palmae), a tropical dry forest dominant in Brazil.* PhD dissertation, university of Florida, Gainesville

Anderson, A. B. (1988). Use and management of native forests dominated by açai palm (*Euterpe oleracea* Mart.) in the Amazon estuary. *Adv. Econ. Bot.* **6**, 144-154

Anderson, A.B., May, P.H. et Balick, M.J. (1991). *The subsidy from nature.* (New York : Columbia Univ. press)

Anderson, A.B., Gély, A., Strudwick, J., Sobel G.L. et Pinto, M.G.C. (1985). Um sistema agroflorestal na várzea do estuário amazônico (Ilha das Onças, Município de Barcarena, Estado do Pará). *Acta Amazonica* 15 suppl. : 195-224

Araujo Abanto, V.A. (1982). Pulpa química y semiquímica al sulfato de hojas de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) y de pecíolos de aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.). Tesis Ing. forestal, UNA La Molina, Lima, 102 p

Balée, W. (1988). Indigenous adaptation to Amazonian palm forests. *Principes* 32, 47-54

Balick, M.J. (1986). Systematics and economic botany of the *Oenocarpus-Jessenia* (Palmae) complex. *Adv. Econ. Bot.* 3, 1-140

Balick, M.J. et Beck, H. (1991). Useful palms of the world. (New York : Columbia Univ. press)

Balick, M.J. et Gershoff, S.N. (1981). Nutritional evaluation of the *Jessenia bataua* palm : Source of high quality protein and oil from Tropical America. *Econ. Bot.* **35**, 261-271

Barfod, A.S. (1991). A monographic study of the subfamily Phytelephantoideae (Arecaceae). *Opera Botanica* **105**, 1-73

Barfod, A.S., Bergmann, B. et Pederson H.B. (1990). The vegetable ivory industry : surviving and doing well in Ecuador. *Econ. Bot.* 44, 293-300

Barrau, J. (1959). The sago palms and other food plants of marsh dwellers in the South Pacific islands. *Econ. Bot.* **13**, 151-162.

Blaak, G. (1983). Procesamiento de los frutos de la palmera cucurita (*Maximiliana maripa*). In : *Palmeras poco utilizadas de America tropical*, pp. 113-117. (Turrialba : FAO-CATIE)

Bodley, J.H. et Benson, F.C. (1979). *Cultural ecology of Amazonian palms.* (Washington State University : Pullman, Reports of Investigation n° 56. Laboratory of Amazonian anthropology)

Borgtoft Pedersen, H. (1992). Use and management of *Aphandra natalia* (Palmae) in Ecuador. *In : Las palmeras de los bosques tropicales.* Kahn, F. (Ed.). *Bulletin de l'Institut français d'études andines* **21**, 741-753

Borgtoft Pedersen, H. et Balslev, H. (1990). *Ecuadorean palms for agroforestry*. AAU Reports 23. Univ of Aarhus

Bresani, E. (1924). La palmera « aguaje » como productora de celulosa. *Boletín de la Sociedad Geográfica de Lima*. Tomo 41, 209-210

Castro, A. (1992). *O extrativismo do açaí no Amazonas*. Convênio INPA-CNPq/ ORSTOM, multigr., 73 p., Ann. 19 p

Castro, A. De (1996). L'*açaí* (*Euterpe precatoria*), palmier alimentaire de la forêt amazonienne. *Chapitre 78 du présent ouvrage*, pp. 1225–1230

Cavalcante, P.B. (1974). *Frutas comestíveis da Amazônia*. Publicações avulsas 27, MPEG, Belém

Clement, C. (1988). Domestication of the pejibaye palm (*Bactris gasipaes*) : past and present. *Adv. Econ. Bot.* **6**, 155-174.

Clement, C.R. (1996). Fruits et graines de la forêt amazonienne : composition, production et utilisations pour un développement durable. *Chapitre 12 du présent ouvrage*, pp. 243–260

Clement, CR. et Mora Urpi, J.E. (1987) Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*, Arecaceae) : multi-use potential for the lowland humid tropics. *Econ. Bot.* **41**, 302-331

Coradin, L. et Lleras, E. (1983). Situación actual de la investigación y desarrollo en palmeras poco conocidas. Informes por pais. I. Brasil. In : *Palmeras poco utilizadas de America tropical*, pp. 28-33. (Turrialba : FAO-CATIE)

Davis, T.A.W., 1984. *A climbing device to reach the palmyra's valuable «Toddy». Spirit of enterprise. The 1984 Rolex awards*. (London : Arum Press)

De Los Heros, G.M.J. et Zárate, J.B. (1980/1981). Posibilidades papeleras de pulpa al sulfato de pecíolos de aguaje. *Rev. For. Perú* **10**, 83-90

González Rivadeneyra, M. (1971). Estudio sobre la densidad de población de aguaje (*Mauritia* sp.) en Tingo María. *Rev. For. Peru* **5**, 46-54

Gumilla, J. S.I. (1963). - *El Orinoco ilustrado*. (Caracas : Edición Academia de la Historia)

Heinen, H.D. et Ruddle, K. (1974). Ecology, ritual and economic organization in the distribution of palm starch among the Warao of the Orinoco delta. *J. Anthropol. Res.* **30**, 116-138

Hiraoka, M. (1994). The use and management of « mirití » (*Mauritia flexuosa*) : palms among the ribeirinhos along the Amazon estuary. Diversity, Development and conservation of the Amazon floodplain. Macapá, Brazil, 12-15 December 1994

Houghton, R.A., Lefkowitz, D.S. et Skole, D. L. (1991). Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. 1. Progressive loss of forests. *Forest Ecology and Management* **38**, 143-172

Johnson, D.V. (1982). Commercial palm products of Brazil. *Principes* **26**, 141-143

Johnson, D.V. (1992). Palm utilization and management in Asia : examples for the neotropics. *In : Las palmeras de los bosques tropicales*. Kahn, F. (Ed.). *Bulletin de l'Institut français d'études andines* **21**, 727-740

Kahn, F. (1988). Ecology of economically important palms of Peruvian Amazonia. *Adv. Econ. Bot.* **6**, 42-49

Kahn, F. (1991). Palms as key swamp forest resources in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 38, 133-142

Kahn, F. (sous presse). *Les palmiers de l'Eldorado.* (Paris : ORSTOM)

Kahn, F. et Granville, J.J. de (1992). *Palms in forest ecosystems of Amazonia.* (Berlin : Springer Verlag)

Kahn, F et Henderson, A. (1994). Palms in the várzea : diversity, distribution patterns, community structure and dynamics, use and management. Diversity, Development and conservation of the Amazon floodplain. Macapá, Brazil, 12-15 December 1994

Kahn, F. et Mejia, F. (1990). Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 33/34, 169-179

Kahn, F. et Mejia, K. (1991). The palm communities of two «terra firme» forests of Peruvian Amazonia. *Principes* 35, 22-26

Kahn, F., Mejia, K. et Castro A. (1988). Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. *Biotropica* 20, 266-269

Kahn, F., Mejia, K., Moussa, F. et Gómez, D. (1993a). *Mauritia flexuosa*, la más acuáticas de las palmeras amazónicas. In Kahn F., León B., Young K. (eds).*Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú.* pp. 287-308. (Lima : Institut français d'études andines)

Kahn, F., Mejia, K., Luna, S., Gómez G. et Moussa, F. (1993b). *Vers la sédentarisation de l'exploitation des marécages à Mauritia flexuosa L.f. en Amazonie péruvienne.* Rapport de fin d'étude. Projet MRT, décision d'aide 91.L.0683, 131 p

Kahn F. et Moussa, F. (1994). *Las palmeras del Perú - Colecciones, Patrones de distribución geográfica, Ecología, Estatutos de conservación, Nombres vernáculos, Utilizaciones.* (Lima : Institut français d'études andines)

Kahn, F. et Moussa, F. (1995). Les migrations de palmiers provoquées par l'homme en Amazonie et à sa périphérie. Un premier constat. *Biogeographica* 71, 161-177

Linares, O.F., Pagezy, H. et Grenand, P. (1996). Les stratégies alimentaires en forêt tropicale : contexte et problématique. *Chapitre 39 du présent ouvrage*, pp. 647–654

Lleras, E. et Coradin, L. (1983). Anexo 7. La palmera macaúba como fuente potencial de aceite combustible. In *Palmeras poco utilizadadas de America tropical*, pp. 102-112. (Turrialba : FAO-CATIE)

Lleras, E. et Coradin, L. (1988). Native neotropical oil palms : state of the art and perspective for latine America. *Adv. Econ. Bot.* 6, 201-213

López Parodi, J. (1988). The use of palms and other native plants in non-conventional, low coast rural housing in the Peruvian Amazon. *Adv. Econ. Bot.* 6 119-129

Mejia, K. (1983). *Palmeras y el selvícola amazónico,* 6 p. (Lima : Universidad Nacional Mayor de San Marcos Museo de Historia Natural)

Mejia, K. (1988). Utilization of palms in eleven Mestizo villages of the Peruvian Amazon (Ucayali River, Department of Loreto). *Adv. Econ. Bot.* 6, 130-136

Mejia, K. (1992) - Las palmeras en los mercados de Iquitos. *In : Las palmeras de los*

bosques tropicales. Kahn, F. (ed.). *Bulletin de l'Institut français d'études andines* 21, 755-769

Moussa, F. et Kahn, F. (1994). Uma palmeira bem manauara, *CENDOTEC* (São Paulo), Ano 6, 14-16

Moussa, F. et Kahn, F. (sous presse). Uso y potencial económico de dos palmas, *Astrocaryum aculeatum* Meyer y *A. vulgare* Martius, en la Amazonia Brasiliaña. In Rios, M. et Borgtoft Pedersen, H. (eds). *Memorias del II simposio Ecuatoriano de Etnobotánica y Botánica económica (Quito)*

Oldeman, R.A.A. (1969). Etude biologique des pinotières de la Guyane française. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* 10, 1-18

Ooi, S.C., Da Silva, F.B., Muller, A.A. et Nascimiento, J.C. (1981). Oil palm genetic resources-Native *Elaeis oleifera* populations in Brazil offer promising sources. *Pesq. Agropec. Bras. Brasilia* 16 385-395

Padoch, C. (1988). Aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) in the economy of Iquitos, Peru. *Adv. Econ. Bot.* 6 214-224

Pesce, C. (1985). *Oil palms and other oil seeds of the Amazon*. (Algonac, Michigan : References Publications). Traduit and cité par D.V. Johnson de l'original, *Oleaginosas da Amazônia* 1941. (Belém : Oficina Graficas da Revista da Veterinaria)

Peters, C.M., Balick, M.J., Kahn, F. et Anderson A.B. (1989). Oligarchic forests of economic plants in Amazonia : utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3 341-349

Ricci, J-P. (1990). Les pinotières. *Bois et Forêts de Tropiques* 220, 55-63

Ruddle, K., Johnson, D., Townsend, P.K. et Rees J.D. (1978). *Palm sago. A tropical starch from marginal lands*. (Honolulu : The University Press of Hawaii)

Ruiz Murrieta, J. et Levistre Ruiz, J. (1996). Un « écosystème forestier de la vie » en Amazonie Péruvienne : l'*aguajal*. *Chapitre 81 du présent ouvrage*, pp. 1249–1264

Salazar, A. et Roessl, J. (1977). *Estudio de la potencialidad industrial del aguaje*. Proyecto ITINTEC 3102 UNA-IIA, Lima

Schultes, R.E. et Raffauf, R.F. (1990). *The healing forest. Medicinal and toxic plants of the Northwest Amazon*. (Portland : Dioscorides Press)

Spruce, R. (1871) Palmae Amazonicae, sive enumeratio palmarum in itinere suo per regiones americae aequatoriales lectorum. *J. Linn. Soc. Bot.* 11, 65-183

Strudwick, J. et Sobel, G.L. (1988). Uses of *Euterpe oleracea* Mart. in the Amazon estuary, Brazil. *Adv. Econ. Bot.* 6 : 225-253

Suarez, M.M. (1966). Les utilisations du palmier « moriche » (*Mauritia flexuosa* L.f.) chez les Warao du delta de l'Orénoque, Territoire Delta Amacuro, Vénézuéla. *JATBA* 13, 33-42

Urrego Giraldo, L.E. (1987). Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L.f.). *Colombia Amazonica* 2, 57-81.

Annexe 13.1 : Palmiers d'Amazonie à potentiels alimentaire et économique

Acrocomia aculeata

Ce grand palmier monocaule est fréquent dans la région atlantique et à la bordure sud du bassin amazonien. Il a été introduit récemment dans la région de Manaus (Kahn et Moussa, 1995).

- Écologie : savanes et lieux déforestés.
- Noms vernaculaires : mucajá, macaúba (Brésil) ; moucaya, noix de coyol (Guyane française) ; palm bong (Surinam) ; corozo de vino (Vénézuéla).
- Potentiel alimentaire : limité à la consommation des fruits (mésocarpe).
- Potentiel économique : production d'huile combustible à partir du fruit (Lleras et Coradin, 1983).
- Système d'exploitation préconisé : agroforesterie, vergers multispécifiques.

Aphandra natalia

Ce palmier monocaule de taille moyenne est fréquent en Amazonie équatorienne. Il est aussi présent au Brésil (Acre) et au Pérou (Mejia, 1992).

- Écologie : il forme de denses populations dans les endroits déforestés sur les terres fermes (Barfod, 1991).
- Noms vernaculaires : piasaba, yarina blanca (Equateur).
- Potentiel alimentaire : chez le jeune fruit, l'albumen est gélatineux et fort apprécié des populations locales qui, en quelque sorte, gobent le contenu de la graine.
- Potentiel économique : production de fibres et d'ivoire végétal (Borgtoft Pedersen, 1992) .
- Système d'exploitation préconisé : agroforesterie (Borgtoft Pedersen et Balslev, 1990).

Astrocaryum aculeatum

Ce grand palmier monocaule est abondant dans la ville de Manaus et à sa périphérie, où il aurait été introduit, car il est absent des forêts environnantes (Kahn et Granville, 1992). L'espèce forme des populations naturelles dans la région centrale du bassin amazonien.

- Écologie : jardins, champs et friches ; forêts de terre ferme ; « mata de cipó », forêt avec une canopée irrégulière, ouverte et un sous-bois envahi par les lianes.
- Noms vernaculaires : chontilla (Bolivie) ; tucumã, tucum assu, tucum da serra, tucum do matto (Brésil) ; akuyuro palm (Guyana) ; amana, toekoemau (Suriname) ; cumare (Vénézuéla).
- Potentiel alimentaire : limité à la consommation des fruits (mésocarpe).
- Potentiel économique : sur le marché de Manaus, un commerçant peut vendre de 2000 à 4000 fruits et gagner l'équivalent de 100 à 240 dollars américains, du jeudi au samedi, durant la récolte qui s'étend de février à mai (Moussa et Kahn, sous presse) ; toutes les classes sociales consomment ce fruit, le plus souvent au petit déjeuner, la pulpe est alors étalée sur une tranche de pain ou mélangée à de la farine de manioc (Moussa et Kahn, 1994).
- Système d'exploitation préconisé : agroforesterie, vergers multispécifiques, récupération des sols dégradés.

Astrocaryum chambira

Cette espèce arborescente et monocaule est fréquente de la région occidentale du bassin amazonien, Equateur et Pérou (Kahn et Moussa, 1994).

- Écologie : forêts de terre ferme sur sol drainé (faible densité) ; sites anthropisés, cultures, friches, pâturages.
- Noms vernaculaires : chambira (Equateur, Pérou).
- Potentiel alimentaire : son amande, de 3 à 5 cm de diamètre, est consommée.
- Potentiel économique : le fruit est vendu sur les marchés régionaux ; ce palmier est surtout un grand producteur de fibres.
- Système d'exploitation préconisé : agroforesterie, vergers multispécifiques, récupération des sols dégradés.

Astrocaryum jauari

Ce palmier multicaule, qui peut atteindre 20 m en hauteur, est commun sur l'ensemble du bassin amazonien.

- Écologie : ripicole, il supporte plusieurs mois d'inondation par an.
- Noms vernaculaires : jauari, juari (Brésil) ; guara (Colombie) ; awara liba (Guyana, Suriname) ; huiririrma (Pérou).
- Potentiel alimentaire : le cœur du palmier est consommé.
- Potentiel économique : une conserverie de cœurs de palmier s'est installée à Barcelos, Brésil. Mais

la répartition de cette espèce le long des rivières, le pied dans l'eau, rend difficile son exploitation.
• Système d'exploitation préconisé : extractivisme, agroforesterie en milieu périodiquement inondé.

Astrocaryum javarense et *Astrocaryum macrocalyx*
Ces deux espèces de taille moyenne se rencontrent dans l'ouest Amazonien, Brésil et Pérou (Kahn et Moussa, 1994).
• Écologie : forêts de terre ferme.
• Noms vernaculaires : murumuru (Brésil) ; huicungo (Pérou)
• Potentiel alimentaire : l'albumen encore liquide des fruits verts est bu après avoir cassé l'endocarpe.
• Potentiel économique : très limité. Les racèmes chargés de fruits immatures sont vendus occasionnellement sur le marchés d'Iquitos (Mejia, 1992).

Astrocaryum murumuru
Ce palmier de taille moyenne est fréquent dans l'estuaire de l'Amazone et en Guyane française.
• Écologie : forêts marécageuses.
• Noms vernaculaires: murumuru (Brésil) ; mourou-mourou (Guyane française).
• Potentiels alimentaire et économique : le fruit a été utilisé pour la production d'huile dans l'état brésilien du Pará (Coradin et Lleras, 1983 ; Pesce, 1985 ; Lleras et Coradin, 1988). Cette espèce n'est plus exploitée actuellement.

Astrocaryum vulgare
Ce palmier multicaule se rencontre dans la région orientale du bassin amazonien et les Guyanes.
• Écologie : savanes, forêts basses sur sables et lieux anthropisés.
• Noms vernaculaires : chontilla (Bolivie) ; tucumã, tucum bravo (Brésil) ; cumare (Colombie, Vénézuéla) ; awara (Guyane française).
• Potentiel alimentaire : le mésocarpe du fruit est comestible, mais fibreux ; on le préfère sous forme de « vinho » et de sorbet. En Guyane française, il sert à préparer le «bouillon d'awara» qui est traditionnellement consommé à la période de Pâques.
• Potentiel économique : le commerce des fruits est moyennement actif dans la région de Belém au Brésil.
• Système d'exploitation préconisé : agroforesterie, vergers multispécifiques.

Bactris gasipaes
Ce palmier multicaule, de taille moyenne, peut atteindre une quinzaine de mètres en hauteur. L'espèce n'a jamais été trouvée à l'état «sauvage» en Amazonie. Elle a été domestiquée par l'homme (Clement, 1988).
• Écologie : cultivée sur les terres fermes et sur les sols alluviaux (várzea).
• Noms vernaculaires : chonta fina (Bolivia) ; pupunha (Brésil) ; pejibaye (Colombia, Equateur, Vénézuéla) ; chonta, chonta duro (Equateur) ; paripi palm, peach palm (Guyana) ; parépou (Guyane française) ; pijuayo (Pérou) ; paripoe (Suriname) ; bobi, cachipaes, macanilla, pijiguao (Vénézuéla).
• Potentiel alimentaire : le fruit est abondamment consommé par les amazoniens. Certains cultivars ont été sélectionnés pour l'industrie de conserve du cœur de palmier (Clement et Urpi, 1987).
• Potentiel économique : cette espèce est déjà améliorée, hautement productive, de culture courante. *Bactris gasipaes* fait l'objet de recherches dans les domaines de l'agronomie, de la génétique et de la biologie de la reproduction (Clement, 1988).
• Système d'exploitation préconisé : culture par essartage, agroforesterie, plantations monospécifiques.

Elaeis oleifera
Ce palmier, remarquable par son stipe rampant, est distribué dans le bassin amazonien et les Guyanes.
• Écologie : il forme des peuplements denses, de surface réduite, dans les forêts marécageuses ; il a été rencontré sur les «terras roxas» du Brésil où il aurait été introduit par l'homme (Ooi *et al.*, 1981). Au nord de Manaus, il envahit les zones hydromorphes des pâturages et devient très abondant, là où, il y a une quinzaine d'années, n'existaient que de rares peuplements (Kahn et Moussa, 1995).
• Noms vernaculaires : caiaué, dendê do Pará (Brésil) ; corozo, noli (Colombie) ; poloponta (Pérou) ; sabanna-obé (Suriname) ; corozo colorado (Vénézuéla).
• Intérêt économique : l'espèce s'hybride avec *Elaeis guineensis*, le palmier à huile africain. Elle offre une huile d'excellente qualité, une hauteur plus faible due à son tronc rampant, et donc des récoltes

(suite de l'annexe 13.1)

plus faciles chez les plantes âgées de plus de dix ans ; elle est plus tolérante aux maladies qui, en Amazonie, déciment le palmier à huile en plantation (pourriture du cœur, taches annulaires) ; enfin, poussant sur des sols hydromorphes, elle permettra d'élargir le spectre écologique de l'espèce cultivée. Pour ces raisons, elle revêt une importance capitale pour le futur des plantations industrielles de palmiers à huile en Amazonie.

Euterpe oleracea

Ce palmier arborescent et multicaule abonde dans la région orientale du bassin amazonien et les Guyanes.

• Écologie : il forme de denses populations dans les forêts de bas-fonds sur sols organiques (Oldeman, 1969), les marécages côtiers et les zones alluviales de l'estuaire de l'Amazone.

• Noms vernaculaires : açaí do Pará (Brésil) ; assai, pinot, wassaie (Guyane française) ; manicola palm (Guyana) ; pina, prasara (Suriname) ; manaca, morroque, uassi (Vénezuéla).

• Potentiel alimentaire : le « vinho de açaí », breuvage préparé avec le fruit, est l'un des composants de la diète quotidienne des paysans du Pará ; on y mélange de la farine de manioc et du sucre (Cavalcante, 1974 ; Strudwick et Sobel, 1988). Les conserves du cœur de ce palmier sont exportées vers de nombreux pays.

• Potentiel économique : en 1979, 54507 tonnes de fruits ont été produits au Brésil représentant une valeur de plus de 4,8 millions de dollars (Coradin et Lleras, 1983). La production de conserves de cœurs de palmier pour l'état du Pará représente 93 % de la production brésilienne (Johnson, 1982) ; en Guyane française, plusieurs tentatives d'exploitation des pinotières du bas Approuague et de l'Oyapock ont plus ou moins réussi. La C.A.I.G. (Société d'investissement du Crédit Agricole et Groupe Bourdillon) a produit jusqu'à 800000 boîtes par an sur la période 1985-1986, ce qui représente pas moins de 2 millions de cœurs de palmier (Ricci, 1990).

• Système d'exploitation préconisé : cette espèce occupe une place importante dans l'aménagement des forêts sur sols alluviaux de l'estuaire de l'Amazone (Anderson *et al.*, 1985 ;Anderson, 1998 ; Hiraoka, 1994) ; une exploitation contrôlée des populations naturelles en forêts marécageuses est viable (Ricci, 1990).

Euterpe precatoria

Cette espèce arborescente monocaule se rencontre au centre et à l'ouest du bassin amazonien.

• Écologie : forêts marécageuses de bas-fonds en association avec *Jessenia bataua* et *Mauritia flexuosa* (Kahn et Granville, 1992).

• Noms vernaculaires : asaí, palma de rosario (Bolivie) ; açaí (Brésil) ; huasai (Pérou) ; baboen pina, monki-monki pina (Suriname).

• Potentiel alimentaire : les fruits de cette espèce ne sont consommés qu'au Brésil sous la forme d'un « vinho de açaí » (Castro, 1992, 1996). Le cœur est de consommation courante en Amazonie péruvienne ; les jeunes folioles blanches et tendres sont désunies pour préparer la salade de « chonta ». La décoction de racines atténue les accès fébriles de la malaria (Schultes et Raffauf, 1990).

• Potentiel économique : la forte consommation du palmito au Pérou favorise un extractivisme intensif. Ce palmier monocaule est peu indiqué pour l'industrie de conserve ; une usine s'est néanmoins installée à Iquitos. Les peuplements naturels de l'espèce tendent à se raréfier dans les secteurs exploités. Le stipe est utilisé comme matériau de construction des maisons rurales (López Parodi, 1988).

• Système d'exploitation préconisé : exploitation contrôlée des palmeraies naturelles ; des plantations monospécifiques sur sol marécageux sont envisageables.

Jessenia bataua

Ce palmier arborescent, monocaule est fréquent à l'ouest, au nord et à l'est du bassin amazonien ; il se raréfie dans le sud-est.

• Écologie : forêts marécageuses de bas-fonds et sur des podzols hydromorphes dans la plaine amazonienne (Kahn, 1988 ; Kahn et Mejia, 1990) ; sur des sols bien drainés dans les Guyanes et sur les pentes du piémont oriental des Andes.

• Noms vernaculaires : margarita, majo (Bolivie) ; bataua, pataua (Brésil) ; bataua, come, milpesos (Colombie) ; chapil, ungurahua (Equateur) ; turu palm (Guyana) ; patawa (Guyane française) ; ungurahui (Pérou) ; patawa-koemboe (Surinam) ; seje (Vénézuéla).

• Potentiel alimentaire : un breuvage au goût chocolaté et une huile insaturée d'excellente qualité, comparable à l'huile d'olive (Balick, 1986), sont produits à partir du mésocarpe qui contient également des protéines à haute valeur nutritive (Balick et Gershoff, 1981).
• Potentiel économique : un palmier peut produire jusqu'à 4 inflorescences par an et un racème peut porter jusqu'à 2200 fruits. Malgré une croissance peu rapide (Kahn et Granville, 1992), cette espèce est considérée comme l'une des plus importantes en termes de potentiel économique. Plusieurs ethnies du nord-ouest de l'Amazonie utilisent l'huile dans le traitement de la tuberculose ; les indiens Waraonis de la région équatorienne préparent, à partir des racines, un médicament contre les vers, les diarrhées, les maux de tête et les douleurs d'estomac (Schultes et Rauffauf, 1990).
• Système d'exploitation préconisé : exploitation contrôlée des palmeraies naturelles.

Mauritia flexuosa

Ce grand palmier monocaule est abondant sur tout le bassin amazonien et le plateau des Guyanes.
• Écologie : les formations marécageuses dominées par le *Mauritia flexuosa* prennent le nom vernaculaire du palmier, «buritizal ou miritizal, cananguchal, achual, aguajal, morichal». Dès 1871, Spruce souligne l'importance des formations à *Mauritia* en Amazonie. Une abondante bibliographie sur cette espèce a été réunie par Kahn *et al.* (1993a). Les densités mesurées par divers auteurs (González Rivadeneyra, 1971 ; Salazar et Roessl, 1977 ; Kahn, 1988) varient de 230 à 350 palmiers avec stipe par hectare. De plus, la régénération naturelle y est importante : les densités de plantes juvéniles qui n'ont pas encore élaboré un stipe dépassent 400 individus par hectare (et il faut ajouter les milliers de plantules de hauteur inférieure au mètre).
• Noms vernaculaires : palma real (Bolivie) ; buritî (Brésil) ; canangucha (Colombie) ; acho, aguaschi, morite (Equateur) ; aete (Guyana) ; palmier bâche (Guyane française) ; aguaje (Pérou) ; maurisie (Suriname) ; moriche (Vénézuéla).
• Potentiel alimentaire : sa pulpe est consommée et sert à préparer boissons, glaces et gâteaux. La production de fruits a été estimée à 6,5 t/ha au Pérou (Peters *et al.*, 1989) et 9,07 t/ha en Colombie (Urrego Giraldo, 1987). Son stipe contient jusqu'à 60 % en poids sec d'amidon. Cette espèce est dioïque. Les pieds mâles pourraient être utilisés pour l'extraction d'amidon.
• Potentiel économique : le commerce des fruits et de la pulpe du *Mauritia flexuosa* est actif et lucratif dans la région d'Iquitos (Padoch, 1988). Des fibres sont extraites des folioles ; le pétiole sert à la décoration des murs et plafonds, à la fabrication de petits objets dont des bouchons pour les bombonnes d'eau de vie, de jouets (Ruiz Murrieta et Levistre, 1996 ; Hiraoka, 1994) ; il peut être utilisé pour la production de pâte à papier (Bresani, 1924 ; De los Heros et Zárate, 1980/1981 ; Araujo Abanto, 1982). Une fois le palmier abattu, des larves de coléoptères (*Rhynchophorus palmarum*) se développent dans le stipe ; ces vers blancs sont vendus sur les marchés d'Iquitos. Un stipe peut contenir jusqu'à 500 de ces larves (Borgtoft Pedersen et Balslev, 1990). La haute densité des peuplements et leur vaste étendue en Amazonie péruvienne confèrent à cette espèce la première place parmi les palmiers indigènes d'importance économique.
• Système d'exploitation préconisé : exploitation contrôlée des populations naturelles.

Mauritiella aculeata

Ce palmier multicaule, de taille moyenne, est distribué sur l'ensemble du bassin amazonien.
• Écologie : forêts de bas-fonds marécageux et sableux ; forêts basses (« campinas » - Brésil ; « chamizal » - Pérou) et savanes sur sables blancs hydromorphes.
• Noms vernaculaires : buritizinho, carana-í (Brésil) ; aguajillo (Pérou).
• Potentiel alimentaire : la consommation des fruits est occasionnelle.
• Potentiel économique : limité, car les peuplements denses de ce palmier sont très localisés. Ses fruits sont petits et leur production reste nettement inférieure à celle du *Mauritia flexuosa*. Ils sont parfois vendus sur les marchés d'Iquitos, de septembre à novembre.
• Système d'exploitation préconisé : exploitation contrôlée des populations naturelles.

Maximiliana maripa

Ce grand palmier monocaule est fréquent sur tout le bassin amazonien et les Guyanes.
• Écologie : forêts de terre ferme sur sol bien drainé ; endroits anthropisés ; forêts basses et savanes sur sols sableux.

(suite de l'annexe 13.1)

• Noms vernaculaires : motacusillo (Bolivie) ; inajá (Brésil) ; cucurita, guichire (Colombie) ; kokerite palm (Guyana) ; maripa (Guyane française) ; inayuca (Pérou) ; yagua (Vénézuéla).
• Potentiel alimentaire : son fruit est occasionnellement consommé et peut être rencontré sur les étalages du marché de Cayenne. On en extrait de l'huile dans les llanos colombiens.
• Potentiel économique : limité. Blaak (1983) souligne le potentiel de cette espèce pour la production d'huile ; des recherches en ce sens ne semblent cependant pas avoir été poursuivies. Ce palmier est également utilisé comme matériau de construction.
• Système d'exploitation préconisé : agroforesterie.

Oenocarpus spp.
Ce sont des palmiers moyens ou grands, mono ou multicaules. Le genre est composé de 11 espèces. *O. bacaba* couvre l'est et le centre du bassin, *O. distichus* est fréquent dans l'est ; *O. balickii* et *O. mapora* se rencontrent dans l'ouest ; *O. minor* occupe la région centrale ; les autres espèces ne sont connues que dans la localité du type, ou n'ont fait l'objet que de quelques collectes.
• Écologie : forêts de terre ferme (*O. bacaba*, *O. distichus*, *O. minor*, *O. balickii*) ; forêts marécageuses et dépôts alluviaux récents (*O. mapora*).
• Noms vernaculaires : tarampabo (Bolivie) ; bacaba, bacabinha, bacaba de leque (Brésil) ; manoco, milpesillo, posuy (Colombie) ; turu palm (Guyana) ; comou (Guyane française) ; sinami, sinamillo (Pérou) ; koemboe (Suriname) ; mapora, sejito (Vénézuéla).
• Potentiels alimentaire et économique : le jus préparé à partir des fruits, quoique fort apprécié, reste de consommation occasionnelle. Les *Oenocarpus* représentent une source de gènes pour l'amélioration du *Jessenia bataua* (Balick, 1986). Les deux genres sont si proches que *Jessenia* est actuellement mis sous le genre *Oenocarpus*.
• Système d'exploitation préconisé : agroforesterie pour les espèces de terre ferme ; exploitation contrôlée des palmeraies naturelles pour l'espèce des marécages.

Orbignya phalerata
Ce grand palmier monocaule est présent au sud du bassin amazonien et particulièrement abondant au-delà, au sud-est, dans l'état du Maranhão.
• Écologie : forêts de terre ferme sur sol bien drainé ; forêts marécageuses ; endroits déforestés.
• Noms vernaculaires : babaçu (Brésil).
• Potentiel alimentaire : l'amande est source d'huile.
• Potentiel économique : vu l'étendue et la densité des peuplements naturels, la production potentielle d'huile est considérable. Ce palmier a, par ailleurs, de nombreux usages. Le fruit est utilisé par les «seringueiros» comme combustible pour fumer les balles de caoutchouc, il complète aussi la ration alimentaire des animaux domestiques (Anderson, 1983 ;Anderson *et al.*, 1991) ; feuilles et stipe constituent des matériaux pour la construction des maisons rurales, le pétiole pourrait servir pour la production de pâte à papier. L'importance de cette espèce pour les Amérindiens de ces régions péri-amazoniennes a été considérable et les vastes peuplements très denses qu'elle constitue sont interprétés comme la marque d'une utilisation intense par le passé (Balée, 1988).

Phytelephas macrocarpa
Ce palmier multicaule de taille moyenne se rencontre dans la région occidentale du bassin amazonien.
• Écologie : forêts sur dépôts alluvionnaires récents ; bas-fonds marécageux.
• Noms vernaculaires : palma marfil (Bolivie, Equateur) ; jariná (Brésil) ; tagua (Equateur) ; llarina, piasaba, yarina (Pérou).
• Potentiel alimentaire : l'albumen gélatineux du fruit immature et la pulpe du fruit mûr sont consommés.
• Potentiel économique : les fruits sont occasionnellement vendus sur les marchés d'Iquitos. L'albumen de la graine devient très dur, c'est l'ivoire végétal utilisé pour la confection de boutons et petits objets (Barfod *et al.*, 1990).
• Système d'exploitation préconisé : agroforesterie ; exploitation contrôlée des populations naturelles.

LES IGNAMES SPONTANÉES DES FORÊTS DENSES AFRICAINES, plantes à tubercules comestibles

Annette HLADIK et Edmond DOUNIAS

Introduction

Les plantes à tubercules des forêts tropicales méritent un regain d'attention dans la mesure où leurs organes de réserve, cachés dans le sol, représentent – et ont pu représenter dans le passé – une nourriture potentielle pour les peuples forestiers. Les seuls produits amylacés bien visibles dans les forêts tropicales sont les troncs des palmiers sagoutiers ; mais ils sont utilisés essentiellement en Asie (Kahn, 1996 ; Ulijaszek et Poraituk, 1996, chapitres 13 et 26 du présent ouvrage) tandis qu'en Afrique, les graines de certains arbres, notamment celles des légumineuses comme *Gilbertiodendron dewevrei* (Ichikawa, 1996, chapitre 47 du présent ouvrage), ne sont disponibles que pendant quelques mois.

La plupart des chasseurs-collecteurs vivant actuellement dans les forêts tropicales obtiennent leur nourriture amylacée de base par échanges avec les populations qui cultivent divers tubercules (ou la banane plantain, ou le riz). Cependant, le rôle joué dans le passé par les tubercules de plantes forestières spontanées reste à préciser.

D'une manière générale, il faut reconnaître qu'il est difficile d'estimer la production des plantes spontanées des forêts tropicales, parce que les individus producteurs sont irrégulièrement dispersés dans l'espace et que les saisons de production sont souvent irrégulières dans le temps. Il semble encore plus difficile d'obtenir une estimation du poids des tubercules produits parce que ces réserves végétales amylacées, souvent enfouies profondément dans le sol ne sont pas faciles à repérer. La première étude incluant des estimations de densité et de production des ignames en forêt tropicale humide (Hladik *et al.*, 1984) a été réalisée au Gabon et en République Centrafricaine, grâce

à l'expertise en la matière des Pygmées Aka qui ont guidé notre équipe de recherche dans le repérage et l'identification de ces ignames. Une étude complémentaire a été effectuée au Sud Cameroun par l'un d'entre nous (E. D., avec l'aide des Pygmées Baka et Kola).

Les résultats obtenus à partir de ces deux séries d'études quantitatives, regroupés dans ce chapitre, vont nous permettre de répondre à la question suivante : les ignames des forêts tropicales sont-elles suffisamment abondantes – en variété et en quantité – et ont-elles une valeur nutritionnelle suffisante pour avoir pu être une source potentielle d'aliment de base autorisant les populations forestières à vivre indépendamment de l'agriculture ? Nous discuterons ensuite des modes de répartition spatiale des ignames en fonction de la dynamique forestière interne et des types de forêt dans diverses zones géographiques. Car la densité des ignames pourrait conditionner la présence ou l'absence des populations de chasseurs-collecteurs selon les contraintes historiques locales.

En fait, les ignames sauvages ont été domestiquées il y a plus de 5 000 ans (Coursey, 1976) et il existe actuellement de nombreuses variétés cultivées. Les diverses espèces spontanées présentées dans ce chapitre constituent un réservoir génique de grande valeur si l'on veut créer de nouvelles variétés nécessaires à la réalisation de systèmes agroforestiers futurs, afin de satisfaire les besoins du développement à long terme des zones tropicales humides.

Diversité des espèces spontanées à tubercules

En Afrique centrale, parmi la grande diversité des plantes spontanées à tubercules appartenant à 13 familles (Hladik *et al.* 1984), les ignames – un large ensemble d'espèces du genre *Dioscorea* (Dioscoreaceae) – représentent la majeure partie des formes comestibles. Certaines autres plantes à tubercules sont d'un moindre intérêt comme, par exemple, plusieurs espèces du genre *Dioscoreophyllum* (Menispermaceae), dont les tubercules, ramassés essentiellement par les enfants, renferment un fort pourcentage d'eau, tandis que les tubercules des Icacinaceae de zones humides, très fibreux, ne sont jamais consommés par les populations humaines. Quelques autres plantes (*Gloriosa superba* et *Asparagus* spp. – Liliaceae) dont les tubercules nécessitent une détoxification ne sont utilisées qu'en période de disette.

Le genre *Dioscorea* comprend un grand nombre d'espèces réparties sur les différents continents, avec une forte concentration sous les tropiques ; toutefois, le chiffre d'environ 600 espèces avancé par Knuth (1924) est trop élevé. Après la révision des ignames du Congo (Zaïre) par Burkill (1939) qui a réduit le nombre d'espèces de 40 à 20, et à la suite des études de Miège (1952 ; 1958) sur les ignames de Côte d'Ivoire, il reste encore un grand travail à faire sur la systématique du genre. Pour les forêts d'Afrique centrale, nous retenons actuellement 15 à 17 espèces identifiables. Certaines de ces

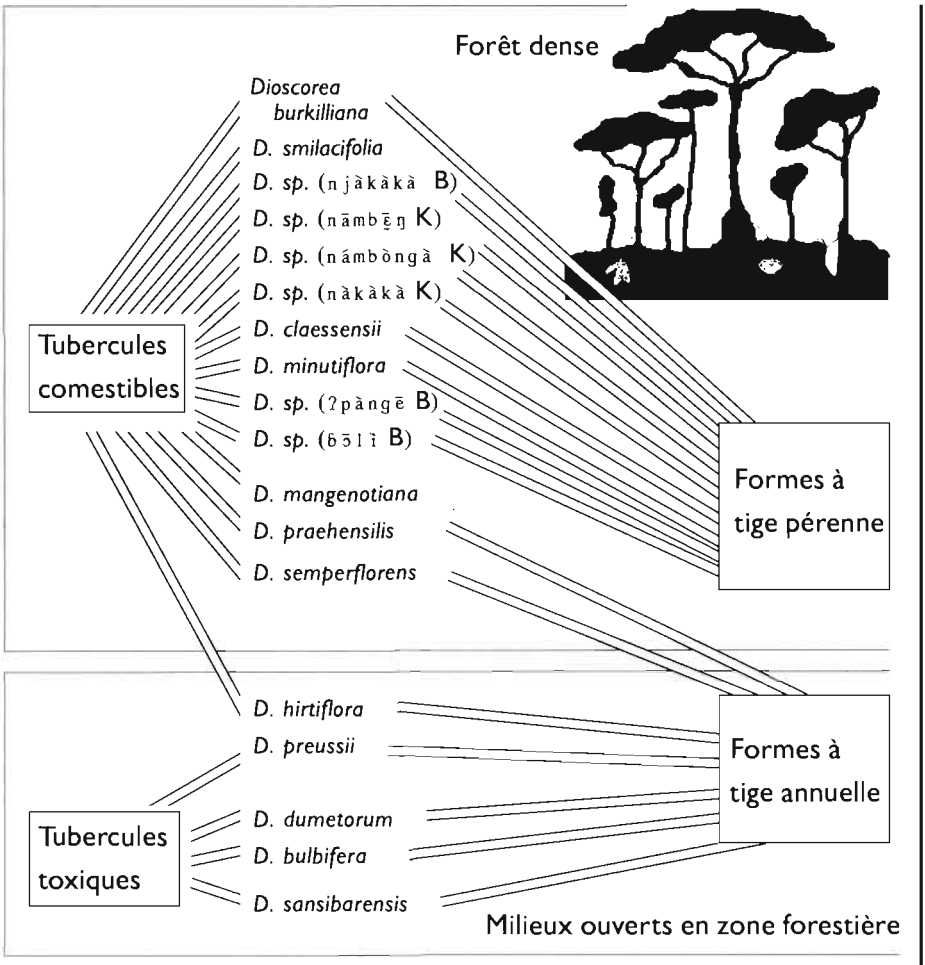


Figure 14.1
Les ignames des régions forestières d'Afrique centrale, classées en fonction de la toxicité du tubercule, du cycle de développement et du milieu (forêt dense ou milieux ouverts).
Les espèces pour lesquelles une révision systématique est encore nécessaire sont nommées (entre parenthèses) par leur nom vernaculaire (B : nom Baka ; K : nom Kola ; voir annexe 14.1).

plantes, qui ne correspondent pas à des espèces décrites, nécessiteront la création de nouvelles espèces : elles seront présentées ici sous leurs noms vernaculaires et les numéros d'herbier de références (voir annexe). Sur la figure 14.1, les espèces d'ignames forestières africaines sont classées en fonction de leur milieu (le milieu forestier fermé ou les milieux ouverts de la zone forestière), selon que leurs tiges sont annuelles ou pérennes, et également selon leur toxicité, les espèces typiques de la forêt dense étant *toutes comestibles.*

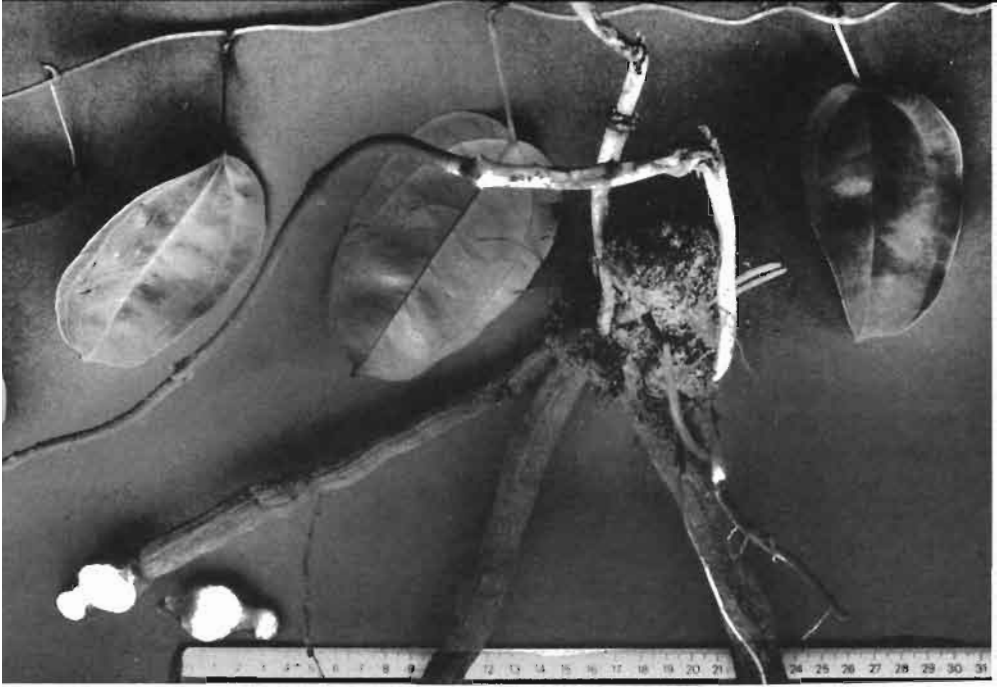


Figure 14.2
Morphologie d'une igname forestière à tige et tubercule pérennes, *D. smilacifolia* (éch. A.H. 4475). Seule la partie distale (coupée longitudinalement), à l'extrémité d'une digitation fibreuse de la base ligneuse de l'igname, est comestible ; photo A. et C.M. Hladik.

Morphologie et développement des ignames de forêt

Les plantes à tubercules étaient considérées comme confinées aux régions à environnement saisonnier fortement marqué, les tubercules se comportant comme des organes de réserves susceptibles d'aider la plante à survivre après une sévère sécheresse – ou d'autres contraintes, comme le froid de l'hiver (dans le cas de la pomme de terre). En fait, pour les plantes à tubercules des forêts denses, qui dans leur majorité sont des lianes, la phase d'attente sous forme de tubercule est essentiellement une adaptation à la possibilité de croissance rapide, suivie de la floraison et de la fructification, dès que survient la formation d'un chablis permettant la pénétration de la lumière dans le sous-bois (Hladik *et al.* 1984).

Les modes de croissance du tubercule et de la tige des ignames sauvages ayant été rarement décrits, on supposait que la plupart des espèces spontanées se comportaient comme les formes cultivées – c'est à dire possédant des tiges à développement annuel et des tubercules renouvelés tous les ans. Burkill (1960), qui demeure l'autorité en matière de biologie des ignames, a été le premier à considérer comme critère de classification, le caractère annuel ou pérenne des tubercules, bien qu'il n'ait pas reconnu l'existence du caractère pérenne des tiges chez certaines espèces forestières. Ironie du sort, l'espèce *Dioscorea burkilliana* – nommée par Miège et dédiée à Burkill – appartient au groupe des formes à tige pérenne. Cette espèce et toutes celles de la même section (Sec-

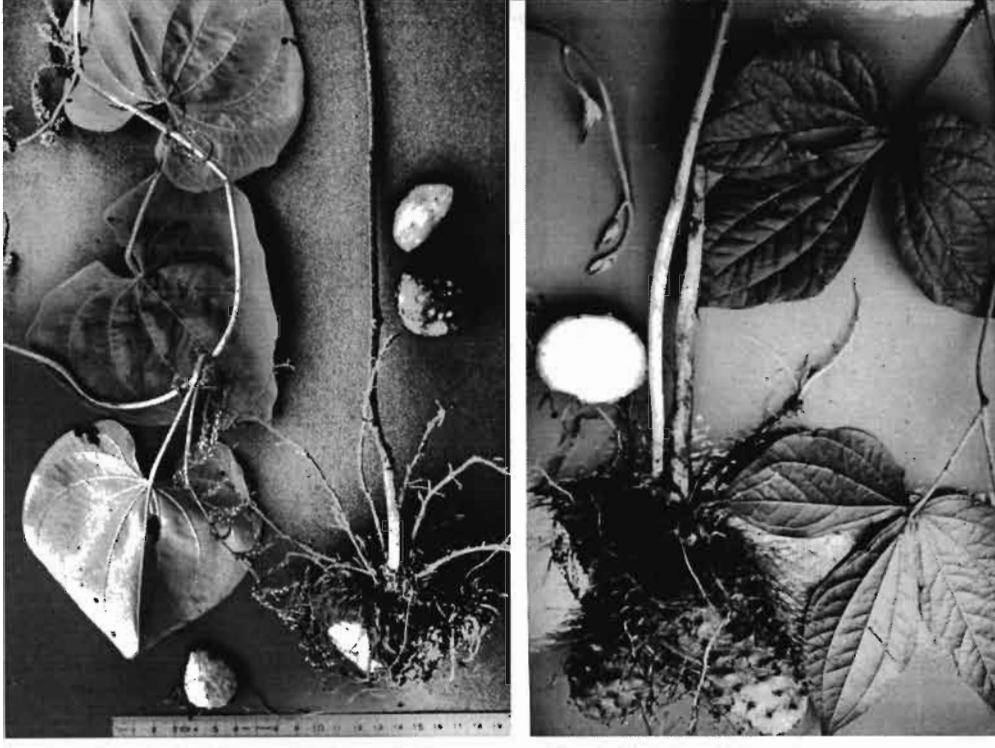


Figure 14.3
Ignames à tubercules toxiques des milieux ouverts de zone forestière : *Dioscorea bulbifera* (à gauche, éch. AH 4438) et *D. dumetorum* (à droite, éch. A.H. 4152) ; photos A. et C.M. Hladik.

tion Enantiophyllum), *D. smilacifolia*, *D. claessensii*, *D. minutiflora*, ainsi que trois à cinq espèces non identifiées (éventuellement des espèces nouvelles ; voir ci-dessus) sont endémiques des forêts d'Afrique centrale. La périodicité des cycles de formation de nouveaux tubercules et de nouvelles tiges de ces espèces est vraisemblablement supérieure à un an, mais n'est pas connue avec précision. Les individus, cultivés en serre – donc dans des conditions qui diffèrent de leur environnement d'origine, particulièrement en ce qui concerne la photopériode – montrent des périodes irrégulières de repos précédant le démarrage de rameaux axillaires. Dans la forêt, les tiges pérennes de ces espèces peuvent atteindre la voûte à 30-40 m, là où se développent fleurs et fruits.

Les tubercules de ces espèces à tiges pérennes présentent une morphologie particulière (figure 14.2). Comme nous manquions de termes scientifiques pour désigner les trois parties différentes des tubercules, nous avons adopté (Hladik *et al.*, 1984) la terminologie Aka :

- mbɔ́lɔ̀, le plateau ligneux pérenne situé près de la surface du sol ;
- mɔ̀.sɩ́ɛ, les extensions fibreuses partant de ce plateau et présentant éventuellement des renflements terminaux ;
- yɔ́kɔ́, désigne ces renflements terminaux, parties comestibles riches en amidon, dont la périodicité de croissance est peu connue.

À l'opposé des espèces de forêt dense, les ignames généralement toxiques que l'on rencontre dans les espaces ouverts des zones forestières (figure 14.3),

fleurissent et fructifient chaque année. Il s'agit des espèces *Dioscorea preussii, D. dumetorum, D. bulbifera, D. sansibarensis* dont les tiges meurent durant la saison sèche et se renouvellent aussitôt que les pluies reviennent, et dont les tubercules présentent deux modes de croissance différents :

- Chez *D. bulbifera*, lorsque la tige est morte, le petit tubercule reste en phase de repos jusqu'à ce que la nouvelle tige repousse en début de saison des pluies, à partir d'une zone dédifférenciée sur ce tubercule. Dès que cette nouvelle tige se développe, le tubercule meurt à son tour et il s'en forme un nouveau. Chez *D. dumetorum* et *D. preussii*, le tubercule apparaît aussi comme étant annuel.
- Le tubercule de *D. sansibarensis*, subit des périodes alternatives de croissance et de repos. Après plusieurs années, il peut atteindre une grande taille.

Ces quatre dernières espèces sont des plantes herbacées lianescentes de faibles dimensions, atteignant seulement 5 à 10 mètres de hauteur, supportées par la végétation environnante. Elles appartiennent au sous-genre *Helmia*, qui se différencie du sous-genre *Eudioscorea* par le sens contraire d'enroulement de la tige et par un fruit plus long que large. Les jeunes plantes issues de graines peuvent fleurir et fructifier dès la première année ; cependant, ces ignames se reproduisent beaucoup par multiplication végétative, grâce aux bulbilles (tubercules aériens) très nombreuses qui tombent lorsque les tiges meurent et qui donnent rapidement naissance à de nouveaux individus sur le lieu de leur chute.

Entre ces deux catégories bien tranchées de plantes de forêt à tige pérenne et de plantes de milieu ouvert à tige annuelle présentées sur la figure 14.1, il existe un ensemble intermédiaire de quatre espèces. La première, *Dioscorea mangenotiana*, est forestière ; la durée de vie de sa tige s'étale sur deux ans et son tubercule est pérenne. Les transformations morphologiques au cours de la vie de cette plante sont connues des Pygmées Aka et Baka qui utilisent des termes différents pour désigner ces divers stades (Dounias, 1996, chapitre 59 du présent ouvrage). La deuxième espèce, *D. praehensilis*, chez laquelle tige et tubercule sont renouvelés tous les ans, est typique des lisières forestières, notamment dans la forêt de La Lobaye, en Centrafrique (Hladik *et al.*, 1984 ; Hladik, 1995) ; mais on peut également la trouver en forêt dense, notamment au sud-est Cameroun où elle fait l'objet de ramassage et d'un commerce local. La troisième espèce forestière de cet ensemble, *D. semperflorens*, possède également une tige et un tubercule annuels. Enfin, *D. hirtiflora* qui est une espèce de milieux ouverts, tout particulièrement de lisières, possède une tige annuelle et plusieurs tubercules fasciculés, également annuels ; mais, contrairement à toutes les autres espèces des milieux ouverts de zone forestière qui sont toxiques, *D. hirtiflora* est comestible. Les deux dernières espèces appartiennent à un groupe endémique d'Afrique (plantes dépourvues d'épines, couvertes de poils étoilés : Section Asterotricha).

Tableau 14.1 Composition biochimique des tubercules des ignames spontanées africaines. Pour certaines espèces nous avons comparé les tubercules de plantes à différents stades de développement (fl : période de floraison ; fr : période de fructification ; st : plante stérile). Source : Hladik *et al.*, 1984.

Espèce	Pourcentage d'eau	Pourcentage du poids sec							
		Protéines	Lipides	Glucides solubles	Hémicelluloses	Cellulose vraie	Lignine	Amidon	Minéraux
Ignames forestières									
D. semperflorens[fr]	75	5,5	–	3,3	4,7	2,6	0,4	78,8	2,1
D. semperflorens[st]	65	5,3	0,1	1,2	5,0	1,6	0,3	81,3	1,7
D. mangenotiana	68	9,0	–	1,0	6,2	2,0	0,3	75,9	3,5
D. praehensilis	–	7,1	0,6	5,8	11,9	7,6	2,7	58,3	3,1
D. burkilliana[st]	67	6,8	0,2	1,7	12,8	1,8	0,5	69,9	2,5
D. burkilliana[fl]	55	5,6	0,2	0,7	7,0	1,6	0,2	78,2	2,5
D. minutiflora	69	4,6	–	3,4	11,4	4,6	0,3	73,4	2,3
Ignames de zone ouverte									
D. dumetorum	–	9,1	1,0	2,9	5,9	6,6	1,5	68,2	2,3
D. preussii	82	9,4	0,2	4,6	21,6	5,5	2,2	48,4	6,1
D. bulbifera	68	5,8	0,5	3,1	7,7	6,7	2,7	57,6	2,9

Valeur nutritionnelle et toxicité des ignames spontanées

Les ignames cultivées sont bien connues pour leur excellente qualité nutritionnelle (Busson, 1965, FAO, 1968) comparativement à celle du manioc, notamment au niveau de la teneur en protéines. Les premières analyses effectuées sur les espèces spontanées africaines (Hladik *et al.* 1984), ont permis de préciser les variations de cette valeur nutritionnelle au sein du groupe. Les teneurs en eau, en protéines et en amidon, présentées dans le tableau 14.1 sont très variables d'une espèce à l'autre. Parmi les espèces forestières comestibles, *Dioscorea semperflorens* est la plus riche en amidon – que la plante soit dans sa phase fertile ou stérile – et c'est l'igname la plus appréciée par les Pygmées Aka qui peuvent la consommer crue. *D. mangenotiana*, également riche en amidon, est la plus riche en protéines. Bien que sa teneur en amidon ne soit pas spécialement élevée, *D. praehensilis* est pourtant, chez les Baka, une espèce très recherchée. Quant aux deux ignames à tiges pérennes *D. burkilliana* et *D. minutiflora*, leurs valeurs nutritionnelles sont également satisfaisantes.

Parmi les ignames des milieux ouverts, l'espèce *Dioscorea dumetorum*, très toxique (Bevan *et al.*, 1956), est aussi la plus riche en protéines. Elle peut être consommée après détoxification par une première cuisson, puis un trem-

page dans l'eau suivi d'une seconde cuisson. En raison de sa forte teneur en protéines, cette espèce est de fait un aliment potentiel intéressant, en dépit des difficultés inhérentes aux processus de détoxification, difficultés qui ont été contournées par la sélection de variétés cultivées non toxiques.

Le tubercule de *D. preussii* ne semble pas être consommé, sans doute plus en raison de sa forme en diverticules dichotomiques qui s'enfoncent profondément dans le sol et qui, de ce fait, sont difficiles à extraire, plutôt que de sa teneur en produits toxiques (le tubercule – de teinte bleutée – réagit négativement au test de détection HCN). Par contre, les nouvelles pousses de cette igname sont, au Gabon, consommées comme des « asperges ».

Le petit tubercule de *D. bulbifera* est toxique et, à notre connaissance, il n'est jamais consommé. De très nombreuses variétés non toxiques de cette espèce sont, en revanche, cultivées pour leur bulbilles qui parfois atteignent une taille surprenante. Sont également cultivées, de nombreuses variétés à petites bulbilles toxiques, réservées à des usages magiques ou médicinaux. Le tubercule toxique d'une autre espèce, *D. sansibarensis*, n'est jamais consommé, mais ses bulbilles sont utilisées comme poison de pêche ou de chasse à l'arc.

Nous pensons que ces espèces toxiques pourraient ne pas être originaires des forêts d'Afrique centrale. On remarque, en effet, chez l'espèce *Dioscorea sansibarensis,* que les individus fertiles sont très rares (en Afrique centrale comme en Afrique de l'Ouest) ; cette espèce, qui est également présente à Madagascar, aurait pu être introduite facilement sous forme de bulbilles, à partir d'Afrique de l'Est. Les deux autres espèces, *D. bulbifera* et *D. dumetorum,* ont pu être introduites en Afrique sous forme de variétés cultivées comestibles et se naturaliser par la suite en revenant à des formes toxiques. En effet, *D. dumetorum* (forme africaine) et *D. hispida* (forme asiatique) seraient une seule et même espèce, de la même façon que l'on reconnaît actuellement une seule espèce très polymorphe dans les formes africaines et asiatiques de *D. bulbifera.*

Densité et production des ignames spontanées comestibles

Dans le débat sur la capacité de subsistance des populations forestières sans utilisation de produits cultivés, les données quantitatives sur les ressources végétales en tubercules sont cruciales, mais difficiles à obtenir comme nous l'avons signalé plus haut.

La densité des ignames a été calculée en comptant le nombre de tiges de chaque espèce sur des transects de 4 mètres de largeur et mesurant jusqu'à 2 500 mètres de longueur. Nous avons choisi des transects aussi étroits (deux mètres de chaque côté d'une ligne d'observation) pour bien repérer les tiges d'ignames difficiles à localiser, et aussi longs pour que la surface englobée rende compte de l'hétérogénéité de la structure floristique de la forêt, mieux

Tableau 14.2 Densité des ignames spontanées en forêt Africaine et estimation de leur biomasse (sources 1 : Hladik *et al.*, 1984 ; 2 : présente étude).

Types de forêt	Surface inventoriée (nombre de transects)	Nombre total de tiges	Nb de tiges par hectare (min.-max.)	Biomasse disponible par hectare
Forêt semi-décidue[1] (Republique Centrafricaine)	20 200 m² (7)	91	45 (16-100)	1,0 kg
Forêt sempervirente continentale[1] (Gabon)	13 400 m² (4)	29	22 (17-50)	–
Forêt sempervirente côtière[2] (Cameroun)	28 000 m² (9)	113	40 (10-100)	–
Forêt semi-décidue[2] (Cameroun)	20 000 m² (5)	106	53 (25-75)	3,0 kg

que ne le ferait un carré de surface équivalente. Les premiers relevés ont été effectués avec l'aide d'une famille de Pygmées qui nous ont appris à repérer et à reconnaitre, dans l'enchevêtrement du sous-bois, les petites tiges lianescentes des ignames, dépourvues de feuilles.

Ces mesures quantitatives de la densité des tiges d'ignames ont été effectués dans quatre régions forestières d'Afrique centrale : (1) la forêt semi-caducifoliée de la Lobaye au Sud de Boukoko en République Centrafricaine ; (2) la forêt sempervirente continentale de la réserve de la Biosphère de M'passa près de Makokou au Gabon ; (3) la forêt sempervirente côtière de la Réserve de Campo au bord de l'Atlantique au Cameroun ; (4) la forêt semi-caducifoliée près de Moloundou dans le Sud-Est du Cameroun. Le long de quelques transects, particulièrement ceux des zones riches en tiges d'ignames, les tubercules ont été sortis de terre et les parties molles, comestibles, ont été pesées.

Les résultats de ces deux modes de mesures effectuées dans divers types de forêts, présentés dans le tableau 14.2, permettent de calculer le nombre moyen de tiges d'ignames à l'hectare et le poids moyen de tubercule comestible disponible, à l'instant t, par hectare.

La comparaison des densités d'ignames comestibles trouvées en République Centrafricaine et au Gabon (45 et 22 tiges par hectare, respectivement), permettait de dire que les forêts semi-caducifoliées étaient plus riches que les forêts sempervirentes. Les quatorze nouveaux transects effectués au Cameroun confirment ce premier résultat : la plus forte densité se rencontre en forêt semi-caducifoliée (53 tiges par hectare) ; quant à la forêt sempervirente côtière du Cameroun, elle est plus riche que la forêt continentale du Gabon.

Le poids moyen de tubercules comestibles dans la forêt de la Lobaye (République Centrafricaine) où vivent les Pygmées Aka, était de 1 kg par hectare tandis qu'il atteint 3 kg dans la forêt du Sud-Est Cameroun habitée par les Pygmées Baka.

Tableau 14.3 Densité des ignames comestibles et estimation de leur biomasse dans les lisières et les jachères en zone forestière.

Types de végétation	Surface inventoriée (nombre de transects)	Nombre total de tiges	Nb de tiges par hectare (min.-max.)	Biomasse disponible par hectare
Lisière forestière (Gabon)	400 m² (1)	7	175	–
Jachère en forêt (Cameroun)	800 m² (2)	13	160 (125-200)	12,5 kg

Des mesures comparatives (tableau 14.3) ont été effectuées dans des zones de lisières au Gabon et dans des jachères au Cameroun, où nous avons trouvé, respectivement, la plus forte densité en tiges d'ignames comestibles (175 tiges par hectare) et la plus grande biomasse disponible en tubercules (12,5 kg par hectare). Dans ce cas particulier, les agriculteurs, en abandonnant leurs champs à la jachère, laissent ces terrains à la disposition des Baka qui peuvent alors récolter les ignames comestibles spontanées envahissantes.

Dans les zones de végétation ouverte, autour des villages, il a été observé (Hladik *et al.* 1984) des densités impressionnantes d'ignames toxiques (jusqu'à 24 000 tiges par hectares) qui dépassent de beaucoup celles des ignames comestibles indiquées dans les tableaux 14.2 et 14.3. Les Pygmées Aka et Baka, qui n'utilisent aucune technique de détoxification, ne consomment pas les espèces toxiques.

Densité des ignames, types de forêts et dynamique forestière

Nos résultats montrent que les densités des ignames spontanées sont différentes dans les diverses forêts et que, à l'intérieur d'une même forêt, il existe une grande hétérogénéité de répartition de ces populations.

Sur la figure 14.4, nous présentons les diagrammes climatiques des différentes régions où la densité des ignames a été étudiée. Aux quatre régions dont les données quantitatives sont présentées ci-dessus (Cameroun, Réserve de Campo et près de Moloundou; République Centrafricaine, la forêt de la Lobaye près de Boukoko; Gabon, Réserve de la Biosphère de M'passa-Makokou), nous ajoutons trois autres zones où des données qualitatives sur les ignames spontanées ont été récoltées, soit par des collègues (H. Pagezy, H. Sato et K. Takeuchi, pers. com.), soit par nous-mêmes (Gabon, forêt de l'Estuaire, près de Libreville; Zaïre, forêt de Uele près de Wamba et forêt inondable près du Lac Tumba). Ces sept sites d'étude se situent à l'intérieur de la zone principale d'endémisme définie par White (1983), vaste région caractérisée (à l'exception du littoral) par une pluviosité annuelle souvent inférieure 2 000 mm, donc relativement faible, comparée à celle du bassin Amazonien.

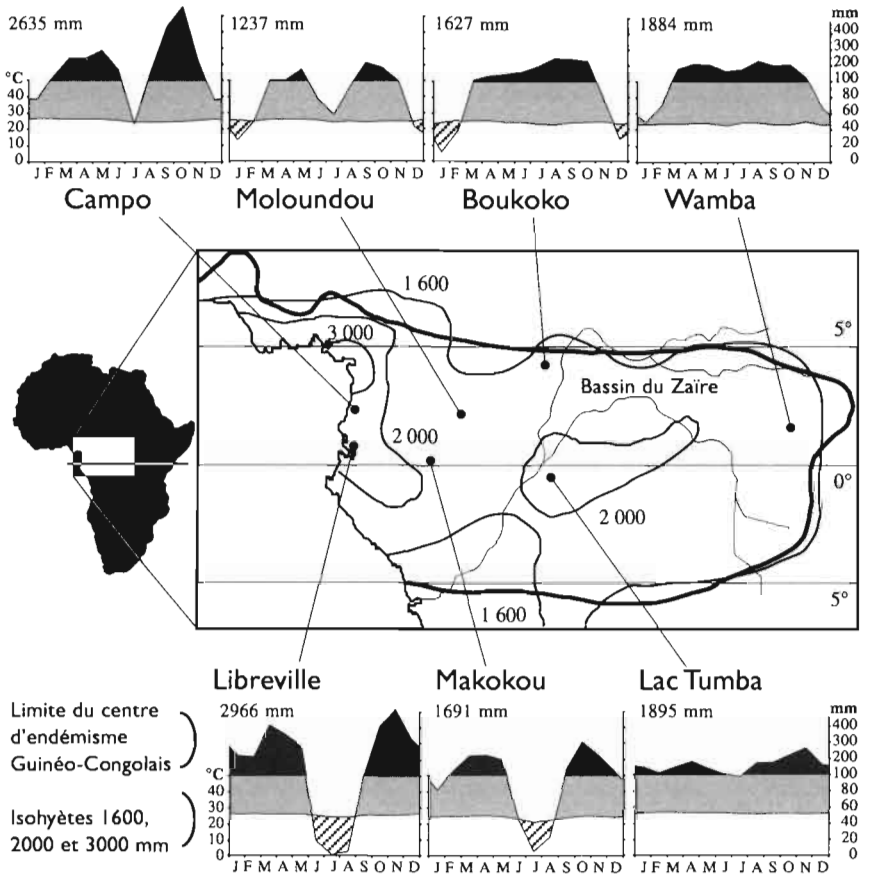


Figure 14.4
Données climatiques sur les différents sites d'étude des ignames spontanées des forêts denses. Les précipitations mensuelles et la température moyenne (sources : Anon., 1983 ; 1990 ; Bahuchet, 1985 ; Gérard, 1960 ; Pagezy, 1988) définissent les périodes de saison sèche (parties hachurées).

Les diagrammes climatiques sont utilisés pour définir la durée de la saison sèche (partie hachurée). Les seuls sites avec une « vraie » saison sèche d'une durée d'environ trois mois, sont ceux de Boukoko dans la forêt de la Lobaye et de Moloundou dans le Sud-Est du Cameroun. À Libreville et à Makokou, la « saison sèche » correspond à une période de couverture nuageuse permanente avec une forte humidité, des températures et des taux d'évapotranspiration les plus bas de l'année. Dans les deux sites au Zaïre, au Lac Tumba et à Wamba dans la forêt de Uele, ainsi qu'à Campo au Cameroun, il n'y a pas de saison sèche clairement définie.

Selon les études phytogéographiques de Letouzey (1968) au Cameroun et ses cartes de la végétation (1985), la composition floristique des deux sites

avec la « vraie » saison sèche est caractéristique des forêts semi-caducifoliées : présence de nombreux arbres à feuilles caduques (dans les familles Sterculiaceae et Ulmaceae).

Beaucoup de ces espèces à cycle de défoliation annuel sont des arbres-hôtes de chenilles comestibles qui se nourrissent de leur feuillage. Les chenilles sont très faciles à récolter à certaines périodes de l'année, lorsqu'elles descendent par milliers le long des troncs pour aller effectuer leur métamorphose au sol où elles se transforment en pupes. Elles constituent un concentré de graisses et de protéines animales (Ramos-Elorduy, 1996, chapitre 21 du présent ouvrage), et représentent donc un élément important du régime alimentaire des Pygmées Aka et Baka (Bahuchet, 1988). Ainsi, les forêts semi-caducifoliées qui renferment les densités d'ignames les plus élevées sont aussi les plus riches en chenilles comestibles, alors que dans les forêts sempervirentes, ces arbres-hôtes et leurs chenilles associées sont beaucoup plus rares ; par exemple dans la forêt de l'Ituri, au Zaïre, les études récentes ne mentionnent pas les chenilles comme source de nourriture (Hart et Hart, 1986 ; Bailey et Peacock, 1988). La forêt monospécifique à *Gilbertiodendron dewevrei* qui constitue une fraction importante de cette forêt de l'Ituri, appartient indiscutablement au type sempervirent.

Dans cette région de l'Ituri, Hart et Hart (1986) ont étudié les ignames spontanées en terme de présence / absence, sans dénombrer le nombre exact de tiges : seules les forêts secondaires renfermaient des ignames. La répartition des ignames dans différentes zones forestières est très irrégulière ; par exemple au Gabon, alors qu'à Makokou une densité de 22 tiges d'ignames par hectare a été relevée, aucune igname n'était présente dans le transect effectué en forêt de la Lopé ; toutefois, les ignames sont présentes dans l'interface forêt / savane de cette région de la Lopé (Hladik *et al.*, 1984).

De la même façon, Loung (1996a, b, chapitre 18 du présent ouvrage) a présenté la faible densité des ignames sauvages, observée dans la forêt littorale du sud-ouest du Cameroun, comme une explication de leur très faible utilisation dans l'alimentation des Pygmées Kola qui utilisent essentiellement des produits cultivés. Dans cette forêt sempervirente, où nous avons effectivement observé une moindre densité que dans les forêts semi-caducifoliées de l'est du Cameroun (tableau 14.2), la plus faible diversité des espèces du genre *Dioscorea* (en particulier l'absence de certaines espèces comestibles) peut également expliquer l'absence d'utilisation.

L'hétérogénéité de répartition des ignames spontanées est aussi fonction, localement, de leurs cycles de reproduction qui dépendent de la dynamique interne de la forêt, liée aux chablis dont l'apparition est aléatoire dans le temps et dans l'espace. La structure en mosaïque de la forêt, comprenant des zones

matures et d'autres en régénération, peut expliquer une telle répartition hétérogène des ignames spontanées. Parmi les cinq transects effectués dans les forêts semi-caducifoliées du Sud cameroun, l'un a été choisi délibérément dans une zone reconnue par les Pygmées comme étant une « ignameraie », où le poids moyen de tubercules comestibles disponibles était de 6 kg par hectare. Une étude en cours (Dounias, à paraître) montre que ce chiffre peut atteindre, dans une ignameraie de *Dioscorea praehensilis*, aux abords d'un village (Sud-Est Cameroun), 8 kg par hectare.

Relations entre la densité des ignames et la présence des chasseurs-collecteurs

Existe-t-il une relation entre la présence des Pygmées et les fortes densités d'ignames qu'on observe dans les forêts semi-caducifoliées et comment une telle association peut-elle être expliquée ? Les faibles populations actuelles de chasseurs-collecteurs des forêts tropicales ne pourraient pas, selon l'hypothèse avancée par Headland (1987), représenter des populations forestières relictuelles du paléolithique parce que les forêts denses ne seraient pas suffisamment riches en ignames spontanées pour permettre à ces populations de subsister sans avoir recours à l'agriculture. Ainsi, les populations de chasseurs-collecteurs n'auraient pu se déplacer vers la forêt qu'à partir du moment où elles avaient à leur disposition (par un système de troc) les plantes cultivées par d'autres ethnies déjà fixées dans la région. Cette hypothèse de Headland était basée sur l'observation des faibles quantités d'ignames sauvages actuellement incluses dans l'alimentation, non pas sur la mesure des disponibilités potentielles des ignames comestibles présentes en forêt.

La même hypothèse avait été avancée indépendamment à propos de la forêt de l'Ituri (Zaire) par Hart et Hart (1986) et reprise par Bailey et ses collègues sur la base d'une large analyse bibliographique (Bailey et Peacock, 1988 ; Bailey *et al.*, 1989). Le débat sur cette question s'est prolongé sans aboutir à un consensus (voir *Human Ecology*, numéro spécial 1991). Or nous sommes convaincus que certaines données publiées, concernant à la fois les consommations d'ignames spontanées et leurs densités en forêt, n'ont pas été prises en considération dans ce débat. Il s'agit notamment des observations réalisées en Malaisie par Endicott (1984 ; 1991), sur la consommation de *deux tonnes* d'ignames spontanées par un groupe Batek de 89 personnes, durant 93 jours (sur une période d'étude de neuf mois) soit 0,25 kg par personne et par jour. Cette étude quantitative de la consommation concernait au moins 14 espèces d'ignames. De la même façon, Eder (1978), avait observé, aux Philippines, que 12 personnes (Batak) consommaient 200 kg d'ignames spontanées au cours d'une période limitée à environ cinq semaines (ce qui corres-

pond à une consommation de 0,45 kg par personne et par jour). Dans ce cas, seules deux espèces étaient consommées dont l'une (*Dioscorea hispida*, probablement synonyme de l'espèce africaine *D. dumetorum*) nécessitait une détoxification avant consommation. Eder (1988) explique que cette apparente saisonnalité de la consommation d'ignames spontanées résulte d'un accroissement d'autres activités économiques, notamment l'agriculture, et non pas d'une saisonnalité dans les disponibilités du milieu.

Par ailleurs, en République centrafricaine, Bahuchet (1988) a montré que, dans le régime alimentaire de 7 familles de Pygmées Aka, il n'y avait pas de variations saisonnières dans les fréquences de consommation d'ignames spontanées (bien qu'elles n'apparaissent que dans 4 % seulement des repas). Dans les régions forestières de l'Ituri, les données obtenues par Hart et Hart (1986) montrent aussi que les ignames spontanées sont disponibles toute l'année. Il semble donc tout à fait surprenant que beaucoup d'auteurs ignorent encore l'importance des tubercules disponibles en forêt.

En fait, les mesures des disponibilités en biomasse de tubercules d'ignames spontanées de la forêt, n'ont pas été utilisées correctement, essentiellement à cause d'une erreur dans une publication en langue anglaise qui reprenait les résultats publiés en français par Hladik *et al.* (1984). Parmi ces résultats (présentés ici dans le tableau 14.2), la quantité mesurée dans la forêt semi-caducifoliée de Centrafrique (moyenne proche de 1 kg de tubercules d'igname par hectare), correspond à un minimum de 5 000 kg de tubercules dans le territoire d'un groupe de Pygmées Aka couvrant 50 km^2. Cette valeur a été traduite de manière erronée dans la publication de Vincent (1985) qui indique 500 kg (et non 5 000). Ce chiffre, dix fois inférieur à la réalité des mesures, a été repris par d'autres auteurs anglophones sans faire référence à la publication originale, et utilisé comme une « preuve » que l'on ne pouvait pas utiliser les ressources de la forêt comme alimentation de base. Nous devons retourner cet argument *en faveur* d'une possibilité d'autosuffisance alimentaire, d'autant plus que les nouveaux résultats obtenus au Cameroun correspondent à une moyenne de 3 kg par hectare de tubercules consommables. Il est important, toutefois, de ne pas oublier que les densités des populations de chasseurs collecteurs sont toujours très basses, ce qui permettrait l'autosuffisance alimentaire avec des ressources réparties sur de grandes surfaces.

De ce point de vue, le cas des forêts semi-caducifoliées d'Afrique où un groupe de Pygmées disposerait, en termes de biomasse présente dans le sol, d'au moins 5 tonnes d'ignames, semble assez comparable à celui des forêts de Malaisie où Endicott (1984 ; Endicott et Bellwood, 1991) a observé la consommation effective de 2 tonnes d'ignames sauvages par un groupe Batek.

Il serait encore nécessaire d'approfondir nos connaissances sur le développement des différentes formes d'ignames, notamment en ce qui concerne la possibilité de régénération des tubercules après prélèvement. C'est le « tempérament » différent des diverses espèces du genre *Dioscorea*, pouvant produire un tubercule comestible selon des cycles plus ou moins complémentaires, qui constitue vraisemblablement un facteur clé permettant l'utilisation des ignames de forêt tout au long de l'année, comme cela fut observé en Centrafrique dans un groupe de Pygmées Aka, par Bahuchet (1988).

L'hétérogénéité des forêts constitue un obstacle supplémentaire aux extrapolations trop hâtives des productions potentielles sur de vastes territoires ; mais les Pygmées Aka et Baka contournent cette difficulté par une bonne connaissance du terrain dont ils savent utiliser toutes les potentialités. S'ils choisissent de ramasser les ignames dans les zones les plus riches que nous avons inventoriées, ils pourront bénéficier des densités de 6 kg par hectare. En outre, les Baka gèrent, par un système de « paraculture » , les populations d'ignames spontanées (Dounias, 1996, chapitre 59 du présent volume). Une étude en cours (Dounias, à paraître) sur la démographie de ces populations d'ignames « spontanées », récoltées et gérées par les chasseurs-collecteurs, permettra d'obtenir une meilleure estimation des disponibilités en tubercules dans la mosaïque forestière. Une « ignameraie » pourrait être le résultat d'un aménagement de ressources entretenu par un groupe humain au cours d'une longue période. La pression des populations forestières en Amazonie (Balée, 1989) ou en Malaisie (Rambo, 1979) ont joué sur la composition floristique ainsi que sur celle de la faune. Dans les forêts africaines, les plus denses populations « spontanées » du palmier à huile *Elaeis guineensis* – dont l'origine exacte est incertaine – se trouvent dans les anciens campements abandonnés (Dijon, 1986). Les populations d'ignames peuvent avoir été favorisées de la même façon.

Conclusion : Ignames du passé et ignames du futur

L'existence d'une large gamme d'adaptations des ignames à des conditions d'environnements variées, dans divers types de forêts, représente une base importante pour l'amélioration de futures variétés d'ignames. L'origine et la domestication des ignames en Afrique a été envisagée par Coursey (1976) à partir de ses données sur les ignames cultivées dans des zones situées *en dehors* des forêts. Il a ainsi défini le concept de « région de l'igname », correspondant à la zone où Miège (1954) situait la « civilisation de l'igname ». Si nous remontons plus loin dans le passé, nous pouvons envisager, en reprenant l'hypothèse de C.M. Hladik (1985), que les ignames spontanées des régions forestières d'Afrique ont pu constituer l'aliment de base des premiers Hominidés.

Figure 14.5
Une igname de forêt, *Dioscorea burkilliana* (éch. AH 4287) dont l'ensemble du tubercule est formé essentiellement de parties ligneuses (32 kg), à comparer (page ci-contre) à une forme améliorée de la même espèce, cultivée dans la même région (Makokou, Gabon). Photo A. et C.M. Hladik.

En revanche, dans les régions forestières d'Afrique où les ignames sont peu diversifiées et en faible densité, le manque d'espèces comestibles spontanées aurait pu favoriser le passage des populations de chasseurs-collecteurs (comme les Pygmées Kola de la forêt littorale du sud-ouest Cameroun) vers l'agriculture sur brûlis.

Certaines ignames forestières sont vraisemblablement les ancêtres des variétés cultivées, telle la forme spontanée de *Dioscorea burkilliana*[1], dont les

(1) De nombreux auteurs qui ignorent l'espèce *Dioscorea burkilliana* créée par Miège (1958) parlent de « formes sauvages de *Dioscorea cayenensis* ». En fait, *D. cayenensis* est un cultigène, décrit en 1789 à partir des formes cultivées en Guyane, venues d'Afrique avec la traite des esclaves. Un autre cultigène originaire d'Afrique, *D. rotundata,* a été décrit en 1813 à partir de plantes cultivées à Porto-Rico. On considère actuellement que les ignames cultivées d'origine africaine appartiennent au complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata.*

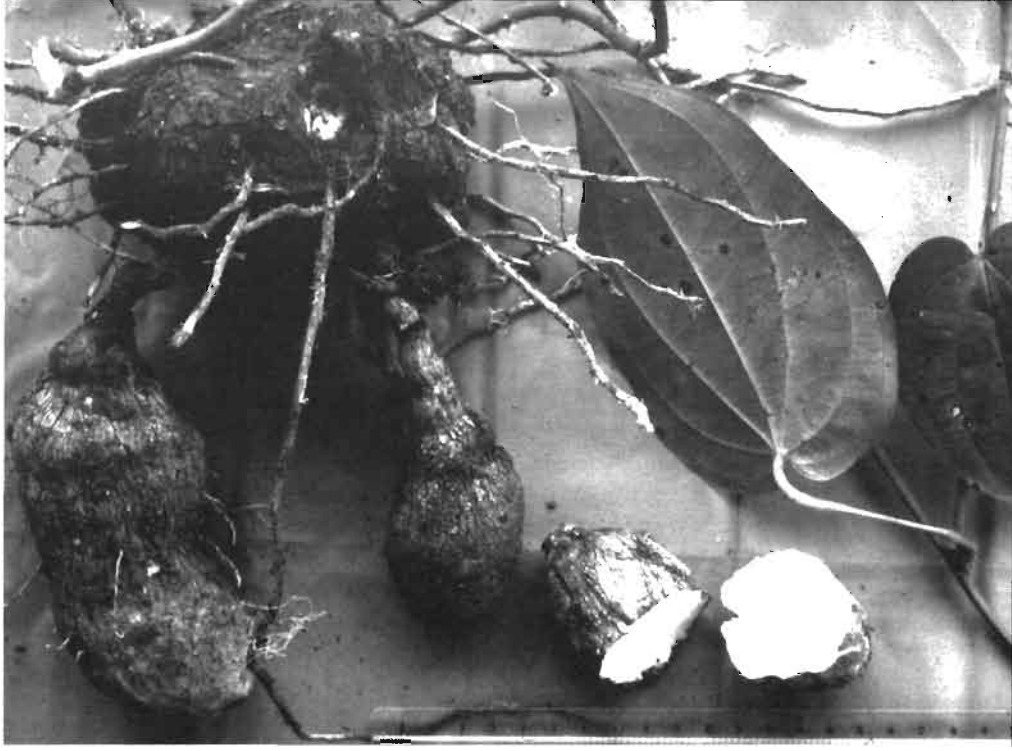


Figure 14.6
Une igname cultivée en région forestière (Makokou, Gabon), *Dioscorea burkilliana* (éch. A.H. 4245) présentant un plateau ligneux relativement réduit et des parties distales comestibles beaucoup plus développées que sur la forme sauvage (page ci-contre). Photo A. et C.M. Hladik.

formes cultivées ont gardé le plateau ligneux pérenne avec un développement annuel des parties comestibles relativement volumineuses (figures 14.5 et 14.6). Des études biochimiques sur la phylogénie des variétés d'ignames africaines cultivées (Terauchi *et al.*, 1992) apportent de nouveaux arguments en faveur du caractère ancestral des espèces forestières. Les espèces spontanées de forêt constituent donc un vaste réservoir de gènes, base de caractères utiles qui devraient pouvoir être transférés dans les variétés améliorées.

Il existe, chez les ignames, une grande variabilité génétique. Les modes de croissance des nombreuses espèces peuvent différer, aussi bien au niveau de l'appareil aérien – avec une tige pérenne très ramifiée ou une tige annuelle dont le degré de ramification est variable – qu'au niveau de l'appareil souterrain – avec un tubercule qui s'accroît périodiquement et peut atteindre une grande taille ou un tubercule à remplacement annuel. Plusieurs espèces spontanées forestières sont des polyploïdes naturels (ce qui n'est jamais le cas des ignames spontanées de savanes). Parmi ces formes à longue durée de vie, certaines pourraient être testées dans les systèmes agroforestiers régionaux et contribuer au développement à long terme des régions tropicales.

Références

Anonyme (1983). *Géographie et cartographie du Gabon, atlas illustré.* (Paris : EDICEF)

Anonyme (1990). *République du Cameroun, précipitations journalières de 1973 à 1980.* (Paris : CIEH, ASECMA, ORSTOM)

Bahuchet, S. (1985). *Les Pygmées Aka et la forêt Centrafricaine.* (Paris : SELAF)

Bahuchet, S. (1988). Food supply uncertainty among the Aka Pygmies (Lobaye, Central African Republic). In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds), *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 118-149 (Oxford : Clarendon Press)

Bailey, R.C. et Peacock, N.R. (1988). Efe Pygmies of northeast Zaire : subsistence strategies in the Ituri forest. In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds), *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 88-117 (Oxford : Clarendon Press)

Bailey, R.C., Head, G., Jenike, M., Owen, B., Rechtman, R. et Zechenter, E. (1989). Hunting and gathering in tropical rain forest : Is it possible ? *American Anthropologist*, 91, 59-82

Balée, W. (1989). The culture of Amazonian forests. *Advances in Economic Botany*, 7, 1-21

Bevan C.W.L., Broadbent, J.L. et Hirst, J. (1956). A convulsant alkaloid of *Dioscorea dumetorum*. *Nature*, 177, 935

Burkill, I.H. (1939). Notes on the genus Dioscorea in the Belgian Congo. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat, Bruxelles*, 15, 345-392

Burkill, I.H. (1960). The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams. *Journal of The Linnean Society of Botany*, **56**, 319-412

Busson, F. (1965). *Les plantes alimentaires de l'Ouest africain. Etude botanique, biologique et chimique.* (Marseille : Leconte)

Coursey, D.G. (1976). The origins and domestication of yams in Africa. In Harlan, J.R. (ed.), *Origins of African Plant Domestication*, pp. 383-408 (The Hague : Mouton)

Dijon, H. (1986). Agroécologie du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) en zone forestière centrafricaine, Lobaye. Mémoire de 2ème année (Montpellier : C.N.E.A.R.C.)

Dounias, E. (1996). Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun. *Chapitre 59 du présent ouvrage*, pp. 939–960

Dounias, E. (à paraître). Incidence de la paraculture sur la démographie des ignames sauvages

Eder, J. (1978). The caloric returns to food collecting : Disruption and change among the Batak of the Philippine tropical forest. *Human Ecology*, **6**, 55-69

Eder, J. (1988). Batak foraging camps today : a window to the history of a hunting-gathering economy. *Human Ecology*, **16**, 35-55

Endicott, K. (1984). The economy of the Batek of Malaysia : annual and historical perspectives. *Research in Economic Anthropology*, **6**, 29-52

Endicott, K. et Bellwood, P. (1991). The possibility of independant foraging in the rain forest of peninsular Malaysia. *Human Ecology*, Special Issue, **19**, 151-185

FAO (1968). *Food composition table for use in Africa.* (Rome : Food and Agriculture Organisation)

Gérard, P. (1960). Etude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uele. *L'Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge, Bruxelles, Sér. Scient.*, 87

Hart, T.B. et Hart, J.A. (1986). The ecological basis of hunter-gatherer subsistence in African rain forests : The Mbuti of eastern Zaire. *Human Ecology*, 14 , 29-55

Headland, T.N. (1987). The wild yam question : How well could independant Hunter-Gatherers live in a tropical rainforest environment? *Human Ecology*, 15, 463-491

Hladik, A., Bahuchet, S., Ducatillion, C. et Hladik, C.M. (1984). Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 39, 249-290

Hladik, C.M. (1985). Discussion. In Y. Coppens (ed.), *L'environnement des Hominidés au plio-pleistocène* (chap. 21), pp. 447-452 (Paris : Masson)

Hladik, C.M. et Hladik, A. (1989). Les produits de la forêt dense. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds), *Se nourrir en forêt équatoriale*, pp. 14-18. (Paris : UNESCO, MAB-CNRS)

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Kahn, F. (1996). Les palmeraies amazoniennes : ressources alimentaires et aménagement des écosystèmes forestiers. *Chapitre 13 du présent ouvrage*, pp. 261–274

Knuth, R. (1924). Dioscoreaceae. In Engler, A (ed.) *Das Pflanzenreich*, 4 (43), 387 p.

Letouzey, R. (1968). *Étude phytogéographique du Cameroun*. (Paris : P. Chevalier)

Letouzey, R. (1985). *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000*. Toulouse : Institut de la Carte Internationale de la Végétation, 240 p.

Loung, J.F. (1996a). L'insuffisance des féculents sauvages comestibles et ses conséquences chez les Pygmées Bakola du Cameroun. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoï, Ch. et Loung, J.F. (eds), *Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : Du biologique au social*. pp. 173-194 (Paris : L'Harmattan-ORSTOM)

Loung, J.-F. (1996b). Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de la forêt équatoriale. *Chapitre 18 du présent ouvrage*, pp. 325–335

Miège, J. (1952). *Contribution à l'étude systématique des* Dioscorea *d'Afrique occidentale*. Thèse Sc. nat, Paris, 266 p.

Miège, J. (1958). Deux ignames nouvelles d'Afrique occidentale à tubercules vivaces. *Bulletin de l'I.F.A.N.*, 20, 39-59

Pagezy, H. (1988). *Contraintes nutritionnelles en milieu forestier équatorial liées à la saisonnalité et la reproduction : réponses biologiques et stratégies de subsistance chez les Ba-Oto et les Ba-Twa du village de Nzalekenga (Lac Tumba, Zaïre)*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III

Rambo, A. T. (1979). Primitive man's impact on genetic resources of the Malaysian tropical rain forest. *Malaysian Applied Biology*, 8, 59-65

Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale *Chapitre 21 du présent ouvrage*, pp. 371–382

Terauchi, R., Chikaleke, V.A., Thottappily, G. et Hahn, S.K. (1992). Origin and phylogeny of guinea yams as revealed by RFLP analysis of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA. *Theoritical Applied Genetic*, 83, 743-751

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1996). Le coût énergétique de la fabrication du sagou en Papouasie-Nouvelle-Guinée : le travail en vaut-il la peine ? *Chapitre 26 du présent ouvrage*, pp. 453–462

Vincent, A.S. (1985). Plant foods in savanna environments : a preliminary report of tubers eaten by the Hadza of northern Tanzania. *World Archaeology*, 17, 131-148

White, F. (1983). *The Vegetation of Africa*. Natural Resources Research Series, 20, (Paris : UNESCO)

Annexe 14.1

Liste des espèces d'ignames spontanées des forêts denses d'Afrique centrale, incluant, pour les formes non identifiées, le nom vernaculaire Baka (B) ou Kola (K), et le numéro d'herbier des échantillons déposés à l'Herbarium du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris)

Dioscorea bulbifera L.,
D. burkilliana Miège,
D. claessensii De Wild.,
D. dumetorum (Kunth) Pax,
D. hirtiflora Benth.,
D. mangenotiana Miège,
D. minutiflora Engl.,
D. praehensilis Benth.,
D. preussii Pax,
D. sansibarensis Pax,
D. semperflorens Uline,
D. smilacifolia De Wild. and Dur.,
D. sp. ɓɔ̄lì (B) : E.D. 91.110
D. sp. nàkàkà (K) : E.D. 90.192
D. sp. nāmbɛ̱̄ŋ (K) : E.D. 90.158
D. sp. námbòngà (K) : A.H. 4823
D. sp. njàkàkà (B) : E.D. 90.67
D. sp. ʔpàngë (B) : E.D. 90.56

INTÉRÊT NUTRITIONNEL ET SOCIO-ÉCONOMIQUE DU GENRE *GNETUM* en Afrique centrale

Fidèle MIALOUNDAMA

Introduction

Parmi les feuillages comestibles des forêts tropicales humides de l'Afrique centrale, celui des petites lianes du sous-bois du genre *Gnetum* (appartenant aux Gymnospermes) est tout particulièrement apprécié des consommateurs qui en font la collecte. L'ordre primitif des Gnetales, auquel se rattache le genre *Gnetum,* n'est formé que d'une seule famille (les Gnetaceae) dont l'unique genre comprend environ 30 espèces, principalement des arbres et arbustes des régions tropicales d'Asie, d'Amérique et d'Afrique (Martens, 1971). En Afrique, il n'existe que deux espèces, *G. africanum* et *G. buchholzianum,* dont l'aire de répartition géographique s'étend depuis le Nigéria, le Cameroun, la République Centrafricaine, le Gabon, le Congo, le Zaïre, jusqu'en Angola. Les feuillages des ces deux espèces africaines sont comestibles, de la même façon que ceux d'espèces asiatiques (Maheshwari et Vasil, 1961) et américaines comme *G. gnemon, G. ula, G. latifolium,* et *G. montanum.* Certaines des espèces américaines et asiatiques produisent d'autres denrées utilisables, notamment des graines comestibles ou des écorces dont la fibre est utilisée pour les lignes de pêche ou pour faire une pâte à papier.

En Afrique centrale, le genre *Gnetum* occupe une place importante dans l'alimentation de nombreuses populations. Ses feuillages renferment suffisamment d'acides aminés essentiels pour constituer une source importante de protéines ; et leur valeur nutritive est également justifiée par leur contenu minéral présenté ci-dessous. La valorisation et le développement de ces plantes spontanées comme ressources alimentaires pourrait donc constituer une solution adaptée à certains problèmes de malnutrition.

Réalisées dans cette optique, plusieurs études portant sur la biologie et la physiologie des espèces africaines du genre *Gnetum* (Mialoundama, 1979 ; Mialoundama et Paulet, 1985, 1986) permettent de cerner les possibilités de mise en culture. On doit comprendre, par ailleurs, quel rôle jouent les femmes dans l'utilisation des ces feuilles comestibles, depuis la cueillette en forêt jusqu'à leur commercialisation sur les marchés locaux – rôle dont nous montrerons l'importance dans la première partie de ce chapitre.

Importance socioéconomique du *Gnetum*

Les femmes et le commerce du Gnetum *en Afrique*

C'est sous le nom vernaculaire de « koko » que les feuilles de *Gnetum* sont connues dans toutes les régions forestières d'Afrique centrale (Chevalier, 1951). Les échanges commerciaux concernant ce produit se sont développés au cours de ces dernières années. En République Centrafricaine, où persiste un grand intérêt pour cette espèce (Hladik et Hladik, 1995), une entreprise, « Le Paysan Centrafricain », avait commencé, entre 1976 et 1979, à exporter vers l'Europe des feuilles de *Gnetum*. De nos jours ces produits sont vendus dans la plupart des pays européens, et surtout en France (à Paris, Bordeaux, Toulouse, etc.) et en Belgique (Bruxelles).

Les deux espèces africaines du genre *Gnetum* ne peuvent être identifiées avec certitude que par l'examen des fleurs des individus mâles. Dans l'inflorescence mâle de *G. africanum*, les fleurs sont serrées les unes contre les autres et régulièrement réparties et le diamètre des entre-nœuds de l'épi mâle est faible et approximativement le même sur toute la longueur. Par contre, dans l'inflorescence mâle de *G. buchholzianum*, (figure 15.1) les fleurs sont davantage séparées sur un épi dont le diamètre des entre-nœuds diffère considérablement entre la base et le sommet (Stevels, 1990).

Sur les produits commercialisés, on ne fait pas de différence entre les feuilles des deux espèces de *Gnetum*. Cependant, les feuilles de *G. africanum* semblent être vendues le plus communément, dans la plupart des pays. Celles de *G. buchholzianum*, qui semblent moins appréciées des consommateurs, s'observent moins souvent dans les circuits commerciaux, probablement aussi parce que cette espèce se développe dans les parties les plus mâtures de la forêt , alors que *G. africanum* se trouve dans les forêts perturbées en cours de régénération.

Dans tous les pays d'Afrique Centrale, les femmes jouent un rôle majeur dans ces circuits de commercialisation, depuis la collecte jusqu'à la mise en vente. Au Congo, par exemple, les feuilles de *Gnetum* sont cueillies par des femmes ; elles les apportent à des commerçants qui les transportent, soit en train, dans la région du Kwilu, soit sur des véhicules, vers d'autres régions où d'autre femmes attendent les arrivages pour faire la vente au détail sur les

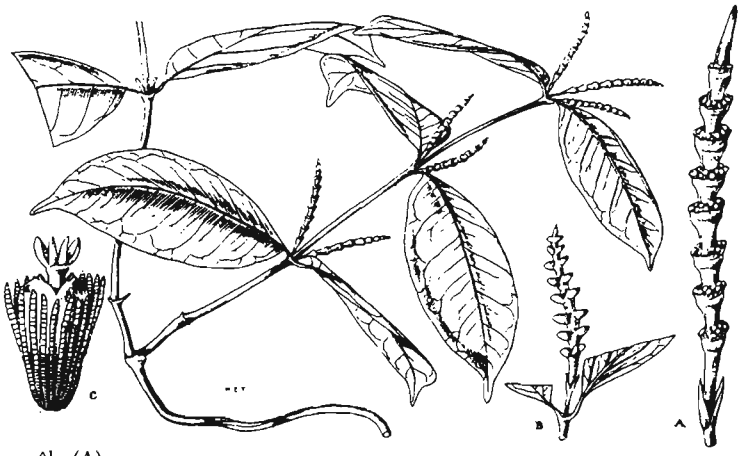


Figure 15.1
Inflorescences mâle (A)
et femelle (B) de *Gnetum buchholzianum* Engl., et détail de fleur femelle (C), d'après Hutchinson et Dalziel (1954).

marchés locaux. Une enquête effectuée en 1980 (Mialoundama, 1985) a montré que dans la région du Kwilu, 400 personnes – exclusivement des femmmes – étaient impliquées dans le commerce du *Gnetum*. De nos jours, la situation n'a guère varié et ce sont toujours des femmes qui assurent la commercialisation de ce produit de la forêt.

Les feuilles sont découpées en fines bandes (émincées) avant d'être proposées à la vente au détail. Sous cette forme, un tas d'environ 100 g de feuilles de *Gnetum* se vend 100 F CFA.

La régénération des feuillages de ces plantes pérennes s'effectue selon un rythme déterminé (Mialoundama, 1980 ; Mialoundama *et al.*, 1984), et les jeunes feuilles coexistent sur la plante avec des feuilles plus âgées. Mais la collecte porte sur l'ensemble du feuillage dont la vente est assurée pendant toute l'année.

Il s'agit là, en fait, d'un produit issu de la végétation spontanée de l'Afrique Centrale parmi les plus communément consommés. Sa valorisation dans le domaine socioculturel semble corroborer l'importance que l'on peut lui attribuer sur le plan nutritionnel.

Valorisation socioculturelle du Gnetum

En Afrique Centrale, les feuilles de *Gnetum* font partie de régime alimentaire de toute les classes sociales. Il semble difficile d'expliquer pourquoi cette plante est préférée à de nombreuses autres espèces à feuillage comestible de la flore spontanée. On peut consommer ces feuilles à l'état cru ; mais en général elles constituent un aliment de complément ajouté au plat de viande ou de poisson, avant la fin de sa cuisson.

De nombreux restaurants proposent des spécialités à base de feuilles de *Gnetum*. Dans l'ouvrage de 1976 « La cuisine au pays du soleil », on trouve de nombreuses recettes qui furent collectées au Congo, au Cameroun et au Gabon, notamment cellles du « Mukalu au Koko », des « Chenilles au Koko » et du « Bœuf au Koko ». Au Congo, on sert, dans certains bars, des feuilles fraîches de *Gnetum* avec du poisson salé ; et actuellement les populations congolaises de toutes les régions en consomment, alors que dans un passé encore tout récent ce produit était une spécialité régionale. Ce changement des habitudes alimentaires peut s'expliquer par le mélange des populations qui s'est intensifié au cours des dernières années.

Les spécialités à bases de feuilles de *koko* jouent un rôle qui va au-delà de leur utilisation alimentaire. Les populations d'Afrique centrale expriment leur identité culturelle à travers l'utilisation de ces plats qui prennent une valeur emblématique. C'est ce qui explique aussi la recherche et la préférence pour les plats à base de *Gnetum* d'une personne qui se trouve loin de son pays d'origine. Dans ce cas, les végétaux d'usage local ne satisfont pas la demande et l'on recherche la plante qui était consommée, aussi bien au cours des cérémonies que des repas de tous les jours, dans son pays d'origine.

Au Congo, la consommation moyenne de feuilles de *koko* a été évaluée à 2 g par individu et par jour, ce qui représente un total de prélèvement sur le milieu naturel qui pourrait constituer une menace pour les espèces spontanées du genre *Gentum*. Dans certaines régions, ces plantes ont complètement disparu. Il devient urgent de constituer des banques de gènes pour sauvegarder les souches des populations sauvages de ces espèces sur lesquelles on doit aussi développer les recherches – mentionnées ci-dessus – afin d'approfondir nos connaissances sur leur biologie et leur physiologie. Car au-delà des considérations socio-culturelles sur le rôle des feuilles de *Gnetum*, on doit également tenir compte de leur importance dans l'équilibre nutritionnel des populations qui les utilisent, en particulier par leurs apports en acides aminés et en élément minéraux.

La composition biochimique des feuilles de *Gnetum*

La composition de ces feuilles, en termes de glucides, lipides, protides et minéraux, ainsi que les teneurs en macro-éléments et micro-éléments sont présentées dans les tableaux 15.1 et 15.2. Les proportions des différents acides aminés

Tableau 15.1 Composition des feuilles de *Gnetum* (pourcentage de la matière sèche).

Espèce	Protéines	Lipides	Glucides		Minéraux
			total	cellulose	
Gnetum africanum	16,5	5,9	70,6	40,0	7,0
Gnetum buchholzianum	18,2	6,2	–	39,5	–

Tableau 15.2 | Teneur des feuilles de *Gnetum* en macro-éléments et micro-éléments.

Macro-éléments (pourcentage de la matière sèche)			Micro-éléments (p.p.m.)		
	G. africanum	*G. buchholzianum*		*G. africanum*	*G. buchholzianum*
K	0,978	0,545	Mn	243,1	231,4
P	0,167	0,108	Fe	162,6	168,6
Ca	0,830	0,334	Al	133,5	106,5
Mg	0,395	0,184	B	24,4	22,9
Na	0,157	0,016	Cu	12,5	3,4
Cl	0,384	0,030	Zn	24,1	12,1
SiO_2	0,169	0,131			
S	0,381	0,269			

extraits des protéines sont indiquées au tableau 15.3. Les huit acides aminés essentiels présents dans les feuilles de *Gnetum* (tableau 15.3), confèrent à ces aliments une haute valeur nutritionnelle. La teneur en protéines étant élevée, cet aliment semble particulièrement intéressant dans les régions où la viande est souvent un luxe.

Les deux espèces du genre *Gnetum* ont une composition relativement proche en ce qui concerne les teneurs en élément minéraux (tableau 15.2), sauf pour le sodium et le chlore, dont les teneurs sont moindres chez *G. buchholzianum*. Des résultats très comparables ont été publiés par Busson (1965), concerant la composition de *G. buchholzianum* au Gabon.

Conclusion

Les feuilles de *Gnetum* sont consommées par les populations d'Afrique centrale depuis des temps immémoriaux. Elles constituent une source très appréciable de protéines et d'éléments minéraux. Elles sont commercialisées par les femmes, pendant toute la durée du cycle annuel, sur les marchés d'Afrique centrale et même dans certaines grandes villes d'Europe.

Tableau 15.3 | Teneurs en acides aminés des feuilles de *Gnetum* (pourcentage de la matière sèche)

Acides aminés essentiels			Acides aminés non essentiels		
	G. africanum	*G. buchholzianum*		*G. africanum*	*G. buchholzianum*
isoleucine	0,64	0,68	acide aspartique	1,81	2,1
leucine	1,34	1,54	sérine	0,89	0,97
lysine	0,84	0,92	acide glutamique	1,80	2,07
méthionine	0,16	0,24	proline	1,73	1,32
phénylalanine	1,00	1,15	glycine	0,97	1,18
thréonine	0,80	0,91	alanine	1,15	1,29
tryptophane	0,24	0,26	cystine	0,26	0,28
valine	0,91	0,99	tyrosine	0,51	0,69
			histidine	0,33	0,37
			arginine	0,86	0,99

Cependant, en raison de la collecte intensive de cette ressource forestière spontanée et de certaines pratiques culturales qui en réduisent l'habitat, les espèces du genre *Gnetum* sont menacées de disparition en Afrique. Nous avons demandé la création, dans la région de Brazzaville, d'une collection vivante des différentes populations de Gnetaceae, afin de sauvegarder toute la variabilité génétique des espèces qui, d'après les résultats acquis (Mialoundama, 1985), pourraient être domestiquées et cultivées. Ces nouvelles cultures de plantes indigènes peuvent s'intégrer harmonieusement dans une stratégie de développement contribuant à résoudre de façon efficace les problèmes d'équilibre nutritionnel.

Références

Busson, F. (1965). *Les plantes alimentaires de l'Ouest africain. Etude botanique, biologique et chimique* (Marseille: Editions Leconte)

Chevalier, A. (1951). Plantes remarquables observées en Afrique équatoriale à l'état vivant au cours d'un voyage en 1950–1951. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*, 31, 265–270

Hladik, A. et Hladik, C.M. (1995). RCA, forêt de Ngotto: les produits forestiers, des ressources à développer. Canopée, *Bulletin Trimestriel de l'Environnement en Afrique Centrale*, 4, 7–8

Hutchinson, J. et Dalziel, J.M.A (1954). *Flora of West Tropical Africa*. Volume 1, part 1 (London: Crown Agents for Overseas Administrations)

Maheshwari, P. et Vasil, V. (1961). Gnetum *Botanical Monograph* n° 1, pp. 123–124 (New Delhi: Counc. Sci. Ind. Res.)

Martens, P. (1971). *Traité d'anatomie végétale. Les Gnétophytes. XII, 2* (Berlin: Gerbruder Borntraeger)

Mialoundama, F. (1979). Influence des feuilles sur la croissance en longueur de la tige chez *Gnetum africanum* Welw. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 288, 603–606

Mialoundama, F. (1980). Action régulatrice des feuilles sur l'activité morphogénétique du bourgeon terminal chez *Gnetum africanum* Welw. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 291, 509–512

Mialoundama, F. (1985). Etude de la croissance rythmique chez le *Gnetum africanum* Welw. Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Orléans

Mialoundama, F. Lauzac, M. et Paulet, P. (1984). The periodic induction of dormancy during the rhythmic growth of *Gnetum africanum. Physio. Plant*, 61, 309 –313

Mialoundama, F. et Paulet, P. (1985). Développement et rythme d'émergence foliaire chez *Gnetum africanum* Welw. en relation avec la photopériode et les propriétés du rayonnement. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 6, 309–318

Mialoundama, F. et Paulet, P. (1986). Regulation of vascular differenciation in leaf primordia during the rhythmic growth of *Gnetum africanum. Canadian Journal of Botany*, 64, 208–213

Stevels, J.M.C. (1990). Légumes traditionnels du Cameroun : une étude agro-botanique. *Wageningen Agricultural University Papers*, 90, 1–262

LES PLANTES ALIMENTAIRES DE LA FORÊT DENSE DU ZAÏRE, au nord-est du Parc National de la Salonga

Matchu M. DHETCHUVI et Jean LEJOLY

Introduction

Une étude approfondie de la faune et de la flore, menée au Zaïre, sur le Parc National de la Salonga et de ses environs – zone classée parmi les régions naturelles à conserver intégralement – pourrait permettre de dégager de meilleures actions à entreprendre en vue de sa bonne conservation. Le nouveau centre de recherche scientifique sur la forêt ombrophile humide de la cuvette centrale zaïroise, installé à cette fin à Botsima, nous a permis de réaliser dans les environs de ce village, un premier inventaire de la flore locale. Une liste de plantes comestibles, utiles à la population, peut ainsi être présentée et discutée dans ce chapitre.

La région est habitée par une population homogène appartenant à l'ethnie Mongo dont la langue, le Lokundu, est une des variantes de Kimongo, parlée en général dans la partie sud de la région administrative de l'Équateur. Les villages étudiés étaient auparavant situés à l'intérieur du Parc. En 1950, les habitants ont été obligés de partir et de s'installer sur les sites actuellement occupés. Depuis 1960, ils ont très peu de contacts avec d'autres régions du Zaïre, vu le mauvais état – ou la quasi absence – des routes et le peu de communication sur la rivière Lomela. Cette situation a pour conséquence de renforcer les liens étroits que la population entretient avec la forêt pour la pratique de la cueillette, les produits de première nécessité (riz, haricots, sel, et savon) restant souvent inaccessibles.

Terrain d'étude et méthodes

La région étudiée se situe en bordure nord-est du Parc National de la Salonga (figure 16.1) qui est localisé au centre du Zaïre en pleine cuvette centrale congolaise (3 600 000 ha, en 2 blocs Nord et Sud – 1°00'-3°20' S, 20°00'-22°30' E) et touchant les 4 régions administratives, Équateur, Bandundu, Kasai occidental et Kasai Oriental.

La végétation appartient au domaine de la forêt ombrophile guinéo-congolaise, avec des formations végétales de type inondé ou inondable (Doumenge, 1990 ; Habiyaremye et Lejoly, 1991). Le climat est de type équatorial continental chaud et humide. La pluviosité annuelle moyenne s'élève à 2 000 mm, avec une courte saison sèche de juin à août. La température moyenne annuelle mesurée à Monkoto est de 24,5°C, les moyennes annuelles variant de 20°C la nuit, à 32°C le jour (Dhetchuvi, 1993 et Doumenge, 1990).

Des enquêtes ethnobotaniques ont été effectuées dans trois villages, Botsima, Bekumankake, et Besoi, situés à environ 21°57' Est et 1°09' Sud. Le nombre de foyers consultés s'élève à 24 (respectivement 11, 8 et 5), soit une population d'environ 120 personnes si l'on considère une moyenne de 5 personnes par foyer.

Les questionnaires sur les habitudes alimentaires ont été faits auprès des femmes, mais parfois aussi avec l'aide des hommes et des jeunes gens. Les plantes mentionnées ont été recherchées et les herbiers constitués, avec les noms vernaculaires ; ils sont déposés à l'Herbarium de l'Université Libre de Bruxelles (BRLU).

Un recensement des plantes alimentaires cultivées par la population de cette région a également été fait et nous avons observé la façon de préparer et de conserver les aliments.

Observations sur le régime alimentaire

Le régime alimentaire est basé essentiellement sur le manioc qui, le plus souvent, est consommé sous forme de *chikwangue*, accompagné de gibier ou de poisson, ainsi que de légumes, avec sel et huile de palme. La préparation des mets est identique dans toutes les familles visitées. La *chikwangue* est cuite à la vapeur en grande quantité – pouvant se conserver pendant 3 à 4 jours. Elle est ensuite emballée par paquet dans des feuilles de *Megaphrynium macrostachyum* en vue d'un repas ultérieur ou pour la vente. Les autres éléments du repas sont emballés également dans les feuilles de *Megaphrynium macrostachyum* (3 feuilles) par petits paquets et sont cuits à l'étouffée dans les cendres chaudes.

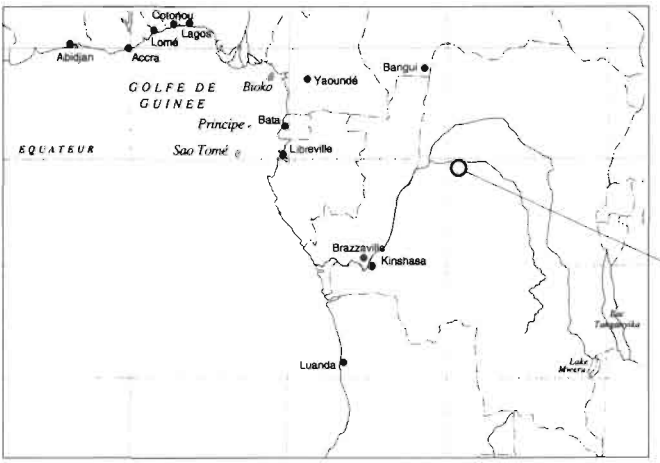


Figure 16.1 Localisation de la zone d'étude et du Parc National de la Salonga, au Zaïre

En plus des légumes cultivés (feuilles de manioc, de patate douce ou d'amaranthe), les femmes ou les enfants vont parfois ramasser dans la forêt des champignons qui se développent en abondance à certaines périodes de l'année, ainsi que des feuilles sauvages.

Auparavant la population plantait des espèces fruitières, mais cette pratique est tombée en désuétude, les fruits de ces plantes n'étant plus appréciés actuellement. Il s'agit de *Carica papaya, Citrus lemon, Persea americana* et *Psidium guajava.* Par contre, les bananiers et les ananas sont plantés assez régulièrement, mais en quantité limitée, à usage familial ou pour la vente aux villages voisins et aux passants. Les fruits de *Dacryodes edulis* (safou) sont les plus appréciés des fruits, tandis que le citron et la goyave sont, en fait, utilisés beaucoup plus en pharmacopée traditionnelle.

Les produits de la chasse sont principalement: les athérures, les singes, les potamochères, les céphalophes, les pigeons verts. D'autres animaux comme la tortue, le varan et le python sont capturés beaucoup plus rarement. La pêche, pratiquée à l'aide de nasses dans des endroits marécageux du sous-bois et les marigots, fournit le poisson, les crevettes et les grenouilles. La pêche dans les rivières est rare, soit par manque de filet ou d'hameçon, soit par le fait que les habitants de cette région ne se considèrent pas comme pêcheurs. À certaines saisons, on collecte les chenilles et les larves comestibles. Le miel est aussi recherché, car il remplace souvent le sucre de canne qui n'est pas toujours présent sur le marché.

L'élevage des animaux domestiques ne se fait pas de manière systématique. Peu de familles possèdent des canards ou des chèvres, ou encore des poules ou des cobayes. Lorsqu'il existe, cet élevage se limite à quelques têtes par famille.

Liste des espèces végétales occasionnelles utilisées dans l'alimentation

Pour compléter la ration alimentaire de base, les habitants des 3 villages étudiés se rendent dans la forêt environnante pour récolter les plantes entrant dans leur alimentation.

Au total 36 espèces végétales (annotée, dans l'annexe 16.1, par un astérisque *) ont été récensées comme fournissant à la population les ressources alimentaires qui proviennent de la forêt environnante. Parmi ces espèces il y a 14 arbres, 1 arbuste, 6 lianes et 15 herbacées. La cueillette est faite essentiellement lors du retour de la pêche en eau peu profonde ; mais parfois les villageois se rendent spécialement en forêt pour récolter des légumes ou des fruits.

Le bourgeon de tige chez les deux Arecaceae est arraché très jeune. Celui de *Laccosperma secundiflorum* est mince (environ 2-3 cm de diamètre) et est découpé en baguette de 10 cm de long puis bouilli à l'eau, sans assaisonnement. Il a un goût légèrement amer. Le bourgeon du palmier à huile (*Elaeis guineensis*) est très peu consommé actuellement, car il demande beaucoup plus de travail. Il est découpé en petits morceaux pour la cuisson.

Les bourgeons du *Megaphrynium macrostachyum* (Marantaceae) sont arrachés d'abord grossièrement avec toutes les parties âgées. Ensuite, de retour au village, la partie interne, très blanche est soigneusement séparée et elle est effilée ; son nom vernaculaire actuel – *makaroni* – trouve probablement son origine dans la ressemblance avec une pâte alimentaire bien connue. La cuisson des bourgeons de *Megaphrynium macrostachyum* se fait essentiellement en mélange avec du poisson ou de la viande. C'est un mets très apprécié actuellement dans la région, presque autant que les feuilles de manioc.

Les graines de *Cola urceolata* (Sterculiaceae) sont enlevées du follicule et les villageois sucent simplement la pulpe qui les entoure. Elles ne constituent pas un mets en soit, mais représentent une friandise qu'on peut employer n'importe quand lorsqu'on est dans la forêt. Les graines de *Pentaclethra macrophylla* (Mimosaceae) sont débarassées des téguments, puis les cotylédons sont grillés et pilés. La pâte obtenue est ajoutée aux légumes ou aux autres mets en cours de préparation.

Les feuilles sèches, les morceaux de tige et d'écorce de *Scorodophloeus zenkeri* (Caesalpiniaceae) sont utilisés comme succédané de l'oignon à cause de l'odeur alliacée dégagée. On utilise généralement les parties qui ont été longuement conservées sous la fumée, car à ce moment l'odeur est suffisamment atténuée. Les graines d'*Aframomum melegueta* sont utilisées comme épices.

La plupart des fruits charnus sont récoltés à l'état mûr et consommés tels quels sans cuisson. Seuls les fruits de *Phyllanthus polyanthus* (Euphorbiaceae) sont prélevés à l'état immature; après avoir été débarassés de leurs graines, ils sont cuits et consommés comme légumes.

Au total, nous avons relevé 15 espèces dont les fruits sont consommés mûrs, une recherchée pour son fruit vert, une pour ses graines, 15 pour leurs feuilles, bourgeons ou tiges, 4 pour leurs tubercules, et quelques unes pour des graines ou écorces utilisées comme condiments.

Discussion et conclusion

La liste des plantes inventoriées comme alimentaires dans notre enquête a été comparée aux données de la littérature (annexe 16.1). Parmi les 207 espèces de la région incluses dans la liste de plantes alimentaires de Kunkel (1984), 84 sont citées pour d'autres régions eu égard à la bibliographie consultée. Signalons également que sur les 40 espèces spontanées effectivement utilisées pour l'alimentation dans notre zone d'étude, 19 espèces sont également connues comme plantes alimentaires dans d'autres régions du Zaïre et dans d'autres pays, alors que 14 espèces n'ont pas jamais été signalées comme ayant un usage alimentaire et seraient spécifiques à cette région (7 plantes alimentaires restent non déterminées jusqu'à présent, faute de matériel d'herbier suffisamment complet).

Ainsi, à côté des 40 espèces consommées actuellement par la population enquêtée, il existe dans la végétation locale 167 autres plantes potentiellement comestibles mais qui n'ont pas encore été signalées comme alimentaires dans la région.

Remerciements

Nous remercions sincèrement Monsieur Mankoto, Président Délégué Général de l'Institut Zaïrois pour la Conservation de la Nature, pour avoir autorisé la réalisation des enquêtes dans la région du Parc de la Salonga. Nous exprimons également notre profonde gratitude à Madame Annie Gautier-Hion et Monsieur Marc Colyn (Station biologique de Paimpont) pour avoir offert à l'un de nous (Dhetchuvi), de bonnes conditions de voyage et de séjour à Botsima.

Références

A-Ogle, B. (1990). Dietary use of wild plant resources in rural Swaziland. Comptes rendus de la 12e réunion plénière de l'AETFAT, *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* **23** (b) : 895–910

Dhetchuvi M.M. (1993). Biologie et usage de quelques espèces de Marantaceae au Zaïre. *Belg. J. Bot.* **126** (2) : 209–216

Doumenge, C. 1990. *La conservation des écosystèmes forestiers du Zaïre*. UICN–CEE. 242 p

Dounias, E. (1996). Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les Pygmées Baka du Cameroun. *Chapitre 59 du présent ouvrage*, pp. 939–960

Evrard, C. (1968). *Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale congolaise*. O.N.R.D., Publ. INEAC, Sér. Sc. n° 110.

Garine, I. de et Bahuchet, S. (1989). Conservation et préparation des aliments. In *Se nourrir en forêt équatoriale*. pp 50–52 (Paris : UNESCO/MAB/CNRS)

Gautier-Béguin, D., (1992). Plantes de cueillette alimentaire dans le Sud du V-Baoulé en Côte d'Ivoire. *Boissiera* 46, 1–341

Guillaumet, J.-L. (1996). Les plantes alimentaires des forêts humides intertropicales et leur domestication : exemples africains et américains. *Chapitre 6 du présent ouvrage*, pp. 121–130

Habiyaremye, F.X. et Lejoly, J. (1991). Les plantes alimentaires des forêts de montagne du Rwanda. Symposium International sur l'alimentation en forêt tropicale. UNESCO, Paris 10-13 septembre 1991, (fascicule des résumés, poster p 25)

Hecketsweiler, P., Doumenge, C. et Mokoko, I.J. (1991). *Le Parc National d'Odzala (Congo)*. UICN, 331 p., (sous presse)

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Hladik, A., Leigh, E. G. Jr. et Bourlière, F. (1996). Production des ressources alimentaires des forêts tropicales : contexte et données récentes. *Chapitre 11 du présent ouvrage*, pp. 219–242

Hladik, C.M. (1996). Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. *Chapitre 8 du présent ouvrage*, pp. 145–164

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Kokwaro, J.O. (1990). Seasonal traditional fruits and vegetables of Kenya. Comptes rendus de la 12e réunion plénière de l'AETFAT, *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 23 (b) : 911-928

Kunkel, G. (1984). *Plants for human consumption, an annotated check-list of the edible phanerogams and ferns*. (Koenigstein : Koeltz Scientific Books)

Lebtun, J. et Gilbert, G., (1954). *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publ. INEAC, Sér. Sc. n° 63. 89 p

Malaisse, F. (1979). Ecologie et phénologie des produits sauvages comestibles d'origine végétale dans l'aire des forêts claires zambéziennes. 9e Congrès de l'AETFAT, *Taxonomic Aspects of African Economic Botany*, Las Palmas, pp 91–98

Mialoundama, F. (1996). Intérêt nutritionnel et socio-économique du genre *Gnetum* en Afrique centrale. *Chapitre 15 du présent ouvrage*, pp. 295–300

Mosango, M. (1991). *Plantes spontanées et subspontanées comestibles utiles pour les populations de Kisangani (Zaïre)*. Symposium International sur l'alimentation en forêt tropicale. UNESCO, Paris 10-13 septembre 1991, (fascicule des résumés, poster P 21)

Motte, E., (1980). *Les plantes chez les Pygmées Aka et les Monzombo de la Lobaye (Centrafrique)*. Soc. Et. Ling. Anthr. de France, CNRS et ACCT.

Nkounkou, J.S., Lejoly, J. et Geerinck, D. (1991). *Les ignames comestibles du Congo Central et méridional*. Symposium International sur l'alimentation en forêt tropicale. UNESCO, Paris 10-13 septembre 1991. (fascicule des résumés, poster p 47)

Peters, C.R. (1990). African wild plants with rootstocks reported to be eaten raw: the monocotyledons, part I. Comptes rendus de la 12e réunion plénière de l'AETFAT, *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 23 (b): 935-952

Sokpon, N. et Lejoly, J. (1996). Les plantes à fruits comestibles d'une forêt semi-caducifoliée: Pobè, au sud-est du Bénin. *Chapitre 17 du présent ouvrage*, pp. 315–324

Staner, P. (1935). *Plantes congolaises à fruits comestibles*. INEAC. 56 p

Annexe 16.1 Liste des espèces végétales comestibles de la sous-région de Tshuapa (Zaïre). Les espèces précédées d'un astérisque * ont été observées dans la région de la Salonga.

Références: 1 A-Ogle (1990); 2 Gauthier-Béguin (1992); 3 Guillaumet (1996, chapitre 6 du présent ouvrage); 4 Habiyaremye et Lejoly (1991); 5 Hecketsweiler (1991); 6. Hladik *et al* (chapitre 11 du présent ouvrage); 7 Hladik et Dounias (1996, chapitre 14 du présent ouvrage); 8 C.M. Hladik (1996, chapitre 8 du présent ouvrage); 9 Ichikawa (1996, chapitre 47 du présent ouvrage); 10 Kokwaro (1990); 11 Kunkel (1984); 12 Malaisse (1979); 13 Mialoundama (1996, chapitre 15 du présent ouvrage); 14 Mosango (1991); 15. Motte (1980); 16 Sokpon et Lejoly (1996, chapitre 17 du présent ouvrage); 17 Staner (1935).

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
DICOTYLEDONES			
Acanthaceae			
**Asystasia gangetica* (L.) T. Anders.	Paléotropicale	Feuille	4,10,11
Hygrophila auriculata (Schumach.) Heine	Paléotropicale	Graine	3,11
Justicia extensa T. Anders.	Afrotropicale	Feuille	11
J. insularis T. Anders.	Afrotropicale	Feuille, jeune tige	3,11
Pseuderanthemum tunicatum (Afz.) M.-Red.	Guinéenne	Feuille	11

suite de l'annexe 16.1

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Amaranthaceae			
Aerva lanata (Burm. f.) Juss.	Paléotropicale	Feuille, tige	11
Amaranthus dubius Mart. ex Thell.	Pantropicale	Feuille	11,12
A. graecizans L.	Cosmopolite	Feuille	11
A. hybridus L.	Pantropicale	Feuille, graine	5,10,11,14
A. lividus L.	Pantropicale	Feuille, graine	5,11,15
A. spinosus L.	Pantropicale	Feuille, tige	11
Celosia argentea L.	Paléotropicale	Feuille, tige	11
C. laxa Schum. & Thonn.	Paléotropicale	Feuille	11,12
C. trigyna L.	Afro-malgache	Feuille	11
**Celosia* sp. (herbier Dhet. leg10)	-	Feuille	-
Cyathula prostrata (L.) Blume	Pantropicale	Plante entière (sel)	11
Anacardiaceae			
**Anacardiaceae* sp. (herbier Dhet. 595)	-	Feuille	-
Antrocaryon nannanii De Wild.	Guinéenne	Graine oléag.	11,14,17 6,11,14,16
Annonaceae			
**Anonidium mannii* (Oliv.) Engl. & Diels	Afrotropicale	Fruit	5,8,9,11,14,17
Pachypodanthium staudtii (Engl. & Diels) Engl. & Diels	Guinéenne	Ecorce	11,12
Uvaria angolensis Welw.	Afrotropicale	Fruit	11
Xylopia parviflora (A. Rich.) Benth.	Afrotropicale	Fruit (épice)	11
X. staudtii Engl. & Diels	Afrotropicale	Graine (condiment)	11
Apiaceae			
Hydrocotyle sibthorpioides Lam.	Paléotropicale	Feuille	11
Apocynaceae			
Ancylobotrys amoena (Hua) Hua & Chev.	Afrotropicale	Fruit	11
Landolphia buchnanii (Hall.f.) Stapf	Afrotropicale	Fruit	11,12
**L. mannii* Dyer	Guinéenne	Fruit	5,11,15
L. owariensis P. Beauv.	Afrotropicale	Fruit	2,4,9,11,12,16
L. parvifolia K. Schum.	Afrotropicale	Fruit	11,12
**Landolphia* sp. (herbier Dhet. 895)	-	Fruit	-
Asteraceae			
Bidens pilosa L.	Pantropicale	Feuille, jeune tige	1,4,10,11,12
Crassocephalum crepidioides (Benth.) S. Moore	Afrotropicale	(thé)	10,11
C. rubens (Juss.) S. Moore	Pantropicale	Feuille	11
Dichrocephala integrifolia (L.f.) O. Ktze.	Afrotropicale	Racine	11
Emilia coccinea (Sims) G. Don	Pantropicale	Feuille	4,11
Microglossa pyrifolia (Lam.) O. Ktze.	Paléotropicale	Feuille	11
Mikania cordata (Burm. f.) B.L. Robins.	Paléotropicale	Feuille	11
Synedrella nodiflora (L.) Gaertn.	Pantropicale	Feuille	11,15
Vernonia colorata (Wiild.) Drake	Afrotropicale	Feuille	11
Balsaminaceae			
Impatiens irvingii Hook. f.	Afrotropicale	Plante (sel)	11

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Basellaceae			
Basella alba L.	Pantropicale	Feuille	4,11
Begoniaceae			
**Begonia fusialata* Warb	-	Feuille	-
Bignoniaceae			
Spathodea campanulata P. Beauv.	Guinéenne	Graine	11
Burseraceae			
Canarium schweinfurthii Engl.	Afrotropicale	Fruit (condiment)	5,9,11,12,14, 15,16
**Dacryodes* sp. (herbier Dhet. 966)	-	Fruit	17
Ceasalpiniaceae			
**Scorodophloeus zenkeri* Harms	Guinéenne	Partie	11
Senna petersiana (Bolle) Lock	Afrotropicale	aérienne Graine	11
Capparaceae			
Capparis erythrocarpa Isert	Zaïroise	Fruit	11
Cleome ciliata Schum. & Thonn.	Afrotropicale	Feuille	11,12
Gynandropsis gynandra (L.) Briq.	Pantropicale	Graine, feuille	11,12
Caryophyllaceae			
Drymaria cordata Willd.	Pantropicale	Plante	11
Clusiaceae			
**Garcinia kola* Heckel	Guinéenne	Ecorce, fruit	3,5,11,12,17
Connaraceae			
Castanola paradoxa (Gilg.) Schellenb.	Guinéenne	Fruit, graine	11
Santaloides afzelii (R. Br.) Schellenb.	Afrotropicale	Fruit	11
Convolvulaceae			
Ipomoea cairica (L.) Sweet	Pantropicale	Tige, Racine	4,11
Cucurbitaceae			
Cucumeropsis edulis (Hook. f.) Cogn.	Guinéenne	Fruit, graine	11
Cucurbita maxima Duchesne	Pantropicale	Fruit	11
C. pepo L.	Pantropicale	Fruit, graine	5,11
Lagenaria siceraria (Mol.) Standl.	Pantropicale	Fruit, graine	5,11
Luffa cylindrica (L.) M.J. Roem.	Pantropicale	Feuille, fruit	11
Momordica charantia L.	Pantropicale	Feuille, fruit, graine	11,16
M. foetida Schum. & Thonn	Afrotropicale	Feuille	1,4,5,11,15
Ebenaceae			
Diospyros canaliculata De Wild.	Afrotropicale	Fruit	11
Euphorbiaceae			
**Erythrococca oleracea* Prain	-	Feuille	11
**Phyllanthus polyanthus* Pax	Guinéenne	Fruit vert	11
Fabaceae			
Abrus precatorius L.	Paléotropicale	Racine, feuille	11

suite de l'annexe 16.1

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Canavalia gladiata (Jacq.) DC.	Paléotropicale	Graine	11
Clitoria ternata L.	Pantropicale	Cosse	11
Crotalaria retusa L.	Paléotropicale	Graine	11
Mucuna pruriens (L.) DC.	Pantropicale	Feuille, cosse	11
Phaseolus adenanthus G.W.F. Mey.	Pantropicale	Tubercule	11
Phaseolus lunatus L.	Pantropicale	Feuille, Graine	11
Psophocarpus palustris Desv.	Afrotropicale	Rhizome, cosse	11
Sesbania bispinosa (Jacq.) Steud.	Pantropicale	Graine	11
Tephrosia linearis (Willd.) Pers.	Afrotropicale	Feuille	11
Vigna unguiculata (L.) Walp.	Pantropicale	Graine, cosse	11
Hippocrateaceae			
Salacia nitida (Benth.) N.E. Br.	Guinéenne	Fruit	11
S. togoica Loes.	Afrotropicale	Fruit	11
Hymenocardiaceae			
**Hymenocardia ulmoides* Oliv.	Afrotropicale	Feuille	11,15
Icacinaceae			
Lavigeria macrocarpa (Oliv.) Pierre	Guinéenne	Fruit	11
Irvingiaceae			
Irvingia gabonensis (Aubr.-Lec.) Baill.	Afrotropicale	Fruit, graine	3,5,9,11,16,17
Klainedoxa gabonensis Pierre	Afrotropicale	Graine	11,15
Lamiaceae			
Hyptis spicigera Lam.	Pantropicale	Feuille, graine	11
Ocimum basilicum L.	Pantropicale	Feuille (condiment)	11
O. gratissimum L.	Paléotropicale	Feuille + condiment	11,15
Leeaceae			
Leea guineensis G. Don	Afrotropicale	Graine	11,16
Linaceae			
Hugonia obtusifolia C.H. Wright	Afrotropicale	Fruit	11
Melastomataceae			
**Dinophora spenneroides* Benth.	Guinéenne	Feuille	11
Meliaceae			
Carapa procera DC.	Afro-malgache	Fruit (huile)	11
Khaya anthotheca (Welw.) C. DC.	Guinéenne	Ecorce (condiment)	11
Melia azedarach L.	Pantropicale	Feuille	11
Menispermaceae			
Dioscoreophyllum cumminsii (Stapf) Diels	Guinéenne	Fruit, tubercule	11,14
Jateorhiza macrantha (Hook.f.) Exell & Mend.	Afrotropicale	Racine	11

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Mimosaceae			
Albizia adianthifolia (Schumach.) W.F. Wright	Afrotropicale	Graine, gomme	11,17
A. zygia (DC.) Macbr.	Afrotropicale	Feuille	11
Entada pursaetha DC.	Paléotropicale	Graine	11
**Pentaclethra macrophylla* Benth.	Guinéenne	Graine	11,14,16
Molluginaceae			
Gisekia pharnacioides L.	Paléotropicale	Feuille	11
Glinus lotoides L.	Pantropicale	Feuille, Tige	11
Mollugo nudicaulis	Afrotropicale	Feuille, Tige	11
Moraceae			
Ficus capreifolia Del.	Afrotropicale	Fruit	1,11
F. exasperata Vahl	Afrotropicale	Fruit	11
F. vallis-choudae Del.	Guinéenne	Fruit, feuille	11
Milicia excelsa (Welw.) Berg	Guinéenne	Feuille, fruit	11
Musanga cecropioides R. Br.	Guinéenne	Fruit, tige (sel)	11
**Myrianthus arboreus* P. Beauv.	Guinéenne	Fruit	5,11,14,15,16
**Treculia africana* Decne	Guinéenne		5,9,11,12,14,15,17
Trilepisium madagascariense DC.	Guinéenne	Fruit, graine	11,16,17
Myristicaceae			
Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb.	Guinéenne	Graine (huile)	11,16
Nyctagynaceae			
Boerhavia diffusa L.	Pantropicale	Feuille, graine, racine	11
Olacaceae			
Diogoa zenkeri (Engl.) Exell & Mendonça	Guinéenne	Fruit	11
Ongokea gore (Hua) Pierre	Guinéenne	Graine (huile)	11
Strombosia grandifolia Hook. f.	Guinéenne	Graine	11,17
S. pustulata Oliv.	Guinéenne	Graine	11,16
S. scheffleri Engl.	Afrotropicale	Graine	4,11
Oxalidaceae			
Oxalis corniculata L.	Cosmopolite	Feuille	1,4,11
O. corymbosa DC.	Pantropicale	Bulbe, feuille	11
Pandaceae			
Panda oleosa Pierre	Guinéenne	Graine (huile)	11,14,15
Pentadiplandraceae			
**Pentadiplandra brazzeana* Baill.	Guinéenne	Fruit	5,8,14
Periplocaceae			
Ectadiopsis oblongifolia (Meisn.) Schl.	Afrotropicale	Fruit	11
Phytolaccaceae			
**Hilleria latifolia* (Lam.) Walter	Afro-américaine	Feuille	5,11,15
**Pytolacca docecandra* L'Herit.	Afro-malgache	Feuille	5,11,12,14,15

suite de l'annexe 16.1

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Piperaceae			
Peperomia pellucida	Pantropicale	Feuille, jeune tige	11,14
Piper guineense Schum. & Thonn.	Guinéenne	Fruit, graine (condiment)	11,14
Portulacaceae			
Portulaca oleracea L.	Cosmopolite	Jeune plante	1,11,12
Talinum triangulare (Jacq.) Willd.	Afro-américaine	Feuille	5,11,14,15
Rhamnaceae			
Maesopsis eminii Engl.	Guinéenne	Fruit	11
Rubiaceae			
Coffea canephora Pierre	Guinéenne	Graine	11
Craterispermum laurinum (Poir) Benth.	Afrotropicale	Ecorce	11
Euclinia longiflora Salisb.	Guinéenne	Fruit	11,16
Heinsia crinata (Afz.) G. Taylor	Afrotropicale	Fruit, Feuille	11
Nauclea diderrichii (De Wild.) Merrill	Guinéenne	Fruit	11
N. latifolia Sm.	Guinéenne	Fruit, Fleur	11
Psilanthus mannii Hook.f.	Guinéenne	Graine	11
Rothmannia longiflora Salisb.	Guinéenne	Graine (huile)	11
Uncaria gambir (Hunter) Roxb.	Paléotropicale	Branche, feuille (condiment)	11
Rutaceae			
Fagara inaequalis Engl.	Afrotropicale	Graine (huile)	11
F. lemairei De Wild.			
Sapindaceae			
Allophyllus africanus P. Beauv.	Afrotropicale	Fruit	4,11,16
Chytranthus gilletii De Wild.	Zaïroise	Fruit	5,11
C. macrobotrys (Gilg.) Exell	Guinéenne	Fruit	5,11,14,16
C. mortehani (De Wild.) De Voldere	Zaïroise	Fruit	11
C. stenophyllus Gilg.	Zaïroise		11
Ganophyllum giganteum (A. Chev.) Hauman	Guinéenne	Fruit	11
Pancovia harmsiana Gilg.	Guinéenne	Fruit	11
**P. laurentii* (De Wild.) Gilg.	Guinéenne	Fruit	11,17
Paullinia pinnata L.	Afro-américaine	Pulpe poudreuse	11
**Sapindaceae* sp. herbier Dhet. 967	-	Fruit	-
Sapotaceae			
Pachystela brevipes (Bak.) Bail.	Afrotropicale	Fruit	1,10,11,14,16
Scoparia dulcis L.	Pantropicale	Plante (thé)	11,14,15
**Synsepalum subcordatum* De Wild.	Pantropicale	Fruit	11
Solanaceae			
Capsicum annuum L.	Pantropicale	Fruit	11,14
Capsicum frutescens	Pantropicale	Fruit (condiment)	5,11,14
Physalis angulata L.	Pantropicale	Fruit (condiment)	1,11,17
P. pubescens L.	Cosmopolite	Fruit	11
Solanum aculeastrum Dunal	Afro-américaine	Fruit (chair)	4,11
S. aethiopicum L.	Afrotropicale	Feuille, Fruit	5,11

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Solanum anomalum Thonn.	Afrotropicale	Fruit (condiment)	11
S. nigrum L.	Cosmopolite	Feuille, fruit	1,2,5,11,14
Sterculiaceae			
**Cola urceolata* K. Schum.	Guinéenne	Feuille, Graine	11,14,15
Verbenaceae			
Lippia multiflora Moldenke	Guinéenne	Feuille (thé)	11
Vitaceae			
Cissus aralioides (Welw. ex Bak.) Planch.	Afrotropicale	Fruit	11
MONOCOTYLEDONES			
Amaryllidaceae			
Curculigo pilosa (Schum. & Thonn.) Engl.	Afrotropicale	Fruit	11
Araceae			
Anchomanes difformis (Blume) Engl.	Afrotropicale	Rhizome	11,15
Arecaceae			
**Laccosperma secundiflorum* (P.Beauv.) Ktze.	Guinéenne	Bourgeon de tige	5,11
Caladium bicolor (Ait.) Vent.	Pantropicale	Rhizome, feuille	-
**Elaeis guineensis* Jacq.	Guinéenne	Fruit (Mosaka), Bg de tige	2,5,9,11,14,16
Commelinaceae			
Aneilema aequinoctiale (P. Beauv.) Kunth	Afrotropicale	Feuille, tubercule	11
Cyperaceae			
Cyperus distans L.	Pantropicale	Rhizome (sauce)	4,11
C. flabelliformis Rottb.	Pantropicale	Feuille (cendre)	11
C. rotundus L.	Cosmopolite	Bulbille, graine	11
Dioscoreaceae			
Dioscorea bulbifera L.	Pantropicale	(Tubercule)	4,5,7,9,11,12,13,15
**D. burkilliana* J. Miège	Afrotropicale	Tubercule	3,7,13
D. cayenensis Lam.	Afrotropicale	Tubercule	3,11,15
D. dumetorum (Kunth) Pax	Afrotropicale	Tubercule	3,7,11,12,13,14
**D. minutiflora* Engl.	Guinéenne	Tubercule	7,11,13,14,15
D. praehensilis Benth.	Afrotropicale	Tubercule	3,5,7,9,11,12,13
D. preussii Pax	Guinéenne	(Tubercule)	7,11,13
**D. sagittifolia* Pax	Afrotropicale	Tubercule	11
D. sansibarensis Pax	Afro-malgache	(Tubercule)	7,11,13
**D. semperflorens* Uline	Guinéenne	Tubercule	3,11,13
Marantaceae			
**Megaphrynium macrostachyum* (K. Schum.) M.-Redh.	Guinéenne	Bourgeon, fruit	11,14
Sarcophrynium brachystachys (Benth.) K. Schum.	Guinéenne	Fruit	11
Thaumatococcus daniellii (Benn.) Benth.	Guinéenne	Arille	11

suite de l'annexe 16.1

Familles et Espèces	Répartition	Parties utilisées	Références
Poaceae			
Digitaria longiflora (Retz.) Pers.	Paléotropicale	Graine	11
Eleusine indica (L.) Gaertn.	Pantropicale	Graine	11
Eragrostis ciliaris (L.) R. Br.	Pantropicale	Graine	11
E. gangetica (Roxb.) Steud.	Paléotropicale	Graine	11
E. tenella (L.) P. Beauv.	Paléotropicale	Graine	11
Oryza sativa L.	Pantropicale	Graine	3,11
Paspalum commersonii Lam.	Paléotropicale	Graine	11
Pennisetum purpureum K. Schum.	Pantropicale	Feuille (jeune)	4,11
Saccharum officinarum L.	Pantropicale	Tige (jus)	11
Sorghum halepense (L.) Pers.	Pantropicale	Graine	11
Zingiberaceae			
**Aframomum angustifolium* (Sonn.) K. Schum	Afro-malgache	Fruit	11,12,14,15,17
**A. giganteum* (Oliv. & Hanb.) K. Schum	Guinéenne	Fruit	11,14,17
**A. letestuanum* Gagnepain	Guinéenne	Fruit	
**A. melegueta* (Rosc.) K. Schum.	Guinéenne	Fruit	3,16
A. sceptrum (Oliv. & Hanb.) K. Schum	Guinéenne	Fruit	11
CHLAMYDOSPERMES			
Gnetaceae			
Gnetum africanum Welw	Afrotropicale	Feuille	5,13,14,15
PTERIDOPHYTES			
Aspleniaceae			
**Asplenium gemmiferum* Schrader	Afrotropicale	Feuille	
Dennstaedtiaceae			
**Lonchitis currorii* (Kook.) Mett.	Guinéenne	Feuille	
**L. gracilis* Alston	Guinéenne	Feuille	
Hypolepidiaceae			
Pteridium aquilinum	Cosmopolite	Jeune feuille	4

LES PLANTES À FRUITS COMESTIBLES D'UNE FORÊT SEMI-CADUCIFOLIÉE : Pobè, au sud-est du Bénin

Nestor SOKPON et Jean LEJOLY

Introduction

La forêt tropicale africaine n'a jamais cessé de jouer son rôle de réservoir alimentaire pour les ethnies forestières qui exercent leurs droits d'usage en s'accomodant des législations forestières classant toutes les forêts comme propriété de l'État (Humbert, 1996, chapitre 84 du présent ouvrage).

En effet, les forêts sont par prédilection les lieux de récolte des bois de service ou de feu, des plantes médicinales et des fruits comestibles des populations avoisinantes. Depuis près de trente ans, les agences des Nations Unies ont accordé une priorité élevée à la redécouverte de la forêt perçue non plus comme une source inépuisable de combustible et de matériaux de construction mais comme une réserve d'aliments originaux (Redhead, 1984).

Les plantes à fruits comestibles de la forêt tropicale africaine ont fait l'objet de travaux au Zaïre (Malaisse, 1979 ; Malaisse et Parent, 1985 ; Mosango et Szafranski, 1985 ; Staner, 1935), au Congo (Makita-Madzou, 1985), au Cameroun (Vivien et Faure, 1988, 1989), en Afrique centrale – Gabon, Cameroun et Centrafrique – (Bahuchet *et al.*, 1989 ; Hladik et Hladik, 1989), au Kenya (Kokwaro, 1990) et au Zimbabwe (Campell, 1987). Il importe aussi de citer la synthèse faite par Kunkel (1984).

Dans le présent chapitre nous présentons l'inventaire des plantes à fruits comestibles (ou fruitiers spontanés) de la forêt semi-caducifoliée de Pobè, au sud-est du Bénin. La disponibilité en fruits est estimée par les mesures de la densité des plantes et de la périodicité de leur production. Nous montrons par ailleurs quels systèmes de culture incluant ces fruitiers sont pratiqués par les paysans de Pobè.

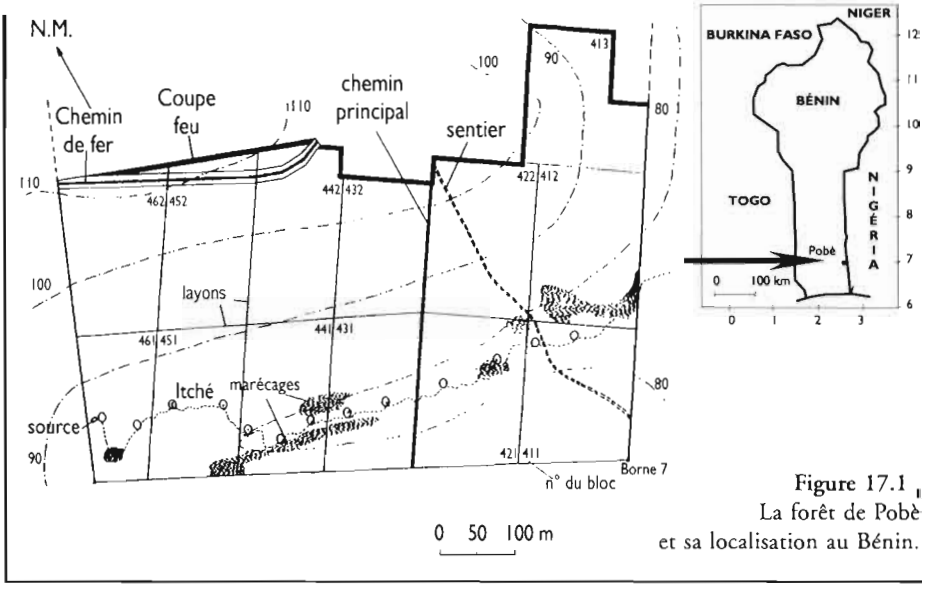


Figure 17.1
La forêt de Pobè
et sa localisation au Bénin.

Milieu et méthodes d'étude

L'étude a été conduite dans une forêt dense naturelle semi-caducifoliée de 115 ha située dans la sous-préfecture de Pobè entre 6°57"20" et 6°58"04" latitude Nord et 2°39"46" et 2°40"45" longitude Est (Figure 17.1).

Cette forêt est caractérisée par un climat du type sub-équatorial avec une pluviosité moyenne annuelle de 1 200 mm et une température moyenne annuelle de 26,8 °C. Elle est située dans le domaine de la Station de Recherche sur le palmier à huile de Pobè qui s'efforce d'assurer sa protection par un gardiennage permanent.

Soixante-sept placeaux de relevés botaniques de 50 m x10 m ont été installés en fonction de l'importance relative des différents types de sols de cette forêt. Tous les fruitiers sauvages se trouvant au sein de ces placeaux ont été systématiquement inventoriés. Chaque espèce est caractérisée par sa densité (nombre de troncs par hectare) ou par sa fréquence spécifique dans le cas des arbustes et des lianes (pourcentage du nombre de relevés contenant l'espèce par rapport au nombre total de relevés).

La présence de ces gardiens n'empêche pas que cette forêt soit le lieu de récolte des bois de service, des bois de feu et des fruits spontanés par les populations de la sous-préfecture de Pobè qui compte environ 20 000 habitants avec un taux d'accroissement annuel d'environ 3 % (recensement de 1989).

Une enquête sur la consommation des fruits dans la région a été menée de façon informelle sur base d'interview auprès d'une vingtaine d'utilisateurs durant l'année 1990. Cette enquête a été complétée par une bibliographie

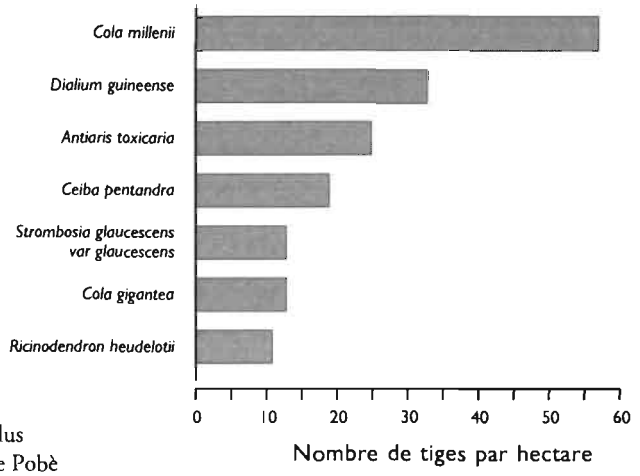


Figure 17.2
Densité des essences à fruits comestibles les plus abondantes de la forêt de Pobè

qui nous a permis de recenser toutes les espèces à fruits comestibles présentes dans cette forêt.

Nous avons ensuite procédé au recensement des différentes formes de culture de ces fruitiers actuellement pratiquées par les populations de Pobè.

Résultats de l'inventaire des espèces fruitières

Au total 63 espèces ont été répertoriées comme plantes à fruits comestibles dans la forêt de Pobè dont 16 seulement sont véritablement recherchées par la population locale (tableau 17.1). Ces espèces sont réparties en 32 familles d'Angiospermes dont les plus importantes sont : les Moraceae (7 espèces), les Sapindaceae (5 espèces), les Fabaceae (4 espèces), les Sterculiaceae (4 espèces), les Rubiaceae (4 espèces), les Apocynaceae (3 espèces) et les Euphorbiaceae (3 espèces). Ces plantes sont essentiellement constituées d'arbres (32 espèces), de lianes (15 espèces), d'arbustes (13 espèces) et d'herbes (3 espèces). Sur ce total de 63 espèces, les populations de Pobè ne recherchent activement que 16 espèces dont 10 arbres, 3 arbustes et 3 herbes, lianes et plantes grimpantes.

Densité des arbres et fréquence spécifique des arbustes, lianes, herbes et plantes grimpantes

Dans la forêt de Pobè, certaines espèces arborescentes à fruits comestibles sont abondantes (nombre d'individus par hectare très élevé) comme *Cola millenii* (57) ainsi que *Dialium guineense* (33), *Antiaris toxicaria* (25), *Ceiba pentandra* (19), *Strombosia glaucescens* var *glaucescens* (13), *Cola gigantea* (13) et *Ricinodendron heudelotii* (11), présentées sur la figure 17.2.

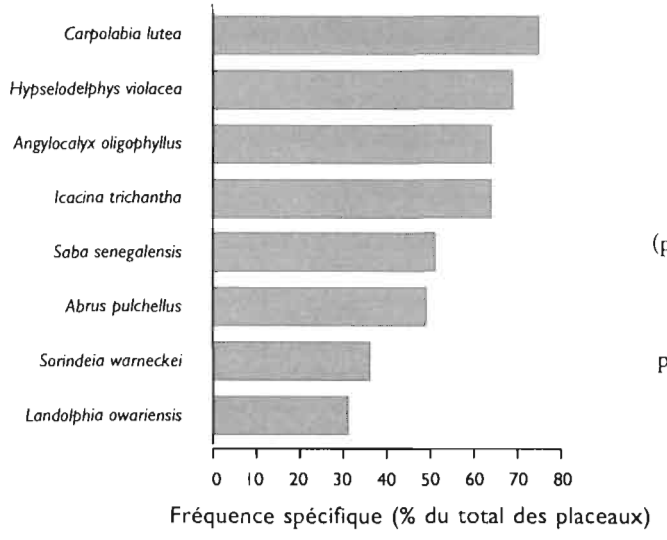


Figure 17.3 Fréquence spécifique (pourcentage du total des placeaux inventoriés contenant l'espèce) des arbustes, lianes et plantes herbacées à fruits comestibles les plus abondantes de la forêt de Pobè

Parmi les arbustes, les lianes et les plantes herbacées à fruits comestibles, certaines espèces de cette forêt présentent des fréquences spécifiques (figure 17.3) également très élevées, notamment *Carpolobia lutea* (75 %) ainsi que *Hypselodelphys violacea* (69 %), *Angylocalyx oligophyllus* (64 %), *Icacina trichantha* (64 %), *Saba senegalensis* (51 %), *Abrus pulchellus* (49 %), *Sorindeia warneckei* (36 %) et *Landolphia owariensis* (31 %).

Périodicité des fructifications

Des fruits comestibles sont disponibles dans cette forêt, toute l'année mais en des proportions très variées car chaque espèce présente une époque de fructification particulière. La période de l'année où l'on trouve le maximum de fruits dans la forêt de Pobè se situe en grande saison sèche (de novembre à mars).

Mode de consommation des fruits

Les parties comestibles de ces fruits sont soit la pulpe, soit la graine, ou bien encore l'une et l'autre, avec des modes de préparation qui diffèrent selon les espèces (tableau 17.1). Dans la plupart des cas, les fruits sont consommés crus (63 %) tandis que les graines sont consommées grillées (6 %) ou bouillies (18 %), plus rarement à l'état cru (5 %). La consommation de la pulpe des fruits représente 16 % du total des espèces répertoriées. Les modes de consommation des fruits peuvent être multiples pour une même espèce et leur somme dépasse alors 100 %.

Tableau 17.1 , Inventaire, phénologie et mode de consommation des fruits des plantes sauvages à fruits comestibles de la forêt naturelle semi-caducifoliée de Pobè (Sud-est, Bénin). Modes de consommation : Fc = fruit cru ; Fb = fruit bouilli ; c = graine crue ; Gg = graine grillée ; Gb = graine bouillie ; i = fruit immature ; P = pulpe ; Ar = arille ; = méricarpe ; E = écorce.

Espèces et familles	Types morpho-logiques	Densité (Nb tiges/ha) ou fréquence spécifique (%)	Période de fructification Mois	Mode de consom-mation
Moraceae				
Antiaris toxicaria	arbre	25	XII-III	Fc
Bosqueia angolensis	arbre	6	III-VI	P ; Gg
Myrianthus arboreus	arbuste	2 %	I-V	Fc
Ficus gnapholocarpa	arbre	I		Fc ; Fb
Ficus sycomorus	arbre	I	VI-XI	Fc
Milicia excelsa	arbre	I	II-IV	Fc
Sapindaceae				
Chytranthus macrobotrys	arbuste	7 %	VII - IX	Gc
Lecaniodiscus cupanioides	arbuste	6 %	IV - V	Fc
Blighia sapida	arbre	5	III - VIII	Fc
Allophylus africanus	arbuste	I %	IV - X	Fc
Blighia sapida	arbre	I	VIII - V	Fc
Sterculiaceae				
Cola millenii	arbre	57	I - V	Fc ; Gc
Cola gigantea	arbre	13	XI - VII	P ; Ar
Hildegardia barteri	arbre	2	II - IV	Gc ; Gg
Cola nitida	arbre	I	X	Fc
Fabaceae				
Angylocalyx oligophyllus	arbuste	64 %	II - VII	Fc
Abrus pulchellus	liane	49 %	I - V	Gb
Canavalia virosa	liane	I %	III - VI	Gb ; Fi
Pterocarpus santalinoides	arbre	I	XII - III	Gg ; Gb ;
Rubiaceae				
Mussaenda elegans	liane	7 %	X - I	Fc
Rothmannia longiflora	arbuste	2 %	XII - III	Fc
Sabicea venosa	liane	I %	VII - I	Fc
Sherbournia bignoniiflora	liane	I %	XI - VIII	Fc
Apocynaceae				
Saba senegalensis	liane	51 %	IV - IX	P
Landolphia owariensis	liane	31 %	VII - IX	P
Landolphia landolphioides	liane	24 %	VII - IX	P
Euphorbiaceae				
Ricinodendron heudelotii	arbre	11	IV - VIII	Gg ; Gb
Antidesma venosum	arbuste	4 %	I - VII	Fc
Tetrorchidium didymostemon	arbre	I	XII - VI	Fc
Mimosaceae				
Pentaclethra macrophylla	arbre	3	I - VIII	Gb
Albizia adianthifolia	arbre	I	I - III	P ; Gb
Parkia bicolor	arbre	I	V - VII	Gb

Tableau 17.1 (suite)

Espèces et familles	Types morpho-logiques	Densité (Nb tiges/ha) ou fréquence spécifique %	Période de fructification Mois	Mode de consom-mation
Celastraceae				
Salacia senegalensis	liane	33 %	III - VI	Fc
Salacia erecta	liane	27 %	III - VI	Fc
Olacaceae				
Olax subscorpioidea	arbuste	19 %	II - VII	Fc
Strombosia glaucescens var glaucescens	arbre	13	IX - XII	Fc
Anacardiaceae				
Sorindeia warneckei	arbuste	36 %	IV	Fc
Spondias mombin	arbre	1	V	Fc
Caesalpiniaceae				
Dialium guineense	arbre	33	XII - II	P ; Gb
Afzelia africana	arbre	2	IV - VIII	Ar
Sapotaceae				
Pachystela brevipes	arbre	1	I - III	Fc
Chrysophyllum albidum	arbre	1	I - V	Fc
Annonaceae				
Cleistopholis patens	arbre	6	VIII - IX	E
Hexalobus monopetalus	arbre	1	V - VIII	Fc
Polygalaceae				
Carpolobia lutea	arbuste	75 %	I - VI	Fc
Marantaceae				
Hypselodelphys violacea	herbe	69 %	XI - III	Fc
Icacinaceae				
Icacina trichantha	liane	64 %	III - VII	Fc
Lamiaceae				
Hoslundia opposita	arbuste	27 %	XI - I	P
Vitaceae				
Cissus cissampeloides	liane	24 %	X	FC
Bombacaceae				
Ceiba pentandra	arbre	19	II - IV	Fi; Gb
Ochnaceae				
Campylospermum flava	arbuste	13 %	III - VIII	M
Zingiberaceae				
Aframomum sceptrum	herbe	6 %	IV - XII	Fc
Capparaceae				
Capparis tomentosa	liane	3 %	VIII - II	Fc
Arecaceae				
Elaeis guineensis	arbre	3	I - XII	Fc; Fb
Burseraceae				
Canarium schweinfurthii	arbre	1	VI - XII	Fc; Gc
Cannaceae				
Canna indica	herbe	1 %	X - XII	Fc
Curcubitaceae				
Momordica charantia	liane	1 %	X - II	Fc

Tableau 17.1 (suite)

Espèces et familles	Types morpho-logiques	Densité (Nb tiges/ha) ou fréquence spécifique %	Période de fructification Mois	Mode de consom-mation
Dichapetalaceae				
Dichapetalum guineense	arbuste	1 %	VIII - XII	P
Irvingiaceae				
Irvingia gabonensis	arbre	1	XII - III	Fc ; Gb
Leeaceae				
Leea guineensis	liane	1 %	VI - XII	Fc
Myristicaceae				
Pycnanthus angolensis	arbre	1	I - IV	Gb
Verbenaceae				
Vitex grandifolia	arbre	1	X	Fb ; P

Les systèmes de culture des fruitiers spontanés pratiquées par les paysans de Pobè

Deux formes de culture de ces fruitiers ont été observées dans la région étudiée : le système lié à la culture du palmier à huile et les « vergers de case ».

• *Le système à palmier à huile*

Il s'agit d'un système agroforestier traditionnel où le paysan installe les cultures vivrières, en particulier le maïs, dans les palmeraies. Le palmier à huile, bien qu'il soit le plus abondant, ne constitue pas la seule composante arborée du système. Tous les arbres spontanés à fruits consommés ou commercialisés par les paysans sont conservés lors du défrichement et entretenus au milieu des champs de cultures vivrières. On y note notamment *Blighia sapinda, Parkia bicolor, Irvingia gabonensis* et *Vitex grandifolia.*

• *Les « vergers de case »*

Sont regroupés sous ce terme les fruitiers spontanés se trouvant derrière la case du chef de ménage ou sous forme de pieds isolés dans la cour de la maison. Généralement ces fruitiers sont mélangés à certains fruitiers comme le manguier (*Mangifera indica*), l'avocatier (*Persea americana*) et le sapotillier (*Achroas sapota*) qui ont été plantés par le paysan. On peut aussi y voir des plantes maraîchères comme le piment (*Capsicum frutescens*) et le gombo (*Hibiscus esculentus*) plantés par sa femme. Parfois ces arbres sont associés avec des plantes médicinales ; c'est le cas, notamment, de l'arrière-cour des guérisseurs traditionnels (Dounias et C.M. Hladik, chapitre 69 du présent ouvrage). La terre de ces vergers est souvent enrichie par les ordures ménagères et par la cendre dégagée des foyers de feu de bois.

Discussion et conclusion

Les forêts tropicales constituent une source et un réservoir potentiel de produits alimentaires. Toutefois, en nous référant à la synthèse de Kunkel (1984), nous avons constaté que la forêt de Pobè contient beaucoup d'espèces comestibles qui ne sont pas actuellement exploitées par les populations avoisinantes. Les fruits sauvages effectivement recherchés par les populations locales de Pobè, ne représentent que 25 % du potentiel de cette forêt en plantes sauvages à fruits comestibles.

Afin que les forêts tropicales puissent jouer pleinement leur rôle en matière de sécurité alimentaire, par les compléments qu'apportent les fruits comestibles, il importe d'en quantifier la production. Le total de la production en fruits des forêts tropicales est généralement élevé ; par exemple, pour la réserve de Makokou au Gabon, Hladik (1981) cite le chiffre de 0,5 tonnes par hectare de matière sèche sous forme de chute annuelle de fruits, avec de très grande variation mensuelle – chiffre obtenu par la méthode des collecteurs de litière. Une étude réalisée par Sokpon et Lejoly (1991) dans la forêt de Pobè, situe le pic de la chute de fruits en février avec une production totale de 0,46 tonnes par hectare et par an, du même ordre de grandeur qu'au Gabon. Au Kenya, la période d'abondance des fruits est située à la fin de la saison de pluies, période au cours de laquelle, on observe un manque d'aliments pour la population kenyanne (Kokwaro, 1990). Dans beaucoup de régions au Zimbabwe, les fruitiers sauvages constituent, surtout en saison sèche, une importante source de produits alimentaires, complétant ainsi les espèces fruitières introduites (Gumbo *et al.*, 1990). De la même façon, Campell-Platt (1980) souligne qu'en Afrique occidentale les fruits du *Parkia bicolor*, sous forme de plats fermentés de « *Dawadawa* », constituent un important aliment de saison sèche. Mais à Pobè, cette période d'abondance des fruits spontanés ne correspond pas à une période de soudure pour la population qui cultive le maïs, comme aliment de base, pendant les deux saisons de pluies.

Lors des défrichements, les arbres ayant un intérêt économique pour les paysans sont généralement épargnés et entretenus. Cette pratique engendre des agroécosystèmes où les arbres se trouvent disséminés de manière éparse dans les cultures vivrières. La composante « arbre » de ce système comprend aussi bien les arbres spontanés que ceux qui ont été plantés par les paysans pour divers usages. Les deux formes de culture des fruitiers spontanés ou subspontanés observées à Pobè sont généralement pratiquées dans tout le sud du Bénin (Sokpon, 1994). Cette pratique a été également citée au Kenya (Kolwaro, 1990), au sud du Cameroun (Bahuchet *et al.*, 1989) et au Zimbabwe (Campell, 1987).

Notre étude a permis de mettre en valeur le rôle primordial que jouent les forêts naturelles dans la satisfaction des besoins fondamentaux des populations qui vivent à proximité de ces écosystèmes. La connaissance de ces plantes et de leur utilité sur le plan alimentaire est d'une grande nécessité. Cependant, ces études doivent être complétées par la quantification des fruits comestibles produits. De plus, la maîtrise de la sylviculture de ces essences et surtout celle des légumineuses est capitale pour l'amélioration des systèmes agroforestiers traditionnels dans lesquels elles sont actuellement cultivées.

Remerciements

Nous remercions la Fondation Internationale pour la Science (F.I.S., Stockholm, Suède) pour avoir financé cette étude et la Station de Recherche sur le palmier à huile de Pobè pour nous avoir accueillis sur place.

Références

Bahuchet, S., Hladik, C.M., Hladik, A. et Dounias, E. (1989). Les stratégies agricoles complémentaires de la chasse et de la pêche. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds), *Se nourrir en forêt équatoriale*. pp. 31-34 (Paris: UNESCO/MAB/CNRS)

Campell, B.M. (1987). The Use of Wild Fruits in Zimbabwe, *Economic Botany*, **41** 375–385

Campell-Plat, G. (1980). African locust bean (*Parkia* species) and its West african fermented food product, dawadawa. *Ecology of Food and Nutrition*, **9**, 123–132

Dounias, E. et Hladik, C.M. (1996). Les agroforêts Mvae et Yassa du Cameroun littoral: fonctions socioculturelles, structure et composition floristique. *Chapitre 69 du présent ouvrage*, pp. 1103–1126

Gumbo, D., Mukamuri, B., Muzondo, M. et Scoones, I. (1990). Indigenous and exotic fruit trees: Why do people want to grow them? In R.T. Prinsley (Ed.) *Agroforestry for sustainable production: Economic Implications*, pp. 185–214, London, Commonwealth Science Council

Hladik, C.M. (1981). Diet and the evolution of feeding strategies among primates. In: Harding, R.S.O. et Teleki, G. (eds) *Omnivorous Primates. Gathering and Hunting in Human Evolution*, pp. 215–254 (New York: Columbia University Press)

Hladik C.M. et Hladik, A. (1989) Les produits de la forêt dense. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds), *Se nourrir en forêt équatoriale*. pp. 14–16 (Paris: UNESCO/MAB/CNRS)

Humbert, G. (1996). Vers de nouvelles règles juridiques pour la gestion des forêts tropicales: l'exemple des pays membres de l'Organisation Africaine du Bois. *Chapitre 84 du présent ouvrage*, pp. 1297–1302

Kokwaro, J.O. (1990). Seasonal traditional fruits and vegetables of Kenya. *Proceedings of the twelfth plenary meeting of AETFAT Symposium* VIII, pp. 911–928

Kunkel, G. (1984). *Plants for Human consumption*. (Koenigstein/W. Germany : Koeltz Scientific books)

Makita-Madzou, J. P. (1985). *Étude morphologique et phytogéographique des fruits comestibles de la flore spontanée du Congo*. Thèse de 3è cycle–Université d'Orléans

Malaisse, F. (1979). Ecologie et Phénologie des produits sauvages comestibles d'origine végétale dans l'aire des forêts claires Zambeziennes. In: *Taxonomic Aspects of African Economic Botany. Proceedings of the IX plenary meeting of AETFAT*, Las Palmas de Gran Canaria, 18-23 March 1978, pp. 91–98

Malaisse, F. et Parent, G. (1985). Edible wild vegetable products in the Zambezian woodland area: a nutritional and ecological approach. *Ecology of food and nutrition*, **18**, 43–82

Mosango, M. et Szafranski, F. (1985). Plantes sauvages à fruits comestibles dans les environs de Kisangani (Zaïre). *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée* **32**,177–190

Redhead, J. (1984). *Broadening the food base with traditional food plants*. Nutrition Consultant Reports Series n° 74 (Rome : FAO)

Sokpon, N. (1994). Tenure foncière et propriété des ligneux dans les systèmes agroforestiers traditionnels au Bénin. *Ann. Fac. Sc., Kisangani*, n° spécial pp. 115–122

Sokpon, N. et Lejoly, J. (1991). Phénologie et production de litière dans la forêt naturelle semi-décidue de Pobè (Sud-Est Bénin). Actes 2.2. Xè Congrès forestier mondial. *Revue Forestière Française*. Hors série n°**2**. pp. 171–176

Staner, P. (1935). Plantes congolaises à fruits comestibles. *Publ. INEAC Série Scientifique* 4, 1 - 56

Vivien J. et Faure, J.J. (1988). Fruitiers de la forêt, *Fruits* 43

Vivien J. et Faure, J.J. (1989). Fruitiers de la forêt, *Fruits* **44**

LES PYGMÉES CAMEROUNAIS FACE À L'INSUFFISANCE
des produits alimentaires végétaux de la forêt équatoriale

Jean-Félix LOUNG

Introduction

Quelle que soit leur aire de peuplement, les trois groupes pygmées du Cameroun, à savoir les Baka, les Bakola et les Medzan, constituent le seul ensemble ethnique de la zone équatoriale du pays qui se trouve confronté à un important problème alimentaire : les difficultés de ravitaillement en féculents, denrées végétales essentielles dans leur régime alimentaire. Depuis des temps immémoriaux, ces chasseurs-collecteurs traditionnels comblaient leurs besoins en ajoutant aux ressources forestières des produits agricoles amylacés obtenus auprès de leurs voisins Bantous, Oubanguiens ou Soudanais. Mais à partir de l'époque coloniale, le système d'approvisionnement auprès des agriculteurs s'est perturbé à des degrés variables selon les secteurs. Face à cela, certaines familles ont pu réagir efficacement en parvenant à pratiquer elles-mêmes une agriculture assez productive pour assurer leur autosuffisance ; par contre, la situation de la majeure partie de la population demeure préocupante.

Les difficultés alimentaires résultant de cet état de choses concourent pour beaucoup au malaise socio-économique qualifié « problème pygmée » dans la communauté nationale. Outre leurs conséquences nutritionnelles défavorables, et les « incidents... très nombreux, quotidiens presque » opposant certains Pygmées à leurs voisins agriculteurs à cause des « nombreux vols effectués par eux dans les plantations des villages » (Althabe, 1965, p. 563), divers observateurs ont remarqué que ces difficultés contribuent considérablement à la dépendance et à la subordination vis-à-vis des ethnies agricultrices (Loung, 1959, p. 374 ; Althabe, *ibid*; Francis et Hennink, 1990, pp. 22-23). Aussi l'Unité de Pygmologie, créée en 1980 à l'Institut des Sciences Humaines de Yaoundé sur la demande du Ministère des Affaires Sociales, pour en-

treprendre des recherches dont les résultat permettraient au Gouvernement de concevoir et de mettre en œuvre des actions appropriées visant à améliorer les conditions générales de vie des Pygmées, a-t-elle dû consacrer à l'étude de ces difficultés une partie appréciable de ses travaux, organisés dans les aires de peuplement des deux principaux groupes : les Baka et les Bakola.

Il s'agissait, entre autres, avant de formuler des propositions sur les mesures à prendre, d'élucider les points ci-après :

- Le recours aux féculents agricoles est-il pour les Pygmées une nécessité ou une solution de facilité ?
- S'il s'agit d'une nécessité, comment s'explique-t-elle, et quelles mesures prendre pour y remédier ?
- Dans le cas contraire, pourrait-on, eu égard aux fâcheuses conséquences socio-économiques induites, mener avec succès une campagne de sensibilisation visant à revaloriser les produits de collecte ?

Pour répondre à ces question, il fallait notamment inventorier les diverses denrées végétales comestibles offertes par la forêt, évaluer les disponibilités et la contribution de celles-ci dans la couverture des besoins, et déterminer si les Pygmées délaissent les denrées sauvages pour consommer plutôt des produits agricoles.

Une première publication a exposé la situation dans l'aire du peuplement Bakola (Loung, 1996). Aussi la présente mise au point est-elle consacrée davantage aux comparaisons avec l'aire du peuplement Baka.

Méthodes et sites d'étude

Les travaux ont eu lieu à Nkouambpoer I et Bidjouka pour les Bakola (figure 18.1), et à Salapoumbé et Nguilili pour les Baka. Dans chaque secteur, une enquête préliminaire a permis de classer les ménages en six catégories, selon l'importance respective de la production d'hydrates de carbone par la collecte ou la pratique de l'agriculture d'une part, et d'autre part du ravitaillement chez les agriculteurs oubanguiens ou bantous et chez les congénères : les collecteurs – les collecteurs-agriculteurs – les agriculteurs-collecteurs – les agriculteurs en maturation – les agriculteurs autosuffisants – les agriculteurs confirmés (pour une description détaillée de ces catégories, voir Loung, 1996).

C'est dans les trois premières catégories de ménages qu'a été constitué l'échantillon d'enquêtés. Dans chaque zone, quatre à cinq communautés ont été retenues eu égard à la localisation des territoires de parcours respectifs ainsi qu'à la présence de personnes suffisamment lettrées pour servir d'auxiliaires dans leur milieu. Chez les Bakola, dont environ 90 % des campements résidentiels (*mbóga*) se situent dans les massifs forestiers, les communautés

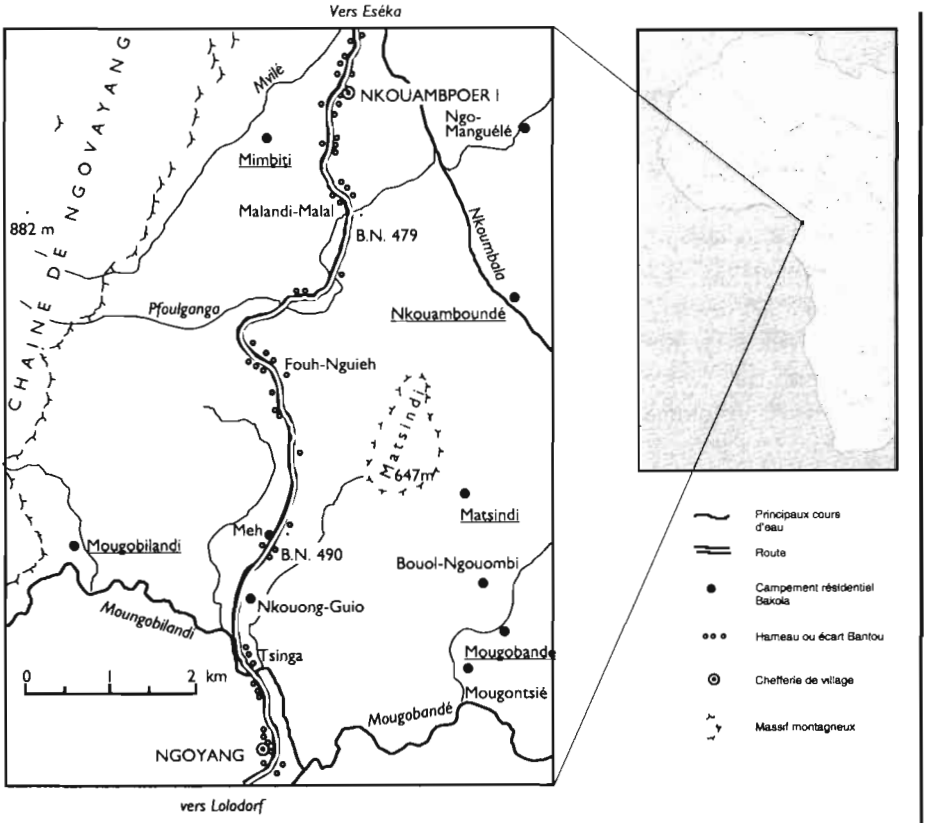


Figure 18.1
Localisation des sites d'étude (noms soulignés) des groupes Pygmées Bakola du Cameroun.

choisies vivent toutes en forêt. Par contre, chez les Baka, installés en totalité au bord des routes et pistes dans des hameaux (*gbá*) groupant souvent plusieurs lignages de clans différents, l'échantillon a été constitué au niveau des campements permanents (*bálá*) situés en forêt et dont la population apparentée forme les véritables communautés fondamentales de l'ethnie.

Les enquêtes ont été menées principalement selon la méthode de l'observation participative complétée par des entretiens avec les informatrices (la collecte des produits végétaux étant une activité avant tout féminine) et les informateurs choisis dans l'échantillon ou à l'extérieur. Elles se sont déroulées non seulement lorsque les ménages séjournent dans les campements résidentiels des Bakola ou les campements permanents des Baka, mais aussi pendant les expéditions de chasse, qui se succèdent au cours du cycle saisonnier annuel, permettant aux communautés d'exploiter la majeure partie de leurs territoires de parcours.

En plus de mes passages sur le terrain, à raison de quatre semaines par saison, le recours aux enquêteurs pygmées a permis de relever régulièrement les quantités de produits collectées par les ménages enquêtés. Et grâce au dense réseau de rivières et ruisseaux servant de repères, l'utilisation de photographies aériennes aux échelles 1/50 000 ou 1/20 000 a facilité l'estimation des superficies exploitées. Enfin, la contribution de chaque produit dans la couverture des besoins a été déterminée non seulement par l'établissement du rapport entre la quantité collectée et l'effectif de consommateurs, mais aussi, selon le cas, par le biais du nombre hebdomadaire de repas dans lesquels cette denrée figure au menu. Le repas du soir a été retenu comme référence : il est le plus important, et en général l'ensemble du ménage y participe. Quant aux collations, toutes celles d'une journée, prises individuellement ou par une partie du ménage, ont été comptabilisées comme équivalant à un repas ; car l'essentiel de leur menu se compose soit des restes de la veille auxquels s'ajoutent quelques compléments (un peu de bâton de manioc, de plantain, etc.), soit de fruits ou de miel lorsqu'il y en a.

Les enquêtes se sont déroulées de juillet 1983 à juin 1985 chez les Bakola, à Bidjouk et principalement à Nkouambpoer I, (respectivement 38 et 47 ménages). Chez les Baka, seules les enquêtes préliminaires ont été effectuées à Salapoumbé (89 ménages) et Nguilili (114 ménages). Cependant, les données collectées ont été enrichies par des apports résultant d'autres recherches qui impliquaient les Pygmées : citons notamment l'exécution du programme interdisciplinaire d'anthropologie alimentaire dans la région de Campo par une équipe camerouno-européenne comprenant les membres de l'Unité de Pygmologie (dont la plus grande partie des résultats est présentée dans les chapitres 5, 14, 19, 25, 29, 30, 34, 55, 60, 61 du présent ouvrage) et l'étude menée dans l'arrondissement de Lomié par l'Oganisation Néerlandaise de Développement (SNV) sur le rôle des femmes Baka dans le ravitaillement (Francis et Hennink, 1990), ainsi que ma participation à diverses études entreprises de 1991 à 1994, par le WWF (Loung, 1991), la Banque Mondiale (Loung, 1992), ECOFAC et la SNV (Dongmo et Loung, 1993a, 1993b ; Loung, 1994) pour préparer des projets de développement dans l'aire du peuplement Baka.

Le peuplement de la zone étudiée se présente ainsi :

- à l'Est de la route Eséka-Lolodorf, celles de Nkouambounde, Matsindi et Mougobandé ; cette contrée d'environ 290 km², circonscrite par le Nyong au Nord ainsi que par des bandes d'habitat bantou sur ses trois autres côtés, et parsemée de nombreux îlots de forêt secondaire, comptait alors 14 communautés totalisant 216 membres, soit 1,35 km² par personne ;
- à l'Ouest, celles de Mimbiti et Mougobilandi ; ici règne la forêt primaire sur la chaîne de Ngovayang ; les 6 communautés vivant là totalisaient 143 membres et disposaient d'environ 230 km², soit 1,60 km² par personne.

Ces deux secteurs, représentent la situation moyenne dans laquelle se trouvent les 3/4 des 3 500 Bakola, rassemblés de part et d'autre de l'axe Nkouambpoer I-Lolodorf-Bipindi-Kribi, sur seulement 520 km².

À titre comparatif, l'arondissement de Moloundou qui s'étend sur 15 000 km², compte environ 10 000 Baka.

L'ensemble des éléments ainsi recueillis nous permet d'évaluer la situation, à savoir si la forêt équatoriale camerounaise produit une quantité suffisante de féculents, produits de base du régime alimentaire.

Saisonnalité de la production végétale : abondance et pénurie

Que ce soit dans le domaine atlantique ou le domaine congolais, (selon les zones phytogéographiques de Letouzey, 1968 et 1985), la forêt équatoriale camerounaise offre un large éventail de ressources alimentaires végétales : pousses et jeunes feuilles, fruits pulpeux, amandes, graines, tubercules et champignons, auxquels s'ajoute le miel. Il importe d'en examiner les caractères de production, le rôle de chaque type de denrée dans l'alimentation, et les disponibilités annuelles par rapport aux effectifs de consommateurs.

On sait que si la forêt équatoriale est verte toute l'année, les facteurs climatiques y régissent cependant le cycle biologique des végétaux. Les aires de peuplement bakola et baka, situées au Sud du cinquième parallèle, se trouvent dans la partie de la zone équatoriale camerounaise ayant quatre saisons ; celles-ci se succèdent schématiquement de la manière suivante, en se référant par exemple à la terminologie bakola :

- grande saison sèche (*siu*), de décembre à février ;
- petite saison des pluies (*lábe*), de mars à juin ;
- petite saison sèche (*nkúlô*), en juillet et août ;
- grande saison des pluies (*fuú*), de septembre à novembre.

Toutefois les moyennes annuelles des précipitations (Suchel, 1971) varient du simple au double entre les aires de répartition des Bakola et des Baka – respectivement la région de Kribi (2970 mm) et celle de Moloundou (1502 mm).

Compte tenu des effets du cycle saisonnier, chaque produit se récolte en général pendant une période déterminée. La plupart des pousses, des jeunes feuilles et des champignons sont disponibles en saison de pluies, avec une abondance particulière des champignons en septembre-octobre. La plupart des fruits parviennent à maturité à partir de la mi-juin, et leur collecte s'échelonne jusqu'en novembre suivant une sorte de relais entre les espèces : par exemple, les « mangues sauvages » (fruits de l'*Irvingia gabonensis*) tombent de juin à août, et les drupes du « noisetier sauvage » (*Coula edulis*) de la mi-août à novembre ; la principale récolte de miel a lieu de la mi-juin à début août ; les tubercules d'ignames sauvages sont consommables de juillet à mars, chaque espèce l'étant

pendant trois à quatre mois au cours de cette période. En somme, la presque totalité des produits alimentaires végétaux offerts par la forêt équatoriale camerounaise ne sont disponibles que pendant une durée restreinte.

Pour les Pygmées Bakola, l'année se répartit grosso modo en deux périodes : une époque d'abondance (*péle pwaa*) caractérisée par la disponibilité d'un large éventail de produits comestibles, ainsi que par la profusion de plusieurs denrées ; et un temps de pénurie (*péle bíyô*) marqué par l'absence de nombreux produits ainsi que par la relative rareté de ceux qui existent. La période faste commence vers la mi-juin, avec le début de la récolte du miel, et se termine pratiquement à la fin de la grande saison des pluies ; les pousses et jeunes feuilles sont nombreuses ; toutes les espèces de fruits parviennent à maturité les unes après les autres, avec une sorte de relais entre elles ; toutes les variétés de champignons croissent, les unes apparaissant dès avril, et la grande saison des pluies en offrant le maximum ; les tubercules de quelques espèces d'ignames sauvages, notamment ceux de *Dioscorea mangenotiana* et de certains plants de *D. praehensilis*, sont consommables de juillet à septembre-octobre. Par contre la grande saison sèche et la petite saison des pluies constituent une période de pénurie, avec le retrécissement de l'éventail de produits disponibles (Althabe, 1965, p. 563). Cependant, plusieurs espèces d'ignames sauvages sont consommables de novembre-décembre à mars : *D. praehensilis, D. burkilliana*, etc ; d'autre part, sur les interfluves, les pousses et jeunes feuilles des plantes, ainsi que plusieurs espèces de champignons, commencent à se multiplier après l'arrivée des pluies.

Seuls quelques produits sont disponibles toute l'année : les noix de palme, la sève de palmier à huile et de palmier raphia (qui devient du vin de palme après fermentation), certains champignons de bas-fonds humides, les pousses ou jeunes feuilles de quelques lianes et arbustes, etc. Et rares sont ceux dont on peut constituer des réserves : amandes d'*Irvingia gabonensis*, de *Panda oleosa* et de *Poga oleosa*, séchées au soleil ou sur une claie au-dessus du foyer ; noix de *Coula edulis* entreposées sur la claie-plafond de la cuisine ; graines séchées de *Treculia africana*... Mais, exceptées les amandes de *Coula edulis* toutes ces denrées disponibles en permanence ou conservables ne jouent en général qu'un rôle secondaire dans l'alimentation.

Densité et production des espèces à graines amylacées

Parmi les cinq essences produisant des graines amylacées, on peut distinguer trois catégories : d'une part, *Coula edulis* et *Gilbertiodendron dewevrei*, arbres assez nombreux qui présentent un réel intérêt par la quantité non négligeable de leur production, mais se cantonnent chacun dans un domaine forestier, à savoir respectivement le domaine atlantique au Sud-Ouest et le

Tableau 18.1 | Graines amylacées et ignames sauvages collectées par les ménages enquêtés dans cinq villages de la zone de Nkouambpoer I.

	Graines de *Coula edulis* (poids en kg rapportés en 1984)	Ignames sauvages (kg collectés en 1984-85)
Sites d'étude :		
Nkouambounde	178	85,2
Matsindi	146	101,4
Mougobandé	163	97,5
Mimbiti	251	56,5
Mougobilandi	214	71,6
MOYENNE par ménage	190	82,4

congolais au Sud-Est (Letouzey, 1968 ; 1985) ; d'autre part, *Pentaclethra macrophylla*, qui se trouve dans les deux zones mais fournit une production réduite à cause de sa faible densité spatiale ; et enfin *Treculia africana* et *Calpocalyx brevibracteatus*, arbres rares, qui jouent un rôle accessoire.

• Le « noisetier sauvage », *Coula edulis* est l'une des essences caractéristiques du domaine atlantique. D'après les comptages effectués dans la zone de Nkouambpoer I, sa densité spatiale moyenne avoisine 20 arbres au km^2 en forêt primaire, et dépasse parfois 50 dans quelques portions. Signalons que dans l'aire de peuplement bakola, la présence par endroits de petits massifs presque homogènes a inspiré un toponyme désignant le petit bois de noisetiers (*Mangumó* ou *Namangumó*), que portent plusieurs campements résidentiels et certaines portions de forêt. Ordinairement, environ 2/5 des arbres adultes fructifient. Quelques pieds se distinguent soit par la constance interannuelle de leur production abondante, pratiquement sans amandes avortées (*pfúa*), soit par la grosseur exceptionnelle de leurs drupes, avec un diamètre dépassant la dimension habituelle de 3 à 3,5 cm ; dans certains secteurs, on les baptise de noms suggestifs tels que « les cents hottes » (*Minkúebúya*), ou « à grosses noix » (*Námbwánéni*). Signalons par ailleurs que le terme *mbwa* désigne uniquement l'amande de noisetier. L'ensemble de ces termes illustre la place qu'occupe *Coula edulis* dans l'univers bakola.

Pendant la période de chute des fruits, à savoir habituellement de la mi-août à début novembre, les enfants effectuent des tournées quotidiennes pour en ramasser aux alentours du *mbóga* (campement résidentiel) ou du *ngyágú* (campement de chasse), dans un rayon d'environ 1 km. Deux à trois fois par semaine, les femmes organisent avec les jeunes filles et les adolescents des sorties plus lointaines. Les hommes rapportent des amandes sorties de leur coque lorsqu'ils ont une charge légère de gibier au retour de la chasse. Par ailleurs, des incursions de deux ou trois jours dans un secteur forestier particulier sont pratiquées par un petit groupe de quelques personnes.

On ne peut généralement pas établir avec précision la quantité d'amandes effectivement collectée. En effet, une partie non négligeable, dont l'importance varie selon les cas mais n'excède pas le quart de la récolte totale, est croquée sur les lieux de ramassage ; et suivre tous les membres des ménages enquêtés dans leurs déplacements en forêt s'avère quasiment impossible. De toute manière, ce type de consommation constitue l'une des collations quotidiennes, et la quantité rapportée au *mbóga* ou au *ngyágú* représente tout de même un ordre de grandeur de la production. En 1984, la partie de la récolte rapportée par chacun des cinq ménages enquêtés pendant la période de collecte (fin août à début novembre, cette année-là) correspond à une moyenne de 190 kg (tableau 18.1). Selon les Bakola, la fructification a été relativement bonne cette année-là.

Une partie des amandes rapportées au campement se consomme crue ; l'autre se prépare en « *bumbo* », à savoir grillée, écrasée et cuite après empaquetage dans les feuilles de marantacées ou de bananier : cette pâte se mange plus aisément que les amandes crues, et constitue une collation consistante.

• *Gilbertiodendron dewevrei* est un arbre qui, parfois sur plusieurs hectares, voire plusieurs dizaines d'hectares, se rencontre « en peuplement pratiquement pur, notamment dans les fonds de vallées et sur les pentes ou au voisinage, ... dans les basins... du Dja, de la Boumba, de la Ngoko et de la Sangha » (Vivien et Faure, 1989). Aucune mesure de la production n'a pu être réalisée dans la région. Cependant, au Zaïre, Ichikawa (1996, chapitre 47 du présent ouvrage), reprenant les données de Hart et Hart, a montré l'importance de cette production, très utilisée (un quart de la consommation totale) durant le pic de fructification (de septembre à novembre).

• *Pentaclethra macrophylla* est présent dans les deux domaines forestiers, mais à faible densité (en moyenne, 3 à 4 arbres adultes au km^2 en forêt primaire), sauf dans le bassin du Dja où il est plus abondant. La déhiscence des gousses, projetant les graines au loin, n'en facilite pas la collecte. Dans l'aire de peuplement bakola, la quantité récoltée assure aux ménages un repas en moyenne par quinzaine dans les zones à faible densité, et un par semaine dans les secteurs mieux pourvus, pendant la période de collecte. Les graines, bouillies et découpées en cossettes, sont détoxifiées par trempage dans l'eau pendant 24 heures (au moins) avant consommation.

• *Treculia africana* présent, lui aussi, dans les deux domaines forestiers, est relativement rare et de productivité faible. L'arbre porte certes sur son tronc et ses grosses branches d'énormes fruits pesant en moyenne 8 à 9 kg ; cependant, leur nombre se limite au maximum à un peu plus d'une dizaine dans les meilleurs cas. Les graines, disponibles en quantitié modique, jouent

un rôle accessoire dans l'alimentation : le plus souvent, elles se consomment grillées, comme des cacahouètes ; en outre, elles servent occasionnellement à lier des sauces.

- *Calpocalyx brevibracteatus*, essence encore plus rare, est présente seulement dans l'aire de peuplement bakola ; ses graines, bouillies, pourvoient aux collations de temps à autre.

Production des ignames sauvages

Les tubercules d'ignames sauvages sont presque tous rapportés au campement pour la cuisson, contrairement à ce qui se passe pour les amandes de *Coula edulis*, dont une partie non négligeable est consommée sur le lieu de collecte, échappant ainsi à l'enregistrement des quantités récoltées par les ménages enquêtés.

Aire de peuplement bakola

Dans la zone de Nkouambpoer I, aire de peuplement bakola, il a donc été possible de mesurer les quantités collectées par les cinq ménages enquêtés pendant le cycle saisonnier allant de juillet 1984 à juin 1985 dans chacun des sites d'enquête. La moyenne est de 82,4 kg par ménage (tableau 18.1).

D'autre part, j'ai participé à sept sorties de collecte ayant eu lieu à différents endroits de la zone, et relevé les quantités de tubercules acquises. Signalons à ce propos que chez les Bakola, la recherche des ignames sauvages n'est jamais organisée à titre d'activité spécifique, comme le ramassage des noix de *Coula edulis* ; elle s'effectue essentiellement de juillet à octobre, lors des parties de chasse aux rats de Gambie, aulacodes, athérures, etc., que les femmes entreprennent par petits groupes, en général une à deux fois par semaine lorsque la communauté se trouve au *mbóga* (campement résidentiel), et au moins deux fois pendant les expéditions de chasse. Les participantes prospectent un peu plus de 1 km^2 pour chercher les terriers et autres gîtes ; elles en profitent pour collecter également tout ce qu'elles découvrent : champignons, brèdes, escargots, chenilles, etc. Il arrive aussi que les hommes trouvent des ignames sauvages au cours de leurs sorties en forêt ; mais cet apport est épisodique.

Dans les 9,3 km^2 explorés au cours des sept sorties, 684 plants ont fourni 102,5 kg de tubercules consommables, soit en moyenne 73,5 plants et 11 kg par km^2. Cette récolte se répartissait entre *D. mangenotiana* (62 %), *D. burkilliana* (27 %) et *D. praehensilis* (11 %). Les femmes ne prenaient pas la peine de déterrer *D. minutiflora*, espèce pourtant la plus fréquente, mais improductive dans la région (elle ne donne que de nombreuses digitations fibreuses). Il en était également ainsi d'une part pour la forme âgée de *D.*

mangenotiana (appelée *pengye*), dont le tubercule fibreux est immangeable, et d'autre part pour la forme âgée de *D. burkilliana*, devenue stérile ; les tiges de tels plants ont en général un diamètre excédant largement 1,5 cm.

En outre, les collecteuses rejetaient de nombreux tubercules inconsommables, parce que ayant amorcé leur phase de dégénérescence ou rendus inconsommables parce que trop fibreux (Loung, 1996). Le nombre de plants utiles se limitait ainsi à 37 % des produits du déterrage.

Ainsi s'explique le fait que, chez les femmes bakola, la recherche d'ignames sauvages ne constitue pas une activité spécifique comme le ramassage de drupes de *Coula edulis*.

Aire de peuplement baka

L'aire de peuplement baka est par contre nettement mieux fournie en ignames sauvages que celle des Bakola, ainsi que le soulignent Hladik et Dounias (1996, chapitre 14 du présent ouvrage). Pendant le cycle saisonnier allant de septembre 1985 en août 1986, j'ai pu noter quatre faits significatifs :

- un nombre plus élevé d'espèces productives, à savoir au moins cinq à six par zone, parmi lesquelles figurent *D. minutiflora* et *D. smilacifolia* ;
- l'importance de *D. burkilliana* et *D. praehensilis*, espèces nettement plus fréquentes ici qu'à Nkouambpoer I, et surclassant de loin *D. mangenotiana* ;
- la présence d'une autre espèce à tubercules *Dioscoreophyllum cumminsii*, Ménispermacée ;
- une proportion de tubercules comestibles nettement plus importante qu'à Nkouambpoer I ; mais les effectifs plus nombreux de consommateurs ne permettent pas une meilleure couverture des besoins.

À l'occasion d'une enquête socio-économique organisée en mars 1991 par le World Wildlife Fund pour la création d'une réserve de faune au lac Lobéké, j'ai eu des entretiens sur les densités de tubercules sauvages avec les Baka et les Bangando (ethnie oubanguienne) de Mbangoye II, Mbatika et Dioula, villages situés entre Salapoumbé et Nguilili. Dans les deux premières localités, mes interlocuteurs se sont contenté de dire que des densités élevées se trouvent seulement dans quelques portions très limitées de leur territoire.

Discussion

Résumons d'abord les faits. Un facteur déterminant relativise les disponibilités en produits végétaux comestibles offerts par la forêt : la prééminence des denrées les unes par rapport aux autres selon l'importance de leur rôle respectif dans la couverture des besoins physiologiques et gastronomiques. Cette situation se traduit par une classification en catégories hiérarchisées

établies sur la base du genre d'éléments nutritifs, adjuvants ou gustatifs fournis (Loung, 1996). Cette classification traduit clairement la spécificité de chaque catégorie de produits alimentaires végétaux, ainsi que la non-interchangeabilité entre les denrées de catégories différentes. Et de fait, la pénurie ou le manque de féculents ne peuvent pas être compensés par l'abondance de brèdes, d'amandes à sauce, de fruits pulpeux, etc.

La moyenne requise par personne pour les deux catégories de produits végétaux d'importance primordiale ou majeure s'élève à environ 860 g de féculents, et 130 g de brèdes et sauce. Restait donc à savoir si la forêt offre aux effectifs de consommateurs concernés la quantité requise de ces deux catégories de produits. Les observations accomplies ont permis de constater une insuffisance très marquée de féculents, contrairement à la surabondance d'amandes et graines oléoprotidiques, de brèdes, etc. Et cette inadéquation entraîne le caractère discriminatoire de la quête alimentaire : les féculents sont collectés systématiquement, alors que de nombreux produits végétaux d'autres catégories ne le sont que partiellement. L'apport des féculents sauvages couvre en moyenne 25 % de la quantité des produits amylacés nécessaires aux Pygmées.

Une collecte moyenne s'élevant à 190 kg d'amandes de *Coula edulis* et 82 kg de tubercules d'ignames sauvages, à laquelle s'ajoutent le miel et les noisettes consommées sur les lieux de ramassage, ainsi que des apports épisodiques de graines de *Pentaclethra macrophylla*, *Treculia africana*, etc., cela représente environ un 25 % de la quantité de produits amylacés nécessaire à un ménage moyen bakola. Et la même situation se retrouve pratiquement chez les Baka.

Il est évident que les féculents sauvages couvriraient les besoins de consommateurs nettement moins nombreux. Dans les conditions actuelles, la population bakola aurait pu jouir de l'autosuffisance dans la zone de Nkouambpoer I avec un effectif limité à 90 personnes, au lieu de 359.

Les observations sur le cycle de développement des ignames sauvages en forêt (Loung, 1996) ne permettent donc pas d'envisager que les ignames sauvages puissent, dans certaines forêts, contribuer de façon significative, à couvrir les besoins des Pygmées en féculents.

En somme, si la densité des plants productifs était suffisamment élevée, et si les aptitudes génétiques étaient meilleures, les essences à amandes ou graines amylacées et les ignames sauvages pourraient contribuer à couvrir amplement les besoins de Pygmées moins nombreux, ne serait-ce que dans les vastes arrondissements à faible population bantoue : Moloundou, Ngoïla, Mbang, Mintom II, Djoum, Oveng, Campo. Le recours aux féculents agricoles est donc une nécessité.

Références

Althabe,G. (1965). Changements sociaux chez les Pygmées Baka de l'Est-Cameroun. *Cahiers d'Etudes Africaines*, 5 (20) : 561-592

Dongmo, J.L. et Loung, J.F. (1993a). *Analyse régionale de l'Est-Cameroun. Situation actuelle de développement, hypothèses de développement futur, identification et délimitation de la région homogène recherchée* . (Yaoundé : SNV)

Dongmo, J.L. et Loung, J.F. (1993b). *Analyse régionale de l'Est-Cameroun. Identification de groupes-cibles*. (Yaoundé : SNV)

Francis, J. et Hennink, H. (1990). *Le rôle de la femme Baka dans le ravitaillement en nourriture*. (Yaoundé : Association néerlandaise d'assistance au développement, SNV), 65 p.

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Letouzey, R. (1968). Etude phytogéographique du Cameroun (Paris : P. Lechevalier)

Letouzey, R. (1985). *Carte phytogéographique du Cameroun à 1/500 000 + Notice*. (Toulouse : Institut de la Carte internationale de la végétation)

Loung, J.F. (1959). Les Pygmées de la forêt de Mill : un groupe de Pygmées camerounais en voie de sédentarisation. *Les Cahiers d'Outre-Mer*, 12 (48) : 362-379

Loung, J.F. (1991). *La politique de sédentarisation et d'intégration socio-économique des Pygmées dans la communauté nationale au Cameroun*. Contribution à l'étude socio-économique préliminaire du World Wildlife Fund pour la création des réserves de faune dans le Sud-Est du Cameroun. (Yaoundé : Institut des Sciences Humaines)

Loung, J.F. (1992). *Prise en compte des populations Pygmées du Cameroun dans le cadre des projets « Réserves de Faune », « Parcs Nationaux » et « Forêts »*. (Yaoundé : Banque Mondiale)

Loung, J.F. (1994). *Projet d'appui au Développement Rural Intégré dans l'Est-Cameroun (SNV-PADRIEC)*. Document de projet préliminaire. (Yaoundé : SNV)

Loung, J.F. (1996). L'insuffisance des féculents sauvages comestibles et ses conséquences chez les Pygmées Bakola du Cameroun. *In* Froment, A., Garine ,I.de, Binam Bikoï, Ch. et Loung, J.F. (eds). *Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 173-194 (Paris : ORSTOM-L'Harmattan)

Suchel, J.B. (1971). *La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun*. (Yaoundé : Université Fédérale du Cameroun, Faculté des Lettres et Sciences Humaines) 268 p. multigr.

Vivien, J. et Faure, J.J. (1985). *Arbres des forêts denses d'Afrique Centrale*. (Paris : ACCT)

Vivien, J. et Faure, J.J. (1989). Liste des fruitiers sauvages de forêt dense. *Fruits*, 44 (7-8) : 431-435

LES RESSOURCES VÉGÉTALES DE LA FORÊT DENSE HUMIDE DU SRI LANKA
et leurs utilisations

Nimal I.A.U. GUNATILLEKE et Savitri C.V. GUNATILLEKE

Introduction

La forêt de la Sinharaja est la plus grande étendue de forêt primaire de basse altitude du Sri Lanka, représentant une surface sans doute suffisante pour permettre la conservation de la diversité biologique des zones les plus humides de basse et moyenne altitude, riches en espèces endémiques. Sa valeur de conservatoire a été reconnue sur le plan national et international : déclarée zone nationale de conservation de la Nature (National Wilderness Area) en 1988 et inscrite sur la liste des sites reconnus du patrimoine mondial par l'UNESCO (World Heritage Sites) en 1989.

Au début de ce siècle, avant qu'il ne soit question de réserves forestières, l'ensemble des zones de forêts de la Sinharaja, connue sous le nom de « *Sinharaja Adaviya* » (territoire de la Sinharaja) représentait 50 000 hectares que les habitants utilisaient pour leur alimentation, leur pratiques médicinales et tout autre besoin. La pratique de la culture itinérante sur brulis, bien que présente, n'y était pas aussi courrante que dans les autres zones géographiques du pays à saison sèche marquée. Les parties dégagées ont d'abord été plantées de manioc (*Manihot esculenta*), de riz de montagne (*Oryza* sp.) et de millet (*Paspalum scrobiculatum*). Plus tard, les terres ont été transformées en plantations permanentes d'arbres producteurs : de canneliers (*Cinnamomum verum*, Lauraceae), de plants de thé (*Camellia sinensis*, Theaceae) ou d'arbres à caoutchouc (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae) et les vallées inondables ont été transformées en rizières.

Lorsque les forêts ont été déclarées réserves forestières, de tels droits d'implantation ont été limités, mais les décisions légales étaient inefficaces en raison des difficultés d'accès dans cette zone. D'autres produits alimentaires comme la sève du palmier *Caryota urens*, les fruits de Dipterocarpaceae, des champignons, des feuilles-épinards ainsi que des plantes médicinales (voir annexe 19.1) sont encore actuellement prélevés dans la forêt.

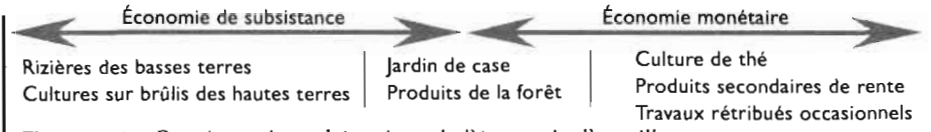


Figure 19.1 | Représentation schématique de l'économie d'un village.

Économie villageoise et dépendance vis à vis de la forêt

Traditionnellement, les villageois qui habitent en bordure des forêts utilisent, sous forme d'aliments ou de médicaments, diverses espèces végétales, qu'elles soient endémiques ou non. Pour ces communautés rurales, il n'y a généralement pas de différences entre « aliments » et « médicaments » parce que certains produits alimentaires sont considérés comme ayant des propriétés curatives (voir Hugh-Jones, 1996 et Motte-Florac *et al.*, 1996, chapitres 52 et 53 du présent ouvrage). Les villageois récoltent ces produits de grande et de moindre importance à partir des zones périphériques de la forêt. La Sinharaja représent une corne d'abondance de denrées qui satisfait les besoins élémentaires : matériel de construction des maisons, aliments divers ; elle est aussi une véritable pharmacie remplie de médicaments. McDermott (1985) a réalisé une étude préliminaire basée sur des enquêtes auprès de 84 familles issues de 12 villages de l'intérieur et du pourtour de la Sinharaja, dont les objectifs constaient à : (1) juger de l'impact de la protection légale de la Sinharaja auprès des villageois ; (2) identifier les ressources forestières sur lesquelles les villageois se reposent ; et (3) développer les bases d'un profil socio-économique des villages étudiés. L'analyse préliminaire des données (M. McDermott, comm. pers.) a montré que l'économie des villageois de la forêt de la Sinharaja comprenait un secteur vivant d'autosubsistance et un secteur orienté vers le commerce, chacun de ces secteurs comprenant plusieurs ensembles de produits qui se recoupent partiellement (figure 19.1).

Les produits forestiers de la figure 19.1 peuvent également être répartis en diverses catégories selon leur rôle économique (figure 19.2). De toutes les sources de revenus issues de la forêt, la plus importante dans l'économie du village est la vente de la *jaggary* (sucre de palmier) produite à partir de la sève du palmier *Caryota* (le *kitul)*. Par ailleurs, les ressources de subsistance les plus importantes en provenance de la forêt sont le bois de chauffe pour la cuisine et les rotins pour la vannerie. D'autres produits tels que des fruits ou des graines comestibles sont saisonniers et sont donc récoltés moins fréquemment.

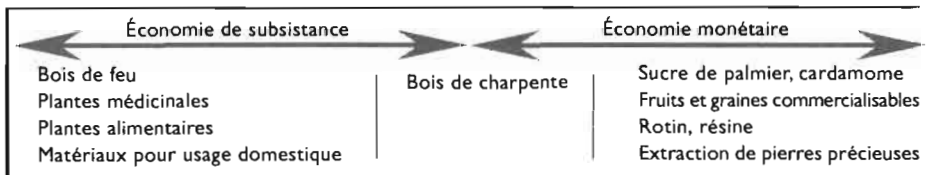


Figure 19.2 | Représentation schématique du rôle économique des produits de la forêt.

Conflits entre les usages traditionnels de la forêt et la politique de conservation

La mise en application des lois restrictives concernant la Réserve de la Biosphère (1978, Programme *Man and the Biosphere* de l'UNESCO) et la zone du Patrimoine Mondial (1988) a débouché sur plusieurs conflits importants entre les usagers traditionnels de la forêt et les responsables officiels de la conservation. Actuellement, on interdit aux villageois qui vivent près de la forêt de ramasser les produits forestiers et de récolter la sève des palmiers selon leurs usages traditionnels (Gunatilleke, 1986). Cela a déjà conduit à la perte de connaissances intéressantes sur les plantes utiles de la forêt (alimentation, médicaments et autres usages) – et tout particulièrement sur les technologies traditionnelles qui ont évolué au cours des générations successives – avant même qu'elles n'aient été bien analysées. Citons comme exemple, la récolte de la sève du palmier *kitul* qui représente une activité locale très développée dans la région de la Sinharaja. De nombreuses connaissances ont été acquises par les villageois sur les types de plantes les mieux adaptés pour l'obtention de la sève, sur les meilleures méthodes de récolte, sur les façons de stimuler et de réguler les flux de sève, etc. (Ratnayake *et al.*, 1991; de Zoysa, 1992). Les mesures restrictives qui ont été prises pour conserver les populations de ce palmier, rare dans le sous-bois forestier et en voie de diminution, peuvent conduire à la disparition de cette activité rurale.

À la suite de nos études portant sur la biologie de ce palmier et de notre enquête sur les méthodes d'utilisation et de fabrication de la *jaggary*, nous avons tenté de résoudre ce problème en encourageant les villageois à planter les palmiers, par exemple dans leurs jardins de case, ou bien comme arbres d'ombrage dans les petites plantations de thé, etc. Le succès des germinations en pépinières a encouragé les villageois à planter les palmiers sur leurs terres. Actuellement, nous étudions la possibilité d'introduire les espèces qu'ils utilisent fréquemment, dans les plantations de *Pinus caribaea* servant de zones tampons entre la forêt protégée et les villages.

L'interdiction de détruire la forêt – et tout particulièrement de pratiquer la culture itinérante – a également entraîné la disparition d'un certain nombre de variétés locales de riz de montagne et d'autres plantes cultivées par les villageois depuis des générations. Ainsi faut-il constater, hélas, que les mesures prises pour conserver le biotope de la forêt dense ont conduit à l'extinction et à l'éradication de variétés intéressantes de certaines plantes, cultivées traditionnellement. Le Centre des Ressources Génétiques du Sri Lanka, dans un effort pour sauver ces variétés locales qui tendent à disparaître, entreprend la collecte des plantes spontanées voisines des plantes cultivées pour les conserver *ex situ*.

Répartition des plantes utilisables

L'inventaire des plantes que nous avons réalisé dans la réserve MAB de la forêt de la Sinharaja totalise 17 000 individus ligneux, de diamètre supérieur à 10 cm, dénombrés sur une surface totale de 25 hectares, soit 100 quadrats de 0,25 ha, répartis dans cinq zones différentes de la forêt. Nos résultats montrent que, si certaines espèces peu exploitées se rencontrent, soit en petit nombre, dispersées dans la forêt, soit très localisées et confinées à des habitats spécialisés, d'autres sont beaucoup plus répandues et elles se développent, en fait, beaucoup mieux dans un milieu qui est partiellement perturbé (Gunatilleke et Gunatilleke, 1985, 1991).

En utilisant ces inventaires et après reconnaissance sur le terrain des espèces de forêt et de celles des zones limithrophes habitées par les villageois, nous avons obtenu la liste détaillée des plantes utilisées comme aliments ou comme médicaments. Parmi celles-ci, sept espèces forestières très souvent récoltées et représentatives des diverses formes biologiques que l'on rencontre dans la forêt (arbre de la voûte forestière ou arbre du sous-bois, plantes lianescentes ou herbacées, espèce de type climax ou espèce pionnière) ont été choisies pour analyser en détail leur système de reproduction et la biologie de leurs populations, données biologiques de base nécessaires à leur conservation et à leur utilisation. Ces espèces sont : *Caryota urens* (Palmae), *Vateria copallifera, Shorea megistophylla, Shorea cordifolia, Shorea worthingtonii* (Dipterocarpaceae), *Elettaria cardamomum* var. *major* (Zingiberaceae) et *Coscinium fenestratum* (Menispermaceae). La récolte de ces espèces se fait encore actuellement – au moins pour partie – directement sur les populations de plantes spontanées. Leurs caractères biologiques et leurs usages sont décrits dans l'annexe 19.1. Les individus adultes de quelques espèces comme *Caryota urens* peuvent être rares et la distribution de quelques autres comme *Vateria copallifera* (Dipterocarpaceae) peut être si restreinte qu'elle n'apparaissent dans aucun de nos relevés. Les patrons de régénération de ces espèces en forêt montrent également une faible densité dans toutes les classes d'âge (par exemple pour *Caryota urens* et *Coscinium fenestratum*) ou leur complète absence (par exemple pour *Vateria copallifera*).

Les principaux caractères étudiés portent sur la phénologie de la reproduction et du développement végétatif, sur l'écologie de la pollinisation incluant les systèmes de fécondation, les productions de fleurs et de fruits, et la germination des graines de certaines espèces (Dayanandan *et al.*, 1990). Des enquêtes avec questionnaire portant sur les méthodes et la fréquence des récoltes ainsi que sur les procédés de fabrication des aliments et des médicaments, ont également été conduites auprès des villageois (McDermott *et al.*, sous presse).

Tableau 19.1 | Répartition des espèces ligneuses endémiques et non endémiques utilisables dans la forêt de la Sinharaja et de ses environs, selon les catégories répertoriées dans le Livre Rouge UICN.

Catégories (Livre Rouge)	Endémiques	Non endémiques
Espèce vulnérable	13	6
Espèce rare	16	8
Espèce hors de danger	2	8
Total	31	22

Nous pensons que les résultats de cette étude permettront (1) de faciliter l'exploitation de plantes indigènes entretenues dans les jardins de cases des villages ou dans les systèmes de cultures à usages multiples sur de plus grandes surfaces (agroforesterie) ; (2) de fournir des estimations sur l'érosion génétique due aux pratiques d'exploitation actuelle ; (3) d'identifier les principaux besoins (biologiques et environnementaux) nécessaires à la survie des espèces choisies ; et, (4) de contribuer au développement d'une stratégie rationnelle pour la conservation et l'aménagement des ressources génétiques qui ont tendance à disparaître rapidement et pour essayer de les domestiquer.

Données biologiques nécessaires à la domestication des espèces forestières utilisables

L'inventaire botanique de tous les individus ligneux de diamètre supérieur à 30 cm, montre que sur les 211 espèces répertoriées, 64 % sont endémiques de l'île de Sri Lanka ; elles appartiennent à 119 genres et 43 familles (Gunatilleke et Gunatilleke, 1991). Parmi toutes ces espèces forestières, 53 présentent une certaine valeur alimentaire, médicinale ou commerciale (Gunatilleke, 1988) ; 27 espèces sont connues pour être utilisées en médecine traditionnelle ; 15 espèces sont des plantes comestibles. Dans l'annexe 19.1 nous donnons la liste de toutes les plantes (arbres, plantes herbacées et lianes) répertoriées dans la forêt de la Sinharaja et ses environs, connues pour avoir une valeur médicinale et alimentaire, avec leurs places selon la classification du livre rouge de l'UICN (Synge, 1981 ; voir tableau 19.1).

Nous présentons ci-dessous quelques espèces choisies qui entrent traditionnellement dans l'économie de marché des villages du Sri Lanka.

Caryota urens (Palmae)

Connue localement sous le nom de *kitul*, cette espèce ne se rencontre qu'au Sud de l'Inde et du Sri Lanka. C'est un palmier rare du sous-bois des forêts denses, également présent dans les milieux à saison sèche marquée. La jeune inflorescence est coupée pour récolter la sève élaborée sucrée. Le jus peut être soit fermenté pour obtenir une boisson alcoolisée connue sous le nom de *toddy*, la poursuite de la fermentation permettant d'obtenir du vinaigre, soit concentré pour obtenir un sucre de palmier cristallisé, très apprécié, connu

sous le nom de *jaggary*. Le toddy peut être distillé pour obtenir une sorte de whisky local (*arrack*). Les ruraux sont bien familiarisés avec ces techniques de préparation, et cela depuis des générations. « Tirer le kitul » est une activité rurale très bien implantée dans certaines zones du pays (de Zoysa, 1991). La *jaggary* est un produit sucrant très apprécié, tout particulièrement quand le prix du sucre est élevé. D'autres produits de consommation proviennent du palmier *kitul* comme une farine (de type sagou) extraite des jeunes tiges, à valeur médicinale, ainsi que les feuilles et les jeunes pousses qui sont donnés comme fourrage aux éléphants (Ratnayake *et al.*, 1991).

Une seule inflorescence produit environ 20 000 fleurs qui persistent plus de trois semaines. Les fleurs femelles sont situées entre deux fleurs males ; le pistil est réceptif pendant 3 à 13 jours, tandis que la maturation du fruit nécessite 32 à 38 semaines. *Caryota urens* est une espèce principalement allogame. Les graines germent préférentiellement dans l'obscurité et le pouvoir germinatif dure environ 30 jours (Ratnayake *et al.*, 1991).

Le fait de tirer la sève de toutes les inflorescences de manière répétitive (à l'exception de l'inflorescence terminale) a sans doute conduit, par la réfaction des semences, à la diminution des effectifs dans les peuplements de la forêt et de ses environs. La grande quantité de graines produites par chaque infrutescence tend à compenser, au moins partiellement cette sur-exploitation des plantes sauvages ; mais cette pratique traditionnelle qui dure depuis plusieurs siècles a sans doute contribué à la situation de rareté actuelle.

Caryota urens est une espèce intéressante pour les systèmes agroforestiers à usages multiples des zones de forêt humide de basse altitude au Sri Lanka ; ce palmier pourrait être planté au milieu d'autres espèces, de diverses façons : dans les jardins de case ; comme arbres d'ombrage dans les plantations de thé ; comme enrichissement des couloirs d'exploitation récemment ouverts dans les forêts aménagées ou dans les plantations de *Pinus caribaea*. Cependant, aucun effort n'a encore été fait pour tenter de domestiquer *Caryota urens*.

Elettaria cardamomum var. *major* Thw. (Zingiberaceae)

La cardamome sauvage, *Elettaria cardamomum*, est originaire du Sud de l'Inde et de Sri Lanka. Elle se rencontre parmi les plantes herbacées sur le sol forestier des forêts primaires. Ses graines sont récoltées en tant que condiment, et, durant la période de maturation des fruits, de août à septembre, des groupes entiers de villageois parcourent la forêt pour les récolter. En raison de leurs usages condimentaires et médicinaux, les graines de *E. cardamomum* var. *major* participent à l'économie des villages situés à proximité de la forêt de la Sinarahja. Les fruits récoltés sont séchés et vendus pour la consommation locale. Ils sont également exportés sous forme de graines sèches qui, une fois le péricarpe du fruit enlevé, constituent la partie utilisable.

En médecine indigène, on fait consommer la cardamome comme diurétique, contre des maladies de foie ou de l'utérus et pour éviter les vomissements trop fréquents des enfants (Jayaweera, 1982). Les huiles volatiles (cinéol, terpinol et limonène) qui représentent 2 à 8 % du poids des graines, seraient responsables de leurs propriétés curatives (Bendre et Kumar, 1980).

Les graines ont un goût très caractéristique. Elles sont mâchées avec les feuilles de bétel (*Piper betel*) et les noix d'arec (*Areca catechu*) et utilisées pour parfumer les curry et les gâteaux. Elles sont exportées dans les pays du Moyen Orient pour parfumer le café. Une huile volatile est extraite de la cardamome ; elle est utilisée en parfumerie et pour donner une saveur particulière à certaines liqueurs. Au Cambodge, les racines sont utilisées comme laxatif (Jayaweera, 1982).

Cette plante herbacée possède un rhizome souterrain qui produit périodiquement des pousses aériennes feuillées, ou frondes, avec des inflorescences lâches et rampantes à chaque pousse. Les tiges feuillées produites par chaque rhizome anastomosé apparaissent comme un ensemble de plusieurs individus groupés ; ils sont en fait issus du méristème de croissance d'un seul rhizome en plusieurs morceaux séparés. Dans la population de cardamome sauvage étudiée, de nouvelles repousses apparaissaient tout au long de l'année, selon des périodes d'intensités variables. Les floraisons se produisaient également pendant toute l'année, mais avec un pic de fréquence élevée caractéristique d'avril à octobre. Les périodes de fructification annuelles présentent un pic de maturation des fruits en août et septembre. Cependant, pour chacun des individus, les parties reproductives n'apparaissent que tous les deux ans.

Les fleurs de *Elettaria cardamomum* var. *major,* odoriférantes et de couleurs voyantes, produisent du nectar à la base de la corolle qui, sur le labelle, présente des sillons à nectar. Parmi l'ensembles des insectes visiteurs des fleurs, le pollinisateur le plus efficace est une abeille solitaire, *Amegilla subinsularis.* Des expériences de fécondation contrôlée montrent que la fécondation croisée donne une production de fruits plus élevée (37%) que l'autofécondation (20%).

Elettaria cardamomum var. *major* se développe bien dans les milieux ouverts, partiellement ombrés, et les lisières de forêt, particulièrement le long des routes et des cours d'eau, et souvent sur les troncs coupés en décomposition. C'est dans les forêts exploitées sélectivement que cette espèce est plus fréquente, ce qui laisse supposer qu'elle est bien adaptée aux conditions des trouées d'une certaine taille et qu'elle devient très abondante dans les forêts à la suite des coupes sélectives parce qu'il y a du bois en décomposition et des matières nutritives provenant des coupes.

Coscinium fenestratum (Menispermaceae)

Cette espèce est une liane ligneuse dioïque que l'on rencontre dans les lisières forestières, les fourrés et les chablis. Les tiges ligneuses contiennent des alcaloïdes tels que la berberine, la jatrorhizine et la palmatine. C'est l'un des ingrédients les plus communs de la médecine traditionnelle, aussi bien en zone rurale que dans les villes. On l'utilise généralement en mélange avec d'autres produits de plantes médicinales, afin de traiter différentes maladies infantiles, depuis les fièvres jusqu'au tétanos. Ces tiges sont donc exploitées à grande échelle et l'espèce est menacée d'extinction.

L'individu mâle et l'individu femelle poussent à proximité l'un de l'autre et il est difficile de les différencier s'ils ne sont pas en fleurs ou en fruits. Les individus mâles commencent à fleurir en août/septembre tandis que les femelles fleurissent un mois plus tard ; cependant les pics d'anthèse des plantes des deux sexes se superposent. La maturation des fruits demande 8 à 12 mois et les fruits tombent entre juillet et août de l'année qui suit, juste avant l'anthèse des fleurs de l'année. Les fleurs sont visitées par des insectes (non identifiés), le plus souvent en fin d'après-midi. Des pollinisations à la main permettent d'augmenter la production de fruits jusqu'à 34–39 % alors que cette production n'atteint que 19–20 % lorsque la pollinisation est libre. Les fruits sont dispersés principalement par des chauve-souris et des petits mammifères terrestres. Le taux de germination des graines qui est de 23 à 26% en conditions normales peut passer à 57 % si l'on expose les graines nettoyées de leur pulpe à la lumière du soleil pendant une durée maximale de 6 jours avant de les tremper dans l'eau et de les disposer dans les planches de semis (Senarath, 1990).

Les arbres de la famille des Dipterocarpaceae

Plusieurs espèces d'arbres appartenant à la famille des Dipterocarpaceae sont dominantes dans les forêts de basse altitude du Sri Lanka ; un genre (*Stemonoporus*), une section (*Doona*) et toutes les espèces (à l'exception d'une seule), sont endémiques de l'île. Parmi ces Dipterocarpaceae, quatre espèces du genre *Shorea* de la section *Doona*, ainsi que l'espèce *Vateria copallifera*, portent des fruits dont les cotylédons sont comestibles. Avant que des mesures de conservation ne soient mises en place, ces fruits étaient donc récoltés par les villageois vivant à proximité des forêts denses comme source complémentaires de glucides.

Les ressources des forêts tendant à s'épuiser jusqu'au seuil critique, les mesures de conservation ont été renforcées. Il a été interdit aux villageois de ramasser dans leur habitat naturel ces espèces, bien qu'elles soient peu utilisées. Cela risque de conduire les futures générations à ne pas savoir recon-

naître la valeur nutritive de ces espèces et à oublier les méthodes d'extraction et de préparation. Cette situation n'est pas satisfaisante et elle pourrait être évitée si l'on cultivait ces espèces dans les zones tampons où les villageois peuvent récolter leurs fruits et leurs résines.

Pour aller dans ce sens, nous avons fait un premier pas en étudiant quelques aspects de la biologie de ces espèces. Une étude comparative de la phénologie des espèces comestibles du genre *Shorea* (appelées localement *beraliya*) et de celle d'autres espèces non comestibles (appelées localement *thiniya*) montrent des comportements de périodes de foliaison, de floraison et de fructication différents. Les espèces comestibles de *Shorea* présentent des repousses de feuilles synchrones, fleurissent ensemble et montrent les mêmes périodes de maturation des fruits, tandis que chez les espèces non comestibles du genre *Shorea*, rares sont celles qui présentent une telle synchronie de comportement. De plus, les espèces non comestibles fleurissent et fructifient plus souvent que les espèces comestibles. Les espèces comestibles présentent des années de haute production, lorsque presque tous les arbres fleurissent et fructifient simultanément, en masse (« *mast fruiting* » ; voir Dove, 1996, chapitre 10 du présent ouvrage), séparées par une ou plusieurs années avec très peu de fruits. Les individus de *Vateria copallifera* qui se développent dans des milieux perturbés fructifient chaque année, comme les espèces de *Shorea* non comestibles, alors que les individus localisés en forêt non perturbée n'ont pas de floraison annuelle.

Parmi les insectes visiteurs des fleurs de *Shorea* et de *Vateria, Apis dorsata* et *Apis indica* sont leurs pollinisateurs efficaces. Le pollen qui est pour eux leur principale récompense, est disponible entre 6 et 11 heures du matin, lorsque l'activité des insectes sur les inflorescences est à son maximum (Dayanandan *et al.*, 1990).

Les consommateurs de fruits qui ont été identifiés sont, parmi les arboricoles, les perruches et les écureuils géants, et, parmi les terrestres, les coqs et poules sauvages, les petits rongeurs et les porcs-épics. Tous ces animaux, ainsi que l'Homme, se nourrissent des cotylédons et donc détruisent les graines, ce qui doit réduire la taille des populations naturelles de ces espèces. Mais certaines caractéristiques de ces espèces favorisent leur survie, comme le phénomène de « *mast fruiting* » – la synchronie de la fructification –, chez les espèces comestibles et quelques unes des espèces non comestibles, ainsi que les alternances de bonnes et mauvaises années de fructification.

Ces arbres des genres *Shorea* et *Vateria* peuvent être aussi considérés comme des espèces à usages multiples. En dehors des fruits comestibles, les *Shorea* produisent une qualité de bois moyennement dur et *Vateria* permet de fabriquer du contre-plaqué. Ces espèces qui peuvent aussi produire de la

résine sont aussi des plantes mellifères, étant une bonne source de pollen. Elles ont également une grande valeur en médecine traditionnelle. Ces espèces pourraient donc être cultivées pour enrichir, dans les zones-tampons des réserves, les plantations de *Pinus caribaea* en augmentant leur biodiversité et en fournissant des conservatoires *ex situ* de Dipterocarpaceae pas trop éloignés de leur habitat naturel.

Le groupe des espèces de *beraliya,* du genre *Shorea* de la section des *Doona* sont souvent exploités pour leur qualité de bois dur et léger. Mais elles constituent également une bonne source de nourriture par leur production de fruits sous forme de « *mast fruiting*» relativement peu fréquent. Leurs fruits sont riches en acides gras à longue chaîne ; ils sont traditionnellement récoltés et cuisinés comme légumes dans les villages. Les cotylédons sont tout d'abord séchés à l'air puis stockés généralement près du foyer, pour être utilisés en période de disette. Un autre produit de moindre importance obtenu de ce même *Shorea* est une résine qui est utilisée pour préparer des vernis et de l'encens. *Vateria copallifera* (Dipterocarpaceae) est un arbre moyen, endémique de Sri Lanka qui pousse généralement en massifs isolés le long des rivières. La graine, dont les dimensions (11cm x 7 cm) excèdent celles de toutes les autres graines de la famille des Dipterocarpaceae, est entourée de pulpe et on l'utilise dans la fabrication d'un gruau. L'écorce de cet arbre sert à empêcher la fermentation de la sève de *Caryota urens* pendant la préparation du sucre de palmier (*jaggary*).

De nombreuses préparations culinaires traditionnelles sont faites avec de la farine provenant des cotylédons de *Shorea.* Ces aliments sont particulièrement recommandés par les médecins contre les gastrites et autres maladies intestinales infantiles. Avant leur consommation, les fruits sont trempés dans l'eau pour les laisser gonfler ; puis les cotylédons sont séparés du reste du fruit. Les cotylédons de *Shorea* sont directement passés à l'eau courante, tandis que ceux de *Vateria* sont d'abord râpés, puis placés dans un sac en tissu et passés à l'eau courante pour éliminer les substances résineuses. Les cotylédons de *Shorea* peuvent alors être cuits directement en curry. Les cotylédons des deux espèces peuvent être réduits en poudre pour entrer dans la fabrication d'un plat appelé *pittu* ou encore pour obtenir une sucrerie loacle connue sous le nom de *helapa.* Le *pittu* est une préparation à base de noix de coco rapée, de farine de riz, de farine de *Shorea* et de *Vateria* mélangée à de l'eau jusquà obtenir une pâte qui s'émiette ; une fois salée à bonne convenance, le tout est cuit à la vapeur dans une marmite cylindrique spéciale. Le *helapa* est préparé de la même façon, mais au lieu de saler, on ajoute de la mélasse du palmier *Caryota* ; l'ensemble forme une pâte qui, placée dans une feuille de *Macaranga peltata* repliée, est mise à cuire.

Options d'aménagement forestier

Les études menées sur la biologie des populations de quelques plantes alimentaires et médicinales utilisables, nous ont montré que les densités de certaines espèces comme *Elettaria cardamomum* var. *major* et *Coscinium fenestratum*, tendaient à augmenter à la suite des coupes forestières sélectives. Ce sont ces espèces que l'on rencontrent communément le long des routes d'exploitation forestière et dans les chablis, tandis que leur densité décroît au fur et à mesure que la voûte forestière se referme avec la croissance du recrû.

Ce mode de développement permet d'imaginer une gestion rationnelle de forêts productives à la fois en bois d'œuvre et en produits non ligneux, envisageable dans les cas d'aménagement forestier où des espèces comme *E. cardamomum* pourraient être effectivement incorporées au plan d'aménagement. À la suite de l'exploitation forestière, la première phase d'aménagement (d'une durée de 10 à 15 ans) pourrait servir à l'implantation de plantes herbacées, de lianes ligneuses et d'arbustes de grande valeur économique, qui réussiraient bien dans de telles zones dégagées. Par la suite, une deuxième phase d'aménagement (commençant 10 ans après l'exploitation) pourrait être orientée vers la conduite de parcelles permettant la croissance d'essences forestières, et cela une fois que les espèces les mieux adaptées aux conditions de lumière des chablis – espèces qui constituent des ressources autres que le bois d'œuvre – seraient à nouveau à l'ombre.

Les cardamomes sauvages sont des plantes de couverture à grand potentiel de développement dans les plantation d'héveas et de *Pinus caribaea*. Elles peuvent également être plantées le long des lignes de draînages des petites plantations de thé, partiellement ombrées, participant ainsi à réduire l'érosion du sol. La qualité de ce condiment pourrait être améliorée après hybridation avec d'autres variétés commerciales et après sélection. *Coscinium fenestratum* se développe également très bien dans les zones ouvertes et pourrait être planté durant la première phase du recrû forestier qui suit l'exploitation sélective, afin de pouvoir uriliser ses tiges ligneuses en médecine traditionnelle. L'introduction des deux groupes de plantes destinées à enrichir le recrû devraient se faire simultanément.

Les études menées dans les zones sélectivement exploitées de la forêt de la Sinharaja ont montré que les ressources autres que le bois d'œuvre peuvent être gérées de manière productive durant 10 à 15 années après l'exploitation jusqu'à ce que la végétation se referme et que la voûte ne fasse pas trop d'ombre sur les plantes herbacées et lianescentes.

Conclusion

Notre étude sur la biologie et l'écologie de quelques espèces forestières – arborescentes ou non –, utilisables et actuellement peu exploitées, a permis d'entreprendre des application à partir des données obtenues. Ces espèces ont été mises en place, aux endroits partiellement ombragés, dans les plantations de *Pinus caribaea* installées dans les zones-tampons de la réserve, en bordure de la forêt de la Sinharaja. Ces espèces sont également en cours d'introduction chez les villageois, dans le cadre du programme de développement de la zone-tampon de la Sinharaja, dans les jardins de cases et comme arbres d'ombrage, dans les petites plantations de thé.

Le succès de la conservation à long terme de la forêt de la Sinharaja dépend du développement durable de cette zone-tampon et des zones périphériques qui ne peut être assuré que si l'on fait appel à une approche participative qui implique les populations locales (Ishwaran et Erdelan, 1990) et si l'on s'appuie sur les résultats des recherches. Cet aspect de la question fait partie du plan d'aménagement de la Sinharaja (Sinharaja Management Plan) dans le quel s'est engagé le département des forêts (Forest Department) du Sri Lanka.

Remerciements

Les recherches dont les résultats sont présentés dans ce chapitre ont été financées par le fonds USAID/PSTC (DPE-5542-6-SS-4073-00) attribué à l'Université de Harvard (USA), et menées sous la responsabilité des autorités locales (Natural Resources Energy and Science Authority of Sri Lanka – RG/AID/08). Nous remercions vivement, pour leurs conseils, les professeurs P.S. Ashton et K.S. Bawa et, pour leur contribution, nos étudiants et nos assistants de terrain. Les auteurs ont une sincère dette de gratitude envers Melanie McDermott qui nous a autorisés à faire usage de ses observations non encore publiées.

Références

Abeywickrama, B.A. (1959). A provisional check-list of the flowering plants of Ceylon. *Ceylon Journal of Science*, 2, 119–240

Bendre, A. et Kumar, A. (1980). *Spices and Flavouring Materials* (Meerut, India: Economic Botany Pastologi Publication)

Dassanayake, M.D. et Fosberg, F.R. (1980–91, continuing). *A Revised Handbook to the Flora of Ceylon I-VII* (New Delhi: Amarind Publishing Co.)

Dove, M.R. (1996). Réponses des Dayak de Kalimantan aux fructifications massives et comportement du sanglier barbu : une analyse des analogies entre Nature et Culture. *Chapitre 10 du présent ouvrage*, pp. 203–216

Dayanandan, S., Attygalla, D.N.C., Abeygunasekera, A.W.W.L., Gunatilleke, I.A.U.N. et Gunatilleke, C.V.S. (1990). Phenology and floral morphology in relation to pollination of some Sri Lankan Dipterocarps. In: Bawa,K.S. et Hadley, M. (eds), *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, pp. 103–133 (Paris/Carnforth: UNESCO et Parthenon Publishing)

de Zoysa, N. (1992). Tapping patterns of the Kitul palm (*Caryota urens*) in the Sinharaja area, Sri Lanka. *Principes*, **36**, 28–33

Gunatilleke, N. (1986). A raid at Sinharaja – My experiences and conflicting thoughts. *Loris* **12**,(4)

Gunatilleke, C.V.S. (1988). Trees of the Sinharaja Forest and their non-timber products. In Ng, F.S.P. (ed), *Trees and Mycorrhiza, pp.* 251–260 (Kepong: Forest Research Institute, Malaysia).

Gunatilleke, C.V.S. et Gunatilleke, I.A.U.N. (1985). Phytosociology of Sinharaja –A contribution to rain forest conservation in Sri Lanka. *Biological Conservation*, **31**, 21–40

Gunatilleke, I.A.U.N. et Gunatilleke, C.V.S. (1991). Threatened woody endemics of the wet lowlands of Sri Lanka and their conservation. *Biological Conservation*, **55**, 17–36

Hugh-Jones, S. (1996). Les concepts « aliment » et « drogue » des populations du nord-ouest de l'Amazonie. *Chapitre 52 du présent ouvrage*, pp. 817–834

Ishwaran, N. et Erdelan, W. (1990). Conserving Sinharaja – An experiment in sustainable development in Sri Lanka. *Ambio*, **19**, 237–244

Jayaweera, D.M.A. (1982). *Medicinal Plants Used in Ceylon*. Part IV. (Colombo: The National Science Council of Sri Lanka)

McDermott, M.J., Gunatilleke, C.V.S. et Gunatilleke, I.A.U.N. (sous press). Sinharaja tropical rain forest, tropical village: A global resource, a local resource, a threatened resource. *Sri Lanka Forester*.

Motte-Florac, E., Bahuchet, S., Thomas, J.M.C. et Epelboin, A. (1996). Place de l'alimentation dans la thérapeutique des Pygmées Aka de Centrafrique. *Chapitre 53 du présent ouvrage*, pp. 835–856

Ratnayake, P.D.K.C., Gunatilleke, C.V.S. et Gunatilleke, I.A.U.N. (1991). *Caryota urens* L. (Palmae): An indigenous MPTS in the wet lowlands of Sri Lanka. In Taylor, D.A. et MacDicken, K.G. (eds) *Research on Multipurpose Tree Species in Asia*, pp.77–88 (Bangkok: Winrock International Institute for Agricultural Development)

Senarath, M.A.B.D. (1990). *Biological Studies on* Coscinium fenestratum *Colebr. (Menispermaceae)*. M. Phil. Thesis, University of Peradeniya, Sri Lanka

Synge, H. (1981). *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (Chichester: John Wiley)

Annexe 19.1 Liste des 75 espèces de plantes à usages alimentaires ou médicinaux, connues de la forêt de la Sinharadja (Réserve UNESCO-MAB) et de la zone-tampon situées à sa périphérie. Les espèces sont nommées d'après les travaux de Abeywickrama (1959) et de Dissanayake et Fosberg (1980-1991 et années suivantes). Le statut UICN est fonction des catégories définies par Synge (1981) : Espèce menacée (E) ; Vulnérable (V) ; Rare (R) ; Insuffisamment connue (K) ; Hors de danger (O).

Familles et espèces	Habitat	Forme	Statut	Usages alimentaires et médicinaux
ANACARDIACEAE				
Semecarpus gardneri Thw.	Forêt mature, lisières	petit arbre	K	L'utilisation des fruits est conseillée pour soulager la douleur en cas de cancer. L'huile vésicante extraite des graines est utilisée contre les rhumatimes et les foulures. Les graines sont utilisées, après détoxification dans l'eau bouillante, pour traiter les hémorroïdes, les maladies urinaires, les troubles mentaux ou sexuels, les maladies de peau, du foie ou de la rate.
S. marginata Thw.	Forêt mature, lisières	arbuste	V	Fruit avec réceptacle développé, sucré et comestible.
S. subpeltata Thw.	Forêt mature , lisières	arbuste	R	Fruits et graines utilisées comme substitut de *S. gardneri*.
Mangifera zeylanica (Bl.) Hook.f.	Forêt mature	arbre grand	R	Fruits mûrs comestibles, même à l'état fibreux. Plante entière utilisée pour soigner les fractures, les morsures de serpents et les piqûres d'abeilles.
AMARANTHACEAE				
Amaranthus tricolor L.	Jardin de case	herbacée annuelle	O	Utilisé en légume vert comme « épinard ».
Aerva lanata (L.) Juss. ex Schult.	Jardin de case	herbacée pérenne	O	Infusion comme boisson ou médicament. Jus extrait de la plante pour faire un gruau avec du riz et du lait de coco.
Alternanthera sessilis (L.) DC.	Jardin de case	herbacée pérenne	O	Consommé comme légumes ou en soupe.
ANNONACEAE				
Enicosanthum acuminata (Thw.) Airy Shaw	Forêt mature	arbre grand	V	Composés supposés anticancéreux
Xylopia championii Hook. f. et Thoms. feuilles de	Forêt mature	petit arbre	R	Parties du périanthe utilisées comme masticatoires avec les bétel et la noix d'arec.

APONOGETONACEAE				
Aponogeton rigidifolius Bruggen	Plante aquatique, torrents et rivières	herbacée à rhizome	K	Feuilles, inflorescences et rhizomes consommés comme curry.
ARACEAE				
Amorphophallus sylvaticus (Roxb.) Kunth	Lisières forestières	herbacée	K	Tubercules utilisés commes féculents et les feuilles comme légumes
Cryptocoryne thwaitesii Schott	Plante aquatique	herbacée pérenne	V	Usage médicinal.
Rhaphidophora pertusa (Roxb.) Schott	Forêt mature	liane	E	Utilisé comme médicament contre la jaunisse, l'hépatite, ou les morsures de serpents.
ARALIACEAE				
Schefflero emarginata (Seem.) Harms	Forêt mature et secondaire	liane épiphyte	K	Feuilles comestibles.
ARISTOLOCHIACEAE				
Apama siliquosa Lam.	Forêt mature	petit arbre	K	Utilisé comme substitut des feuilles de bétel.
Aristolochia indica L.	Lisières forestières	liane	K	Décoction utilisée contre les vers intestinaux des enfants.
ASCLEPIADACEAE (PERIPLOCACEAE)				
Hemidesmus indicus (Willd.) Schultes	Forêt secondaire	herbacée pérenne	K	Utilisée en infusion. Extrait de feuilles ajouté à du « porridge » de riz
ASTERACEAE				
Eclipta prostrata (L.) L.	Zones humides	herbacée	K	Sert à traiter les maladies de peau, les fractures et les morsures de serpents ; feuilles comestibles.
Vernonia cinerea (L.) Less.	Forêt secondaire	herbacée pérenne	O	Extrait de la plante ajouté à du « porridge è de riz. Aliment bon pour la santé.
BALANOPHORACEAE				
Balanophora fungosa ssp. *indica* (Arn.) B. Hansen	Forêt mature	tubercule pérenne	E	Médicament pour traiter les troubles mentaux.
BLECHNACEAE				
Blechnum orientale L.	Lisières forestières	fougère	O	Crosses de fougères cuites en légumes.
BURSERACEAE				
Canarium zeylanicum (Retz.) Bl.	Forêt mature	arbre grand	V	Décoction d'écorce utilisée en gargarismes en cas de saignements ou d'inflamation de gencives et dans le traitement du diabète. Graines comestibles.

Familles et espèces	Habitat	Forme	Statut	Usages alimentaires et médicinaux
CELASTRACEAE				
Salacia reticulata Wight	Forêt mature et secondaire	liane ligneuse	K	Fruits comestibles. Produit tonique extrait des graines, des tiges et des racines utilisé dans le traitement du diabète.
CLUSIACEAE				
Garcinia quaesita Pierre	Forêt mature, lisières	petit arbre	V	Les fruits acides exsudent un latex jaune purgatif.
Garcinia zeylanica Roxb.	Forêt mature, lisières	petit arbre	K	Les fruit émincés et séchés sont vendus sur les marchés locaux et utilisés comme condiment dans la.fabrication du curry. Ajoutés aussi au bouillon de cuisson des poissons.
Garcinia morella (Gaertn.) Desr.	Forêt mature, lisières	petit arbre	K	Le latex possède des propriétés anthelmintique et est utilisé dans les cas d'œdème et de constipation chronique. Utilisé aussi comme vermifuge.
DIOSCOREACEAE				
Dioscorea bulbifera L.	Forêt mature et secondaire	liane	K	Igname à bulbille.
Dioscorea spicata Roth	Forêt mature et secondaire	liane épineuse	K	Igname comestible.
Dioscorea koyamae Jayasuriya	Forêt mature et secondaire	liane épineuse	K	Igname comestible.
DIPTEROCARPACEAE				
Shorea megistophylla Ashton	Forêt mature	arbre grand	R	Les cotylédons sont utilisés dans les préparations culinaires; utilisés aussi pour traiter les troubles digestifs.
Shorea disticha (Thw.) Ashton	Forêt mature	arbre grand	R	idem
Shorea cordifolia (Thw.) Ashton	Forêt mature	arbre moyen	R	idem
Vateria copallifera (Retz.) Alston	Forêt mature	arbre grand/ arbre moyen	V	Fruits utilisés dans de nombreuses préparations à base de féculents.
ERIOCAULACEAE				
Eriocaulon brownianum Mart.	Marécages	herbacée pérenne	K	Aliment bon pour la santé. Extrait entrant dans la fabrication de « porridge » ; utilisé aussi en légumes.
Eriocaulon cinereum R.Br.	Marécages	herbacée pér.	K	idem

Eriocaulon quinquangulare L.	Marécages	herbacée pér.	K	idem
Eriocaulon sexangulare L.	Marécages	herbacée pér.	K	idem
EUPHORBIACEAE				
Macaranga peltata (Roxb.) Muell.Arg.	Forêt secondaire	arbre grand	O	Feuilles utilisées comme enveloppes pour cuisson à la vapeur.
Aporosa lindleyana (Wight) Baill.	Forêt secondaire	arbuste ou petit arbre	K	Jeunes feuilles utilisées en curry.
FLACOURTIACEAE				
Casearia zeylanica (Gaertn.) Thw.	Forêt primaire	petit arbre	K	Utilisé comme purgatif. Egalement contre le diabète.
Trichadenia zeylanica Thw.	Forêt primaire	arbre moyen	E	Graines utilisées dans la préparation des curry ou grillées .
LAMIACEAE				
Leucas zeylanica (L.) R. Br.	Forêt secondaire	herbacée pérenne	O	Feuilles utilisées comme légumes..
LAURACEAE				
Cinnamomum verum J. Prest	Forêt mature	arbre moyen	K	Écorce souvent utilisée comme épice et médicament contre la dysenterie, les vomissements et la bronchite. Huile utile contre les maux de dent.
LEGUMINOSAE				
Erythrina sp.	Lisières	arbre	O	Feuilles cuites en légumes et utilisé contre les vers intestinaux des enfants.
Caesalpinia bonduc (L.) Roxb.	Lisières forestières	liane	O	Utilisé contre les parasites internes y compris les vers.
LILIACEAE				
Asparagus falcatus L.	Forêt mature et	liane secondaire	O	Tubercules consommés après cuisson. Feuilles utilisées en curry ; aliment bon pour la santé.
MELIACEAE				
Amoora rohituka (Roxb.) Wight et Arn.	Forêt mature	arbre moyen	R	Écorce avec produit astringent utilisé dans le traitement des troubles hépatique et splénique.
Walsura trifoliolata (I. Juss) Harms	Forêt mature	arbre petit	R	Arille des graines comestible; écorce utilisée comme un emménagogue ou vomitif violent; fruit comme expectorant.
MELASTOMATACEAE				
Osbeckia octandra (L.) DC.	Forêt secondaire et lisières	arbuste	O	Feuilles utilisées pour le « porridge » ; bon pour récupérer la santé après une hépatite.

Familles et espèces	Habitat	Forme	Statut	Usages alimentaires et médicinaux
MORACEAE				
Artocarpus nobilis Thw	Forêt mature	arbre grand	R	Graines grillées comestibles.
MENISPERMACEAE				
Cissampelos pareira L.	Forêt secondaire	liane ligneuse	K	Utilisé comme médicament.
Coscinium fenestratum (Gaertn.) Colebr.	Forêt mature et secondaire	liane ligneuse	R	Décoction de la tige ligneuse utilisée contre les fièvres rhumatismales ; considéré comme efficace contre le tétanos.
MYRISTICACEAE				
Myristica dactyloides Gaertn.	Forêt mature	arbre grand	R	Forme sauvage de la noix de muscade (*M. fragrans*).
MYRSINACEAE				
Embelia ribes Burm.f.	Forêt secondaire	arbuste lianescent	K	Utilisé comme vermifuge doux pour les enfants.
MYRTACEAE				
Syzygium caryophyllatum (L.) Alston	Forêt secondaire et lisières	petit arbre	K	Fruits sucrés comestibles.
NEPENTHACEAE				
Nepenthes distillatoria L.	Forêt secondaire	liane ligneuse	K	Liquide de l'urne encore close utilisé dans le traitement de la coqueluche.
PALMAE				
Caryota urens L.	Forêt mature	petit arbre et lisières	K	Avec la sève : sucre de palmier, vin de palme ; vinaigre. Cœur de palmier. Extrait farineux des tiges consommé en cas de troubles digestifs.
Oncosperma fasciculatum Thw.	Forêt mature	petit arbre	E	Cœur de palmier comestible ; utilisé en curry. Farine extraite des parties les plus vieilles.
PIPERACEAE				
Piper sylvestre Lam.	Forêt mature	liane	K	Poivre sauvage, médicinal.
Piper trineuron Miq.	Forêt mature	liane	K	Poivre sauvage, médicinal.
PORTULACACEAE				
Portulaca oleracea L.	Marécages	herbacée pérenne	O	Utilisé comme curry.

RHAMNACEAE				
Zizyphus rugosa Lam.	Forêt secondaire	arbuste lianescent	O	Fruits comestibles.
RUBIACEAE				
Anthocephalus chinensis (Lam.) Rich. ex Walp.	Lisière forestière	arbre moyen	O	Fruits comestibles.
Mussaenda glabrata (Hook.f.) Hutch. ex Gamble	Lisière forestière	arbuste lianescent	O	Feuilles cuites en légumes.
Hedyotis fruticosa L.	Forêt secondaire	arbuste ou petit arbre	O	Feuilles recommandées pour une bonne santé.
Pavetta indica L.	Forêt mature	petit arbre	O	Utilisé comme infusion.
Nauclea orientalis (L.) L.	Forêt mature	petit arbre	K	Fruits comestibles.
SAPINDACEAE				
Dimocarpus longan Lour.	Forêt mature, lisière	arbre moyen	K	Arille des graines très sucré, comestible.
Cardiospermum halicacabum L.	Forêt mature, lisière	liane	K	Sert à fabriquer un « porridge ».
SAPOTACEAE				
Chrysophyllum roxburghii G. Don	Forêt mature	peit arbre	K	Fruits comestibles.
SCROPHULARIACEAE				
Bacopa monnieri (L.) Pennell	Marécages	herbacée	K	Aliment bon pour la santé. Cuit en légumes.
Torenia travancorica Gamble	Lisière forestière	herbacée	K	Succédané de thé
ZINGIBERACEAE				
Costus speciosus (Koenig) Smith	Forêt mature	herbacée pérenne	R	Feuilles consommées en légumes; médicinal.
Curcuma zedoaria (Christm.) Roscoe	Forêt mature	herbacée pérenne	K	Médicinal.
Elettaria cardamomum (L.) Maton	Forêt mature	herbacée pérenne	R	Cardamome sauvage, médicament et épice.

LES RESSOURCES ALIMENTAIRES DE LA FORÊT
dans une région tropicale de montagne : le haut pays mixtèque (Mexique)

Esther KATZ

Introduction

L'étude de l'utilisation des ressources sylvestres a souvent été négligée dans les sociétés d'agriculteurs, car jugée sans importance. Le Mexique étant un foyer d'origine de l'agriculture, cette activité, comme l'a montré MacNeish (1967), a en effet pris très tôt de l'ampleur par rapport à la cueillette, la chasse et la pêche, sans toutefois les avoir fait disparaître. Comme dans de nombreuses régions mexicaines, ces activités persistent aujourd'hui dans le pays mixtèque, où l'agriculture est pratiquée depuis 5 000 ans (Spores, 1984). Elle serait arrivée au pays mixtèque en provenance de deux régions voisines (Spores, *ibid.*), où les premières traces de cette activité sont antérieures : la vallée de Tehuacan au nord (MacNeish, *ibid.*) et la vallée d'Oaxaca à l'ouest (Flannery, 1986).

Situation de la région

Le pays mixtèque (ou Mixteca) est situé au sud du Mexique central. Il occupe la moitié occidentale de l'Etat d'Oaxaca et déborde sur les Etats de Puebla et Guerrero. Il est caractérisé par un relief escarpé. Il est soumis à l'alternance entre une saison sèche, d'octobre à avril, et une saison des pluies, de mai à septembre.

Le climat est semi-aride dans la partie nord et subhumide dans la partie sud, orientée vers le Pacifique (les précipitations annuelles vont de 400 à 2 600 mm) ; la température varie en fonction de l'altitude. L'étude a été menée à San Pedro Yosotato (district de Tlaxiaco, Etat d'Oaxaca), au sud du haut pays mixtèque (Mixteca Alta), sur le versant Pacifique (figure 20.1). Le terroir de

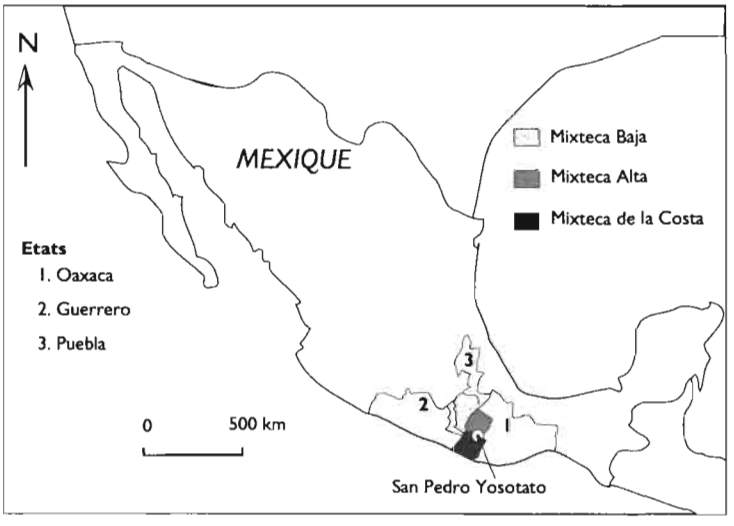


Figure 20.1 Situation de la Mixteca et du village étudié

ce village s'étend entre 800 et 2 500 mètres d'altitude et bénéficie par conséquent d'une diversité climatique et végétale (figure 20.2).

La Mixteca est peuplée de métis et d'Indiens, la majorité (328 000 personnes d'après le recensement de 1990) parlant le mixtèque (langue de famille otomangue) et, dans les trois-quarts des cas, également l'espagnol. Dans la communauté étudiée, le mixtèque est en cours d'abandon en faveur de l'espagnol.

Économie et subsistance

L'économie de la Mixteca est principalement orientée vers une production agricole vivrière qui ne couvre pas les besoins de la population (Romero Peñaloza *et al.*, 1986) – voir le calendrier des ressources sur la figure 20.3. Seules quelques zones humides ou irrigables sont consacrées à des cultures commerciales *(ibid.)*, comme à San Pedro Yosotato, où le café est aujourd'hui favorisé par rapport aux cultures vivrières. Les habitants de cette communauté y cultivent sur différentes altitudes plusieurs espèces et/ou variétés de maïs *(Zea mays)*, haricots *(Phaseolus* spp.) et courges *(Cucurbita* spp.), qu'ils récoltent entre septembre et décembre dans les terres cultivées sous régime pluvial et en juin-juillet dans les quelques parcelles irrigables (Katz, 1990). Ils en tirent la base de leur alimentation, constituée le plus souvent de galettes de maïs *(shita / tortillas)*, d'un plat de haricots bouillis et de piment (consommé tel quel ou sous forme de sauce piquante). Ils cultivent également des arbres, dont les fruits sont mangés entre les repas, et d'autres plantes qui complémentent les repas ou les condimentent.

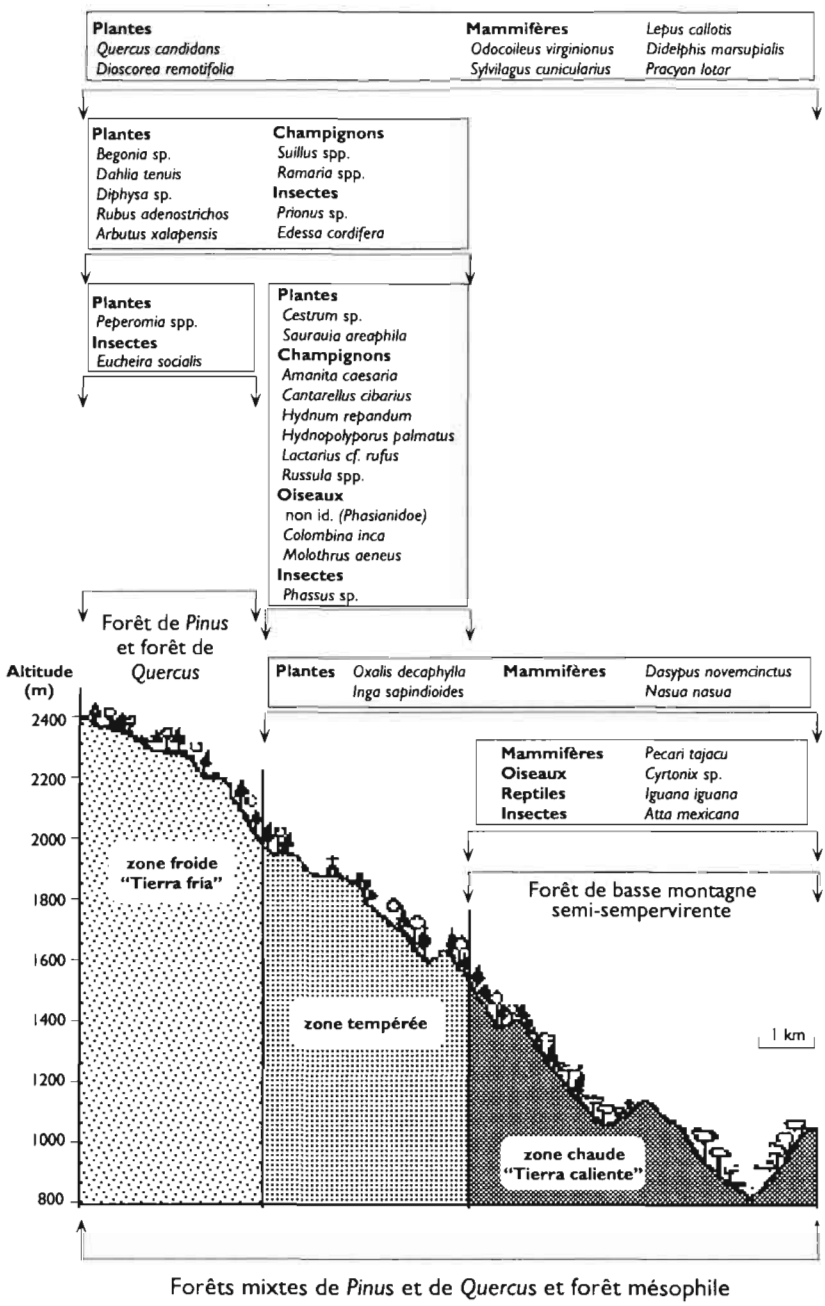


Figure 20.2
Plantes et animaux sauvages exploités dans différents types de forêt du gradient altitudinal.

Ils consomment occasionnellement leurs animaux d'élevage (volaille, cochons, chèvres et moutons), surtout lors des fêtes, plus nombreuses en saison sèche. La vente du café, récolté entre novembre et février, leur permet actuellement d'acheter de la viande, des oeufs, du fromage, du pain, du riz, des pâtes, des ingrédients pour plats festifs (noix, amandes, condiments particuliers, etc.), des boissons en bouteille, des végétaux qui poussent dans des zones plus chaudes (tel le piment) ou des zones plus froides (telles les pommes de terre), ainsi que du maïs et des haricots, qui ne sont pas produits en quantités suffisantes. Toutefois, l'argent n'est économisé généralement que jusque vers mai-juin, aussi les achats sont réduits tout au long de la saison des pluies, d'autant plus que les communications sont rendues plus difficiles. En même temps, les réserves de maïs et haricots diminuent ; en « terres chaudes », où seulement 50 hectares de maïs sont plantés annuellement, les épis mûrissent dès la fin du mois d'août ; mais en « terres froides », où se situe la plupart des terrains, les pénuries sont au plus fort en août-septembre ; la soudure est alors assurée en partie par les ressources sauvages (Katz, 1996). La pêche est très restreinte dans cette zone où coule une rivière peu profonde. La chasse est actuellement peu fréquente, mais concerne un nombre d'espèces non négligeable.

La collecte d'insectes y est remarquable – et typique des régions à forte population indienne (Ramos-Elorduy, 1982, et chapitre 21 du présent ouvrage). La cueillette joue un rôle important ; notamment, une grande variété de jeunes pousses d'adventices sont souvent consommées, comme dans d'autres zones indiennes (Wilken, 1970 ; Messer, 1978 ; Bye, 1981 ; Caballero et Mapes, 1985 ; Katz, 1992), ainsi que des champignons – la consommation d'insectes et de jeunes pousses avait été remarquée dès l'arrivée des Espagnols par le moine Sahagún (1975). Les trois dernières activités ont lieu dans différents espaces de l'environnement, mais nous nous restreindrons ici à l'étude des ressources alimentaires de la forêt, en examinant leur mode d'obtention et de préparation ainsi que leur importance dans la consommation.

L'utilisation des ressources de la forêt

Le mode d'exploitation des ressources sylvestres en pays mixtèque diffère de ce qui a lieu dans des régions véritablement forestières, traitées dans cet ouvrage. La forêt est désignée en mixtèque par *yuku* ou *ku'u* et en espagnol local par *monte*; ces termes se réfèrent à tout ce qui est en dehors du contrôle humain : l'espace, les plantes et les animaux sauvages ; le terme *yuku* signifie également « montagne ». Pour les habitants, la forêt est souvent destinée à être transformée en champ cultivé. Ces paysans craignent l'espace forestier, lieu du surnaturel et porte de l'au-delà. La forêt est en constant recul

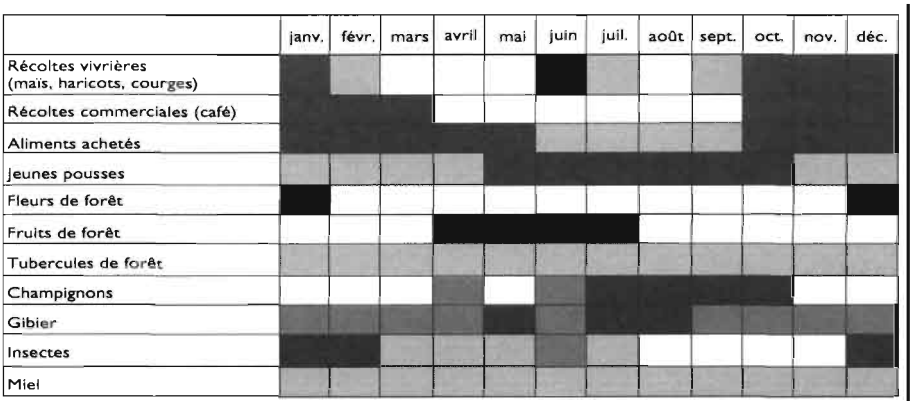


Figure 20.3 | Disponibilité saisonnière des ressources

face aux défrichements ; sur le terroir étudié, sa superficie ne représente plus que 150 hectares sur 1850 hectares, auxquels s'ajoutent des poches entre les champs de café, eux-mêmes sous systèmes agro-forestiers ; c'est pourquoi y ont lieu une grande partie de la cueillette et de la chasse. Cependant la forêt joue encore aujourd'hui un rôle au sein des agro-écosystèmes. Elle est exploitée pour le bois de cuisine et de construction, pour les plantes ornementales et pour les plantes et animaux médicinaux et alimentaires. Des arbres utiles de la végétation pionnière sont également conservés dans les champs de maïs et autour des maisons, et les adventices *(ku'u/monte)* utiles sont favorisées. Le sauvage s'imbrique avec le cultivé (*cf.* Katz, 1991).

Les ressources animales

Sur le terroir étudié, nous avons dénombré au moins 40 espèces d'animaux sauvages comestibles (*kiti / animales*), exploitées dans différents endroits : 6 dans la rivière du fond de vallée (1 amphibien, 1 crustacé, 4 poissons) – tous considérés comme des « animaux aquatiques », *kiti nute / animales de agua* – 7 dans les champs (6 insectes, 1 oiseau) et 28 dans les forêts, soit 10 mammifères, 5 oiseaux, 2 reptiles (tableau 20.1) et 11 insectes, auxquels s'ajoute la récolte du miel d'une guêpe (comprise ci-dessus) et de 3 sortes d'abeilles.

Au Mexique, où le végétal occupe une place prédominante, la chasse et la connaissance des animaux sont loin d'être aussi élaborées que dans les sociétés amazoniennes (*cf.* Grenand P., et Sponsel et Loya, chapitres 41 et 42 du présent ouvrage). De ce fait, ce thème a été très peu étudié. Les animaux occupent toutefois une place particulière dans l'imaginaire des indigènes, comme en témoignent les contes, les mythes, les arts (danses, masques, tissages), la croyance au *nahual* (double animal surnaturel de l'être humain, en mixtèque *tee/ña nubi),* ainsi que l'iconographie préhispanique.

Tableau 20.1 Animaux consommés.

Nom scientifique	Mixtèque	Espagnol	Français	Mode de préparation
Mammifères				
Odocoileus virginianus – Cervidae	ʔisu	*venado*	cerf à queue blanche	*mole*, *tamale*, *pozole*, four
Sylvilagus cunicularius – Leporidae	lexo	*conejo*	lapin	rôti, *mole*, *tamale*, *pozole*
Lepus callotis – Leporidae	lexo burro	*liebre*	lièvre	rôti, *mole*, *tamale*, *pozole*
Didelphis marsupialis – Didelphidae	yoko	*tlacuache*	opossum	rôti
Dasypus novemcinctus – Dasypodidae	yakwi	*armadillo*	tatou	rôti, *mole*
Nasua nasua – Procyonidae	yiyi	*tejón*	coati	rôti, four
Sciurus poliopus – Sciuridae	kwañi	*ardilla*	écureuil	rôti, *mole*
Procyon lotor – Procyonidae	mąʔą	*mapache*	raton laveur	rôti
Pecari tajacu – Tayassuidae	kini yuku	*jabalí*	pécari	four
Coendu mexicanus – Erithonzidae	ñaña ʔiñu	*puerco espín*	porc-épic	rôti
Oiseaux (liste non exhaustive)				
indeterminata – Phasianidae	tyʉʔʉ yuku	*gallina de monte*	poule sauvage	rôti, *mole*
indeterminata – Columbidae	paloma	*paloma*	tourterelle	rôti, *mole*
Colombina inca – Columbidae	kuku	*chicuca*	pigeon	rôti, *mole*
Cyrtonix sp.? – Phasianidae	kaa ñuʔu	*codorniz*	caille	rôti
Molothrus aeneus – Emberizidae	saa tʉ /saa naʔma	*tache*	?	rôti
Reptiles				
Iguana iguana – Iguanidae	tiči	*iguana*	iguane (vert)	*mole*, *tamale*
Ctenosaura pectinata – Iguanidae	tiči	*iguana*	iguane	*mole*, *tamale*
Insectes				
Priones sp.	tikoko	*tikako*	larve coléoptère	grillé
Atta mexicana	ʔisu noko	*chicatana*	reine de fourmis	grillé, sauce, *tamale*
Edessa cordifera	tiaʔa	*chinche*	imago de punaise	grillé, sauce, vivant
Eucheria socialis	lusti	*gusano de modroño*	chenille	grillé, sauce
Phassus sp.	nyi liʔčama	*lusti*	chenille	grillé, sauce
Vespidae	yoko	*panal*	larves de guêpe	grillé

Les Mixtèques[1] n'emploient pas de terme particulier pour « chasser » ; ils disent « aller chercher des animaux » *(nuku kiti / buscar animales).* En fait, ils se lancent rarement en chasse organisée – chasse individuelle au lièvre, à l'iguane, etc., ou chasse collective au cerf à la battue. Ils tuent plus fréquemment des animaux par chance ou pour défendre les cultures, au cours de leurs trajets et des travaux agricoles (Katz, 1990) ; il s'agit du « *garden hunting* » décrit et analysé par Linares (1976). Des savoirs semblent aussi avoir été perdus. À l'arrivée des Espagnols, la chasse était réservée aux nobles mixtèques et les paysans se contentaient, d'après les chroniqueurs, de « vermine » *(sabandijas)* (oiseaux, taupes, lézards, serpents), ou bien ils étaient invités aux banquets des nobles lors de fêtes religieuses ; il arrivait aussi que certains d'entre eux chassent pour le compte de ces derniers en échange de tissus, d'arcs et de flèches ; les « Relations Géographiques » de 1579–1583 donnent de nombreuses descriptions des chasses menées par les nobles, des animaux chassés et des rites attenants : ils chassaient à la lance, au propulseur de javelot et à la massue, et après la conquête, ils adoptèrent également les armes à feu (Acuña, 1984 ; Dahlgren, 1966). Dans quelques « Relations Géographiques » du XVIIIe siècle, il est uniquement mentionné que les paysans mixtèques tuent des lièvres et des cerfs et « qu'un Indien sur cent se consacre à la chasse » (Cervantes Lechuga, 1967).

Actuellement, les animaux chassés occupent une place minime dans l'alimentation, en raison de la diminution de la faune. Il y a plusieurs décennies, la consommation du gibier était probablement un peu plus importante, mais tout comme aujourd'hui, elle variait selon les familles, en fonction du goût pour la chasse et du savoir des membres masculins. Du moins à cette époque, les quelques chasseurs trouvaient suffisamment de gibier pour en vendre les excédents dans le village. Ainsi en témoigne une habitante de Yosotato, née vers 1930 : *« Quand j'étais petite, nous étions pauvres, mais nous n'avons jamais eu faim, car mon père était un bon chasseur. Il trouvait toujours des animaux, et en vendait une partie ».* Les hommes chassaient alors surtout à l'aide de pièges faits de lianes. Il est probable que ces techniques, peu mentionnées dans les sources historiques, aient été propres aux paysans.

Le piégeage, encore connu des personnes âgées, est actuellement en voie de disparition ; les paysans chassent plutôt au fusil, ou éventuellement au pistolet (que certains portent toujours sur eux). Il arrive que les femmes assomment un animal à l'aide d'un bâton. Les enfants chassent les oiseaux et les écureuils à l'aide de lance-pierres. Il semble aussi qu'on utilisait des sarbacanes avec, comme projectile, le noyau de *Saurauia oreophila* (petit fruit appelé en espagnol « sarbacane », *cerbatana).*

(1) Pour la transcription du mixtèque : Dans le texte : [ˈ] = arrêt glottal, en phonétique, [ʔ] (dans les tableaux) ; [ƀ] = [b] dans les tableaux

Tout comme les Indiens d'Amazonie et d'autres habitants des forêts tropicales (Redford, chapitre 24 du présent ouvrage), les Mixtèques ont une préférence pour les gros mammifères, en particulier le cerf à queue blanche *(Odocoileus virginianus)*. Dans les Relations Géographiques du XVIe siècle, la chasse au cerf est souvent mentionnée, et il est dit que les chasseurs rendaient un culte à une divinité de la chasse qu'ils se représentaient comme un cerf (Acuña, *ibid.)*. Selon une bribe de mythe que nous avons recueillie, « autrefois, avant que les gens ne mangent du maïs, ils mangeaient du cerf ». Dans les basses terres, la chasse à l'iguane est encore ritualisée (Flanet, 1982). Les Mixtèques n'ont jamais cette « faim de viande », caractéristique des peuples chasseurs (*cf.* de Garine et Pagézy, 1989), ils ont avant tout faim de maïs et considèrent les végétaux comme des aliments plus sains que les animaux. Leur critère dans le choix des animaux consommés est le régime alimentaire de ces derniers ; par exemple, *« le coati, c'est bon, parce qu'il ne mange que des grains de café et des fruits de la forêt »*. Dans les rares occasions où l'on mange encore aujourd'hui du gibier lors d'une fête communautaire, il s'agit de cerf, cuit en four de terre (technique de cuisson parmi les plus antiques) ; mais à la place, on cuisine plus souvent de la chèvre ou du mouton. D'autres animaux sauvages sont aussi cuits en four de terre. Mais, pour la plupart, les animaux chassés sont tout d'abord rôtis à la broche, puis accrochés au-dessus du foyer pendant plusieurs jours (donc fumés) et ensuite bouillis avant d'être accommodés en sauce épaisse pimentée *(neyu 'u'ba / mole)*, ou avec une soupe de grains de maïs longuement bouillis *(nuxiya / pozole)* ou encore dans des petits paquets de pâte de maïs enveloppée dans des feuilles, cuits à la vapeur *(tikoo / tamal)*. Les animaux domestiques, eux, sont bouillis frais (tableau 20.1).

Il n'existe pas en mixtèque ou dans l'espagnol local de terme pour désigner les insectes ; ils sont juste caractérisés comme des « petits animaux » *(animalitos)*. Ils ne forment pas une catégorie séparée des autres animaux, et comme une grande partie du gibier et des plantes, ils sont ramassés au cours des déplacements et des travaux agricoles (Katz, sous presse). Ils sont plus accessibles que le gibier, mais on ne les trouve que pendant de courtes périodes – surtout en saison sèche – et en très petites quantités. Certaines espèces contiennent un fort pourcentage de protéines (Ramos-Elorduy, 1982). Des insectes collectés en forêt, les plus appréciés sont les punaises *(Edessa cordifera)* et les fourmis *(Atta mexicana)* ; la consommation des larves de guêpes, typique de l'Etat d'Oaxaca (Ramos-Elorduy, *ibid.*), est beaucoup plus occasionnelle. Tout comme les Indiens d'Amazonie (Dufour, 1987), les Mixtèques considèrent les insectes comme une friandise. Ils les mangent surtout entre les repas, le plus souvent grillés, puis éventuellement écrasés et mélangés à une sauce piquante. De plus, les punaises sont mangées vivantes et les fourmis servent à fourrer des *tamales*.

Tableau 20.2 Ressources végétales.

Nom scientifique	Mixtèque	Espagnol	Mode de préparation
Jeunes pousses	**yube**	**quelites**	
Peperomia obtusifolia – Piperaceae	yube tyikɨ	*quelite de vela*	cru
Peperomia quadrifolia – Piperaceae	yube tiniyi	*quelite de ardilla*	cru
Peperomia sp. – Piperaceae	yube kwii	*quelite verde*	cru
Peperomia sp. – Piperaceae	yube ndaši	*quelite de zopilate*	cru
Begonia sp. – Begoniaceae	yube tungaya	*caña agria*	cru
Oxalis decaphylla – Oxalidaceae	yube nuxiya	*xocoyule*	cru, bouilli, condiment
Fleurs	**ʔita**	**flores**	
Diphysa sp. – Fabaceae	tɨ ʔiyi	*huachipile*	bouilli
Fruits	**titi biši**	**frutas**	
Rubus adenostrichos – Rosaceae	nañu	*zarzamora*	cru
Cestrum sp. – Solanaceae	neʔya ñungwi	*huevo de gato*	cru
Saurauia oreophila – Actinidiaceae	titi snoʔo	*cerbatana*	cru
Arbutus xalapensis – Ericaceae	tɨ yulu	*modroño*	cru
Graines	**titi**	**semillas**	
Inga sapindioides – Mimosaceae	tɨ čakwa	*guajinicuile*	bouilli, (tégument cru)
Quercus candidans – Fagaceae	tɨ nitu	*encino*	bouilli
Tubercules	**ñaʔmi**	**camotes**	
Dahlia tenuis – Asteraceae	ʔita kaʔyu	*dalia montes*	cru
Dioscorea remotifolia-Dioscoreaceae	ñaʔmi kuʔu	*camote montes*	bouilli
Oxalis decaphylla – Oxalidaceae	yube nuxiya	*xocoyule*	cru
Tigridia pavonia – Iridaceae	ñaʔmi sayi	*cebolleja*	cru

Les ressources végétales

Sur 71 plantes sylvestres et adventices cueillies sur l'ensemble du terroir – *yuku-yuku* « arbres-herbes » et ˢiʔyi, « champignons » – seulement 15 sont ramassées dans les bois ; certaines de ces espèces se trouvent aussi dans les jardins et les champs quand ils s'agit d'arbres héliophiles qui ont été conservés *(Inga, Saurauia, Cestrum)*. Les activités de cueillette sont en fait beaucoup plus fréquentes dans les champs, les friches et au bord des chemins. Elles ont principalement lieu lors des travaux agricoles et des déplacements. On ne fait de détour que pour les champignons. Les plantes cueillies dans la forêt – mais en fait très près des chemins – ont donc une importance bien moindre dans l'alimentation. Elles sont utilisées en cas de disette ou bien uniquement recherchées par les enfants. Des plantes des bois (tableau 20.2), les parties utilisées sont : les fleurs (1), les fruits (4), les graines (2), les tubercules (4) et les jeunes pousses (6) appelées en espagnol

Tableau 20.3 , Champignons consommés.

Nom scientifique	Mixtèque	Espagnol	Substrat	Mode de préparation
Champignons	ʔiʔyi...	*hongo de...*		
Cantarellus cibarius – Cantharellaceae	baya	*jibaya*	terre noire/argileuse, feuilles	cru, grillé, bouilli, *male*, *empanada*, *tamale*
indeterminata	kani	*cuaresma*	arbres creux de *Clethra mexicana*	*male*, bouilli
Suillus tamentosus – Boletaceae	kuñu	*panza*	sol, feuilles	grillé
Suillus cembrae – Boletaceae		»	»	»
Phylloporus rhodoxanthus – Paxillaceae		»	»	»
indeterminata	ku šita	*tortilla*	?	*tortilla*
indeterminata	kwañi	*ardilla*	arbre sec : *Quercus*, *Inga*, *Hibiscus*	grillé, *mole*, *empanada*
Amanita caesaria – Amanitaceae	naa	*jina*	sol, feuilles de chêne	*mole*, bouilli, (grillé)
Lactarius volemus – Russulaceae	šukwi	*leche*	terre noire, feuilles pin/chêne	cru, toutes
Ramaria stricta – Clavariaceae	taka	*cacho de venado*	sol, feuilles pin/chêne	bouilli, *mole*, *empanada*, *tamale*
Ramaria concolor – Clavariaceae		»	»	»
indeterminata	tisu	*tiso*	sol, feuilles	*mole*, *empanada*, *tamale*
indeterminata	tɥ	*huachipile*	?	bouilli, *mole*
Russula spp. – Russulaceae	yaʔa	*chile*	sol, feuilles	grillé
Hydnum repandum – Hydnaceae	yaa čilu	*lengua de gato*	sol, feuilles	grillé
indeterminata	?	*gallina*	tronc pourri	bouilli, *mole*
Lactarius rufus ? – Russulaceae	?	*pajarito*	sol, feuilles	?
Hydnopolyporus palmatus – Polyporaceae	?	?	tronc de *Clethra mexicana*	bouilli, *mole*

local « *quelites* » (et en mixtèque *yube)* ; cette dernière catégorie comprend de nombreuses plantes adventices – souvent consommées cuites ; cependant la plupart des espèces de sous-bois se mangent crues. Les plats de racines et tubercules, de fleurs ou de *quelites* bouillis s'ajoutent ou se substituent au plat quotidien de haricots ; les *quelites* crus le condimentent. Les fruits sont mangés entre les repas. Les glands étaient autrefois mélangés à la pâte des galettes de maïs en périodes de disette, mais seuls les personnes âgées s'en souviennent.

Comme la plupart des Indiens du Mexique (Mapes *et al.,* 1981 ; Escalante, 1982 ; Gispert *et al.,* 1984 ; Guzman, 1977 ; Shepard et Arora, 1992), les Mixtèques sont mycophiles, mais les connaissances scientifiques sur l'usage des champignons comestibles dans ce pays sont encore à développer (Shepard, 1994). Parmi les 22 champignons *('i'yi / hongos)* utilisés à San Pedro Yosotato, la plupart pousse dans les bois, surtout sous les feuilles (12), parfois sur les troncs (4) ; quelques uns poussent dans les prés (1) ou sur des excréments d'ovins (3) (tableau 20.3). Les champignons poussent peu dans les basses terres, car l'évaporation y est trop forte, et sortent uniquement en saison des pluies (à l'exception du « champignon de carême » *(hongo de cuaresma)* qui, comme son nom l'indique, apparaît en mars-avril). Ils comblent alors les manques dûs à l'attente des récoltes. Ils sont extrêmement recherchés et appréciés, et leur cueillette revêt un aspect providentiel qui les rend plus précieux encore. Les Mixtèques ne considèrent les champignons ni comme des végétaux, ni comme des animaux, mais quand ils les mangent, ils les conçoivent comme de la viande *(« es pura carne »)*, à laquelle les champignons se substituent lorsque celle-ci fait défaut. Le « champignon de *tortilla* » *(hongo de tortilla)* est mélangé (moulu) à la pâte des galettes de maïs, en périodes de disette, mais aussi par goût. Les autres champignons sont souvent grillés, ou bien servis en bouillon, en *mole*, en *tamales* ou en *empanada (tortilla* pliée en deux et fourrée).

Conclusion

Les ressources alimentaires de la forêt ont une importance minime mais non négligeable dans le régime des Mixtèques. Leur importance était probablement plus grande dans les siècles précédents, étant donné que des aires plus étendues étaient couvertes au XVIe et au XVIIIe siècles par des forêts (Acuña, *ibid. ;* Cervantes-Lechuga, *ibid.).* Certes, la forêt a totalement disparu du paysage extrêmement érodé de la partie nord de la Mixteca, et dans la partie sud, où l'étude a été menée, elle ne subsiste que sur de petites surfaces et son milieu est très perturbé. Les plantes ici citées sont souvent des espèces pionnières ou héliophiles, voire rudérales. Les espèces végétales et animales utiles qui sont tirées de la forêt témoignent toutefois d'une diversité. Ces aliments comblent les périodes de soudure, apportent une satisfaction psychologique et de la variété au régime. Les plus importants sont les champignons, dont les saveurs sont si appréciées qu'ils « méritent un détour ». Ils fournissent le plat de résistance à une période où les réserves sont au plus bas, et une espèce, le « champignon de *tortilla* », renfloue la pâte des galettes. La chasse suscite aussi des déplacements particuliers, mais plus occasionnels que les champignons, plus variables selon les familles et de plus en plus limités. La

consommation du gibier est actuellement assez rare. Celle d'insectes est bien plus fréquente, mais restreinte en quantité ; elle agrémente l'alimentation lors des périodes de relative abondance de la saison sèche. Les plantes sont les aliments de la forêt les moins fréquemment recherchés et les moins diversifiés ; elles sont consommées entre les repas par les enfants ou bien utilisées, mais de plus en plus rarement, en période de disette.

Tout comme l'au-delà avec lequel elle est en continuité, la forêt est conçue comme un lieu froid et humide, source de fertilité, où plantes et animaux se reproduisent tous seuls, sans influence de l'homme ; c'est le lieu d'origine mythique des plantes cultivées ; la fourmi en aurait ramené le maïs aux hommes et « l'oiseau vagabond » *(saa su'u)* le haricot. La forêt est la contrepartie des espaces cultivés avec lesquels elle est en alternance, tout comme, dans les conceptions locales, la saison des pluies alterne avec la saison sèche et la vie alterne avec la mort. Elle est donc nécessaire à l'équilibre de la nature.

Remerciements

Notre recherche de terrain, réalisée dans le cadre du projet franco-mexicain « Biologie humaine et développement » (IIA-UNAM/CNRS), a été financée entre 1983 et 1987 par une bourse de l'UNAM obtenue par l'intermédiaire des Ministères des Affaires Etrangères français et mexicain, ainsi que par une allocation « jeune chercheur » des Aires Culturelles du Ministère de l'Education Nationale ; une mission en 1990 a été financée par le CEMCA (Centre d'Etudes du Mexique et de l'Amérique Centrale).

L'identification des espèces végétales et animales citées a été réalisée par les biologistes de l'Université Nationale Autonome de Mexico auxquels s'adressent nos remerciements. Les végétaux ont été collectés par nos soins et déposés à l'Herbier National du Mexique (MEXU). Les plantes ont été identifiées par R. Bye, A. Campus, A. Delgado, A. Garcia, H. Hernandez, D. Lorence, M.A. Martinez Alfaro, T.P. Ramamoorthy, M. Sousa. Les champignons ont été identifiés par J. Cifuentes. Certains insectes ont été collectés par nous-même et identifiés par J. Ramos Elorduy et ses collaborateurs ; ceux dont l'identification est incertaine ont été simplement photographiés ou comparés sur le terrain avec les photographies du livre de J. Ramos (1982). Les mammifères ont été identifiés sur le terrain à partir des illustrations du livre de S. Leopold (1977) et en fonction de leur distribution géographique ; les données ont été actualisées par le livre de E.R. Hall (1981). Les oiseaux ont été collectés et identifiés par l'équipe de la collection ornithologique dirigée par L. Navarijo. Les reptiles et amphibiens ont été identifiés par G. Casas en fonction de leur distribution géographique.

Références

Acuña, R. (1984). *Relaciones Geográficas del Siglo XVI : Antequera.* 2 vol. (México : UNAM)

Bye, R. Jr. (1981). Quelites. Ethnoecology of edible greens. Past, present and future. *Journal of Ethnobiology.* **1**, 109-123

Caballero, J. et Mapes, C. (1985). Gathering and subsistence patterns among the Purephecha Indians of Mexico. *Journal of Ethnobiology.* 5, 31-47

Cervantes Lechuga, F. L. (1967). *La Mixteca en el siglo XVIII según las Relaciones Geográficas del Siglo XVIII.* Tesís profesional de Licencia en Historia. (México : UNAM. Facultad de Filosofía y Letras)

Dahlgren, B. (1966). *La Mixteca : Su cultura e historia prehispánicas.* (México : UNAM)

Dufour, D. (1987). Insects as food : a case study from the Northwest Amazon. *American Anthropologist.* **89**, 383-397

Escalante, R. (1982). Clasificación matlatzinca de plantas y hongos. In *Memorias del simposio de etnobotánica.* pp. 110-115 (México : INAH)

Flanet, V. (1982). *La maîtresse mort. Violence au Mexique.* (Paris : Berger-Levrault)

Flannery, K. (1986). *Guila Naquitz.* (New York : Academic Press)

Garine, I de et Pagézy, H. (1989). Faim saisonnière et faim de viande. In Hladik C.M., S. Bahuchet et I. de Garine. *Se nourrir en forêt équatoriale.* pp. 43-44 (Paris : UNESCO/MAB/CNRS)

Gispert, M., Nava, O. et Cifuentes, J. (1984). Estudio comparativo del saber tradicional de los hongos en dos comunidades de la Sierra del Ajusco. *Bol. Soc. Mex. Mic.* **19**, 253-73

Grenand, P. (1996). Des fruits, des animaux et des hommes : stratégies de chasse et de pêche chez les Wayãpi de Guyane. *Chapitre 41 du présent ouvrage,* pp. 671–684

Guzman, G. (1977). *Identificación de los hongos. Comestibles, venenosos y alucinantes.* (México : Limusa)

Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America.* (New York : Willy Interscience)

Katz, E. (1990). Practicas agrícolas en la Mixteca Alta. In T. Rojas (ed.)*Agricultura indígena : pasado y presente.* pp. 239-274 (México : CIESAS)

Katz, E. (1991). Représentation de l'environnement et identité chez les Mixtèques du Mexique. *Ecologie Humaine.* **9**, 25-37

Katz, E. (1992). La cueillette des adventices comestibles au Mexique. *Ecologie Humaine.* **10**, 25-41

Katz, E. (1996). Emergency foods of the Mixtec Highlands (Mexico). In S. K. Jain (ed.). *Ethnobiology in human welfare,* **pp. 48–51** (New Delhi : Deep Publications)

Katz, E. (sous presse). Insectes comestibles du haut pays mixtèque (Mexique). *Anthropozoologica*

Leopold, S. (1977). *Fauna silvestre de México.* (México : Instituto Mexicano de los Recursos Naturales Renovables)

Linares, O. (1976). Garden hunting in the American tropics. *Human Ecology.* 4, 331-349

MacNeish, R. (1967). A summary of subsistence. In Byers D. (ed.)*The prehistory of the Tehuacan Valley.* Vol. I, Chap. 15. (Austin-London : University of Texas Press)

Mapes, C., Guzman, G., et Caballero J. (1981). *Etnomicología purephecha.* (México : SEP)

Messer, E. (1978). *Zapotec plant knowledge.* (Ann Arbor : University of Michigan)

Ramos-Elorduy, J. (1982). *Los insectos como fuente de proteina para el futuro.* (México : Limusa)

Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale *Chapitre 21 du présent ouvrage,* pp. 371–382

Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage,* pp. 401–424

Romero Peñaloza, J., García Barrios, L., Martínez Gonzalez, J., Ramirez Miranda, C., Valencia Olea, R., Reyes Montes, F. et Ramos Maza, T. (1986). *Diagnóstico de la producción agrícola de las Mixtecas oaxaqueñas Alta y Baja.* (Chapingo, Mexico : UACH-CONACYT). Mimeo

Sahagún, Fr. B. de. (1975). *Historia general de las cosas de Nueva España.* 1582, (Mexico : Porrua)

Shepard, G. et Arora, D. (1992). The grace of the flood. The naming and use of mushrooms among the Tzeltal and Tzotzil Maya of Chiapas. Communication. *3rd International Congress of Ethnobiology.* (Mexico)

Shepard, G. (1994). The forgotten kingdom : mushrooms and ethnobiology. Communication. *4th International Congress of Ethnobiology.* (Lucknow)

Sponsel, L.E. et Loya, P.C. (1996). La gestion des ressources dans les écosystèmes oligotrophes du Rio Negro (Amazonie Vénézuélienne). *Chapitre 42 du présent ouvrage,* pp. 685–698

Spores, R. (1984). *The Mixtecs in ancient and colonial times.* (Norman : Oklahoma University Press)

Wilken, G. (1970). The ecology of gathering in a Mexican farming region. *Economic Botany.* 24, 286-295

RÔLE DES INSECTES DANS L'ALIMENTATION EN FORÊT TROPICALE

Julieta RAMOS-ELORDUY

Introduction

Les insectes jouent un rôle important dans les régimes alimentaires des peuples du monde entier, particulièrement dans les régions tropicales et subtropicales. Les insectes comestibles représentent en effet une source de nourriture acceptable, particulièrement intéressante pour les populations rurales vivant en autosubsistance, dans la mesure où ils peuvent être trouvés en abondance et sont faciles à récolter. Ces insectes sont riches à la fois en protéines et en lipides, ces derniers améliorant sensiblement la qualité du régime alimentaire (Ramos-Elorduy, 1982, 1984a). Ils apportent également des vitamines du groupe B qui font souvent défaut dans les régions tropicales (Ramos-Elorduy, Morales *et al.*, 1988, Ramos-Elorduy et Pino, 1990). La consommation des insectes représente une valeur tout aussi importante du point de vue culturel que nutritionnel, car elle joue un rôle dans les croyances religieuses et mystiques (Sahagun, 1980), dans la médicine traditionnelle (Ramos-Elorduy et Pino, 1988 ; Ramos-Elorduy, 1991), et dans certains rituels (Posey, 1980, 1985). Les insectes sont d'ailleurs utilisés comme modèles des comportements humains, par exemple chez les Tzetzales et les Tzotziles, à Chiapas au Mexique (Hunn, 1982). Enfin, dans l'ancien Mexique, les insectes étaient aussi utilisés comme offrandes dans les festivités religieuses (Ramos-Elorduy et Pino, 1989b).

Le choix de ces insectes et la façon de les préparer et de les consommer, varient selon les préférences et les habitudes alimentaires de chaque société, ainsi qu'en fonction de la disponibilité des ressources dans leur écosystème. La plupart des populations forestières tropicales perçoivent les nombreuses espèces d'insectes en tant que ressources naturelles renouvelables ; elles en ont une connaissance suffisante pour savoir quand et où les récolter et comment les exploiter sans les détruire.

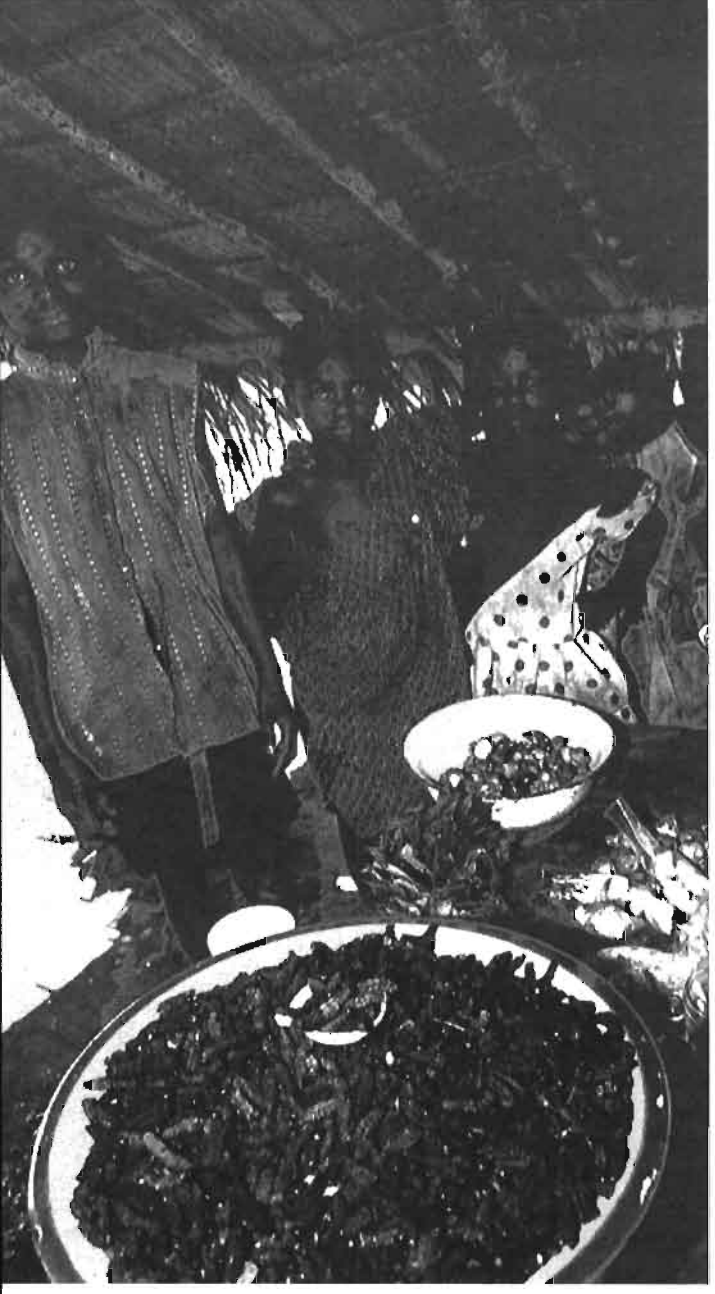


Figure 21.1
Chenilles séchées et fumées, commercialisées sur un marché local de République Centrafricaine (Ngotto, Décembre 1994). Photo C.M. Hladik.

La récolte des insectes comestibles constitue une activité économique et quelques espèces sont commercialisées (figure 21.1). Il existe une grande diversité de méthodes de récolte, de préparation et de stockage permettant une utilisation prolongée de la denrée sur des périodes de l'année où les ressources sont rares (Ramos-Elorduy, 1987).

Les résultats présentés dans ce chapitre concernent principalement le Mexique et l'Amérique centrale avec des comparaisons pour les autres continents.

Diversité des insectes comestibles

Les insectes constituent au moins les 4/5 des espèces du règne animal et ont colonisé tous les milieux – à l'exception des océans – (Borror *et al.*, 1976). Leur très large distribution résulte de plusieurs facteurs dont leur nombre extraordinairement élevé d'espèces, leur adaptabilité, leur aptitude à voler et donc à envahir de larges espaces, leur capacité de produire des races résistantes à divers produits chimiques et enfin leur taux de reproduction élevé.

Une revue de la bibliographie, nous a permis de recenser à cette date, 1383 espèces d'insectes comestibles dans le monde. Quelques espèces sont cosmopolites, mais la grande majorité est très localisée et spécifique de zones particulières. Par continent, elles se répartissent ainsi : 38 % en Afrique, 37 % en Amérique, 17 % en Asie, 6 % en Australie et 2 % en Europe. Notons que 63,6 % de ces espèces sont tropicales.

Les insectes les plus consommés dans le monde se répartissent dans 9 ordres incluant 11 genres aquatiques. Ils peuvent être consommés à différents stades de développement, sous forme d'œufs, de larves, de nymphes, de pupes et d'adultes. Si certaines espèces sont consommées à tous les stades, d'autres le sont seulement à certains ; mais 80 % d'entre elles sont consommées à l'état immature (Ramos-Elorduy, 1984a, 1984b).

Une grande diversité d'insectes est consommée de par le monde (Bergier, 1941 ; Bodenheimer, 1951 ; Ramos-Elorduy, 1982 ; Ramos-Elorduy et Conconi, 1994), incluant des chenilles de papillons diurnes et nocturnes, des larves et des adultes de coléoptères, des abeilles (espèces avec ou sans aiguillon), des guêpes, des bourdons, des fourmis, des cigales, des punaises, des criquets et des sauterelles (Tettigonidae et Acrididae), des Membracidae et même les poux que l'on trouve dans la chevelure des autres. En provenance du milieu aquatique, sont également consommables des libellules, plusieurs espèces de mouches et de coléoptères, des punaises et des mécoptères.

Les insectes les plus gros sont les plus appréciés notamment les chenilles de papillons nocturnes comme ceux de la famille des Noctuidae, Saturniidae et Sphingidae, les larves des scarabées de la famille des Cerambycidae (dans les genres *Batocera*, *Cerambyx*, *Callipogon*, et *Petrognatha*) et des Scarabaeidae (genres *Goliathus*, *Megasoma* et *Oryctes*) et dans la famille des Curculionidae, le genre *Rhyncophorus*. Parmi les Orthoptères, les genres les plus importants sont : *Locusta*, *Schistocera*, et *Nomadactris* (famille des Acrididae), *Ruspolia* et *Homocoryphus* (famille des Tettigonidae), ainsi que, chez les Gryllidae, le grillon, *Brachytrupes portentosus* (DeFoliart, 1989).

D'autres espèces, plus petites, peuvent être trouvées en très grande quantité ; elles sont faciles à récolter et sont très recherchées, comme par exemple les sauterelle du genre *Sphenarium* (Serrano et Ramos-Elorduy, 1989), les pu-

naises « *jumiles* » du genre *Euschistus* (Pentatomidae) et les punaises aquatiques des familles Notonectidae et Corixidae, ou bien encore les mouches de mai (les éphèmères). En ce qui concerne les guêpes, les abeilles et les bourdons, on récolte le miel, le pollen et le couvain. Dans le cas des guêpes ne produisant pas de miel, le nid entier est pris avec larves et adultes à l'intérieur.

Il arrive que les populations nomades se déplacent en fonction de la présence et de l'abondance des espèces d'insectes comestibles. On peut citer, par exemple, le cas des déplacements des populations Guayaqui, qui suivent les abeilles et les guêpes vers les forêts du haut Parana, au Paraguay, (Velard, 1954). Dans le cas des termites et des fourmis, les individus reproducteurs sont capturés lors de leur vol nuptial, ou directement, après ouverture du nid ; dans ce cas le couvain et les ouvrières sont également récoltés. La reine des termites est également très appréciée.

Élevage et commercialisation

De nombreuses espèces d'insectes comestibles sont mises en élevage à petite échelle, certaines étant même destinées à être commercialisées. *Apis mellifera* et beaucoup d'espèces de la tribu des Meliponini (genres *Trigona* et *Melipona* comme *Melipona beechei*) sont élevées pour leur miel et leur cire qui sont vendus sur les marchés, tandis que le couvain est consommé localement. Selon les pays et les groupes ethniques, les insectes sont généralement vendus selon leurs différentes tailles. Actuellement, plusieurs espèces sont même exportées vers les grandes capitales du monde où elles sont servies comme plats de gourmets (Taylor, 1979).

Les abeilles sont généralement élevées dans les troncs creux de certains arbres. Les ouvertures distales sont obturées avec de la boue ou des excréments de vaches – ou encore avec des cuticules de feuilles d'Agavaceae qui permettent à l'air de circuler. Une grosse pierre – ou bien une feuille d'aluminium – est déposée sur les troncs pour éviter l'excès d'humidité et accroître la température. Certains élevages se pratiquent également dans de grandes corbeilles cylindriques faites de tiges de plantes variées, dont les ouvertures sont couvertes comme dans le cas précédent (Darchen, 1974 ; Weaver et Weaver, 1981). Les abeilles du genre *Trigona*, dépourvues d'aiguillon, sont élevées dans des pots de terre cuite, installés sur des étagères de bois contre le mur de la maison, ou juste à côté (figure 21.2). Les guêpes peuvent être aussi « mises en culture » de façon rudimentaire. Lors de la fondation d'une nouvelle colonie de guêpes, avec une ou plusieurs reines, on transporte chez soi le nouveau nid et on le laisse se développer jusqu'à ce qu'il ait atteint une taille exploitable (figure 21.3) pour le consommer ou le vendre (Ramos-Elorduy, 1982). À Ocotlán, dans l'État d'Oaxaca (Mexique), nous avons rencontré un paysan qui avait ainsi suspendu 80 nids de guêpes au plafond de sa maison.

Figure 21.2 |
Élevage rustique des abeilles sans aiguillon *Scaptotrigona mexicana* (photo Ramos-Elorduy).

Figure 21.3 |
Vente des gros nids de guêpe *Brachygastra mellifica* sur le marché de Xalpa, au Mexique (photo Ramos-Elorduy).

Figure 21.4 |
Vente du ver rouge de l'agave, *Cossus redtembacheri*, à Pachuca, Mexique (photo Ramos-Elorduy).

Figure 21.5 |
Vente des punaises «*jumiles*» (*Euschistus* spp.) à Otumba, Mexique (photo Ramos-Elorduy).

Les punaises aquatiques (Corixidae et Notonectidae) qui se développent dans des lacs alcalins comme celui du Tchad, en Afrique, ou celui de Texcoco, au Mexique, sont également mises en élevage, et, dans ce dernier cas, depuis l'époque préhispanique. Des brassées de graminées sèches sont ramassées et attachées avec un fil de fer, puis trempées dans l'eau ; une extrémité du fil de fer est reliée à une pierre envoyée au fond du lac pour éviter le déplacement de l'amas d'herbes. Les punaises déposent leurs oeufs sur les tiges. Au bout d'un certain temps, on sort le tout de l'eau ; les tiges sont secouées et les oeufs sont recueillis sur un tissu, tandis que les adultes sont capturés au filet (Fernandez, 1987).

Les chenilles comestibles du papillon *Eucheira socialis* sont grégaires et font l'objet de soins particuliers. Dans chaque cocon de soie, il y a de 300 à 600 individus, d'un seul sexe, et les ramasseurs font attention de pas utiliser tous les cocons : ils en suspendent deux ou trois dans des arbres à côté de leur maison dans le but de s'assurer une part de nourriture pour des périodes de disette mais également pour assurer la reproduction de l'espèce et pouvoir ainsi continuer d'exploiter cette ressource (Ramos-Elorduy, 1982).

Tableau 21.1 | Composition biochimique des insectes du Mexique (pourcentage du poids sec)

Ordres et espèces	Protéines	Lipides	Minéraux	Glucides	
				structuraux	autres
ODONATES					
Anax sp.	56,2	22,2	4,2	6,5	10,8
ORTHOPTÈRES					
Melanoplus mexicanus	71,4	6,5	2,4	11,6	8,1
Arphia falax	75,3	5,8	2,3	11,4	5,2
Sphenarium histrio	77,1	4,2	2,4	12,2	4,0
Sphenarium purpurascens	66,2	10,8	3,0	9,4	10,7
Sphenarium magnum	62,1	10,8	1,3	4,1	21,6
HÉMIPTÈRES					
Euschistus strennus	37,0	44,7	4,0	14,0	0,3
Pachilis gigas (larves)	63,0	26,3	3,8	4,6	2,3
Pachilis gigas (adultes)	65,4	19,4	3,3	9,6	2,3
Abedus ovatus	67,7	6,2	3,1	16,4	6,6
HOMOPTÈRES					
Hoplophorion monograma	55,2	17,1	2,9	19,9	4,8
Umbonia reclinata	29,0	33,4	11,0	13,3	13,3
Tibicen pruinosa	73,5	14,6	3,2	8,9	0,4
Proarna sp.	72,0	4,4	2,9	2,3	18,3
COLEOPTÈRES					
Arhophalus rusticus	20,1	56,1	1,7	5,1	17,0
Aplagiognathus spinosus	25,8	36,4	3,3	15,1	19,5
Aplagiognathus sp.	28,5	41,2	2,7	22,0	5,7
Passalus af. *punctiger*	26,4	44,3	2,5	14,9	11,9
Callipogon barbatum	40,6	34,3	1,7	22,7	0,7
Phyllophaga sp.	42,6	5,6	24,0	12,4	15,4
LEPIDOPTÈRES					
Danaus plexippus	53,4	34,6	3,5	7,6	1,0
Laniifera cyclades	45,8	30,3	4,6	5,0	14,2
Phasus triangularis	15,2	77,2	2,4	3,6	1,7
Phasus trajesa	35,7	51,6	1,8	4,1	6,8
Ascalapha odorata	50,4	21,6	3,3	19,0	5,8
Eucheira socialis	47,2	18,3	5,4	7,7	21,4
Catasticta teutila	59,8	19,1	7,1	7,3	6,7
Arsenura armida	51,8	7,6	8,2	12,3	20,1
Hylesia frigida	41,9	9,1	7,0	12,4	29,6
Latebraria amphipyrioides	57,2	6,8	6,1	29,1	0,8
HYMENOPTÈRES					
Atta mexicana	45,7	30,3	2,6	9,0	12,5
Atta cephalotes	60,6	10,6	5,4	10,2	13,3
Atta sp.	42,6	31,1	2,4	9,9	14,0
Apis mellifera	49,3	20,2	3,6	2,7	24,3
Melipona beeckei	29,0	41,3	3,1	6,2	20,5
Brachygastra mellifica	52,8	29,7	3,4	3,0	11,0
Polybia parvulina	59,9	18,9	3,6	4,4	13,1
Polybia occidentalis bohemani	61,6	18,7	3,5	3,5	12,7
Polybia occidentalis nigratella	59,6	18,2	4,2	7,3	10,8
Polybia scrobalis	62,9	12,5	6,1	14,5	4,1
Polybia scutellaris	51,5	19,9	2,9	1,2	24,5
Polybia sp.	63,0	18,6	2,6	2,3	13,6
Polistes instabilis	31,1	61,5	1,9	3,7	1,8
Vespula squamosa	48,6	26,7	2,8	3,9	18,0
Mischocytarus basimacula	57,3	24,3	4,2	7,8	6,4
Neodiprion guilletei	55,3	35,6	2,9	2,2	4,1
Zadiprion vallicale	56,0	15,1	5,5	6,1	17,4

Tableau 21.2 Digestibilité *in vitro* des insectes comestibles des forêts tropicales du Mexique. Les œufs (Ahuahutle) et les larves et adultes (Axayacatl) sont des mélanges d'insectes aquatiques (*Krizousacorixa azteca, K. mexicana, Corisella mercenaria, C. edulis, Notonecta unifasciata*) appartenant aux familles Corixidae and Notonectidae.

	Pourcentage de protéines	Digestibilité des protéines	Digestibilité totale
Ahuahutle (œufs)	71,5	63,9	89,3
Euschistus taxcoensis	70,3	54,7	77,9
Comadia redtembacheri	67,3	62,2	92,4
Axayacatl (larves et adultes)	63,2	62,0	98,0
Sphenarium histrio	62,9	53,9	85,6
Polybia parvulina	61,4	53,1	86,4
Atta mexicana	58,3	51,1	87,6
Brachygastra mellifica	52,8	45,0	85,2
Eucheira socialis	50,9	47,6	93,5
Laniifera cyclades	45,8	45,3	98,9

Consommation et valeur nutritive

Au Mexique, la consommation des insectes varie considérablement dans les différentes zones géographiques, selon les villages, les saisons et les fluctuations des populations des diverses espèces (figures 21.4 et 21.5) et bien évidemment aussi en fonction du nombre de personnes qui en effectuent le ramassage.

En Afrique, il existe peu d'études quantitatives publiées sur les consommations d'insectes ; cependant, des travaux réalisés au Zaïre montraient que, selon les villages, 54 à 81 % des protéines animales provenaient des insectes (Gomez, 1973). Certaines espèces d'insectes, comme les chenilles, sont disponibles de manière saisonnière, avec des périodes de fortes disponibilités au cours des saisons des pluies (Bahuchet, 1988 ; Pagezy, 1989).

En effet, beaucoup des espèces comestibles sont riches en protéines (tableau 21.1), certaines étant même plus riches que des viandes (Ramos-Elorduy et Bourges, 1977 ; Ramos-Elorduy et Pino, 1981, 1989a ; Ramos-Elorduy *et al.*, 1982a ; Ramos-Elorduy *et al.*, 1987).

Si l'on compare la composition des insectes comestibles utilisés dans le Monde, on constate que la teneur en protéines – toujours très élevée – peut être très variable. Les « vers du bois », par exemple, contiennent environ 30 % de protéines tandis que la plus forte teneur se rencontre chez une guêpe du genre *Polybia* d'Uruguay. Le taux de protéines des sauterelles varie de 51,5 % à 77,1 %, celui des punaises de 36,8 à 71,5 %, celui des scarabées de 21,3 à 66,9 %, celui des abeilles de 29,9 à 43,7 %, celui des guêpes de 51,5 à 81,7 %, celui des mouches et des moustiques de 35,9 à 61,5 %, celui des Homoptères de 32,7 à 72,0 % (Ramos-Elorduy, 1984a).

La qualité de ces protéines est généralement bonne (Landry *et al.*, 1979 ; Ramos-Elorduy *et al.*, 1982b ; Conconi, 1993 ; Ladron *et al.*, 1995). Les protéines de la plupart des insectes comestibles analysés ont des proportions d'acides aminés essentiels bien équilibrées, si l'on se réfère aux standards des

Tableau 21.3 Digestibilité *in vivo* des insectes comestibles des forêts tropicales du Mexique.

	Nombre de tests	PER ± σ	% PER/C	NPU ± σ	% NPU/C	D ± σ	% D/C
Apis mellifera	10	2,13 ± 0,24	64,0	40,8 ± 6,2	71,7	85,5 ± 3,4	90,0
Caséine	6	3,33 ± 0,14	–	56,9 ± 2,5	–	95,1 ± 0,9	–
Sphenarium purpurascens	9	1,11 ± 0,31	43,0	30,1 ± 4,4	57,4	77,7 ± 2,7	83,7
Caséine	8	2,58 ± 0,25	–	52,5 ± 6,2	–	92,9 ± 0,9	–

PER (*protein efficiency ratio*) = coefficient d'efficacité des protéines ;
% PER/C = pourcentage d'efficacité rapporté à celui de la caséine ;
NPU (*net protein utilization*) = coefficient net d'utilisation des protéines ;
D = digestibilité.
% D/C = Pourcentage de digestibilité des protéines des insectes par rapport à celui de la caséine.

tables de la FAO/WHO (1973) qui définissent les qualités des protéines, notamment en lysine, valine, leucine, thréonine, isoleucine, phénylalanine, tyrosine, méthionine et cystéine. En ce qui concerne le tryptophane, les taux sont légèrement plus bas.

Les insectes les plus riches en graisses sont les larves des coléoptères et certaines chenilles, avec un taux avoisinnant les 30 %, ainsi que certaines punaises (Pentatomidae) avec 36 %. Ces teneurs élevées en lipides peuvent jouer un rôle important dans la nutrition, particulièrement en milieu rural dans

Tableau 21.4 Teneurs en vitamines du groupe B chez des insectes des forêts tropicales du Mexique (mg/1000 kcal)

Espèces	Thiamine	Riboflavine	Niacine
Sphenarium purpurascens	6,110	1,320	3,512
Sphenarium histrio	1,345	1,775	13,561
Sphenarium magnum	1,430	2,250	7,050
Pachilis gigas	0,643	0,990	4,475
Phasus triangularis	1,650	3,230	20,101
Aplagiognathus spinosus	0,157	0,355	0,820
Atta mexicana	0,370	0,050	6,150
Atta cephalotes	1,050	1,700	2,230
Brachygastra mellifica	0,210	0,350	0,470
Vespula squamosa	0,350	0,670	12,400
Polybia occidentalis bohemani	0,500	0,810	2,300
Polybia parvulina	0,940	0,830	5,310

les pays en voie de développement où les produits alimentaires riches en graisses font défaut. Les graisses des insectes sont formées généralement de lipides insaturés, comparables à ceux de l'huile de tournesol, l'huile d'olive, l'huile de « cartalo » et l'huile de foie de morue (Dufour 1981).

Les teneurs en glucides des insectes comestibles sont généralement faibles, autour de 3 % à 4 %, parce que la plupart sont consommés aux stades immatures, alors que, chez les adultes, la teneur des glucides structuraux atteint approximativement 15 %.

La digestibilité des insectes comestibles est très élevée (tableaux 21.2 et 21.3), en raison de la faible teneur en glucides de constitution ainsi que de l'équilibre entre les taux d'acides aminés essentiels et ceux des lipides. Pour les espèces étudiées, la digestibité *in vitro* varie de 33 % à 96 % (Ramos-Elorduy *et al.*, 1981) et le pourcentage de digestibilité oscille de 85,2 % à 98,9 % (Ramos-Elorduy et Pino, 1985).

La digestibilité *in vivo* des sauterelles, *Sphenarium purpurascens* et des larves d'abeilles *Apis mellifera*, étudiée sur des rats de laboratoire (de race Wistar) a été comparée à celle de la caséine, qui est la protéine la plus digeste. Les valeurs de digestibilité apparente étaient respectivement de 90,0 % et 83,7 %, et les taux d'efficacité protéique (PER = *protein efficiency ratio*) de 64,0 % et 43,0 %. En ce qui concerne l'utilisation nette de protéines (NPU = *net protein utilization*), les valeurs respectives sont de 71,7 % et de 57,4 % (Martinez *et al.*, 1985).

Les insectes comestibles sont particulièrement riches en vitamines du groupe B (tableau 21.4), alors que ces vitamines font souvent défaut sous les Tropiques (Ramos-Elorduy*et al.*, 1988).

Conclusion

Les insectes comestibles sont une excellente source de protéines, de vitamines et d'énergie. Ils conjuguent à la fois une forte teneur en protéines et une digestibilité très élevée, avec une bonne efficacité de conversion en nutriments. Ils présentent aussi l'avantage de s'alimenter généralement sur des plantes qui ne sont pas utilisées par les populations locales.

Les insectes occupent effectivement une place importante dans les régimes alimentaires des peuples forestiers, tout particulièrement pour ceux vivant dans les régions les plus déshéritées. Les insectes sont récoltés et consommés sans autre dépense que l'effort nécessité par leur recherche. Leur vente donne aux paysans l'opportunité d'avoir une source de revenus pour acheter d'autres produits, notamment les objets manufacturés (casseroles, vêtements, chaussures, etc). Cette catégorie de ressources alimentaires a une valeur économique dans des pays en voie de développement, alors que les pays occidentaux ne les prennent pratiquement pas en compte.

Il serait encore nécessaire de mener des études biologiques en relation avec la disponibilité saisonnière et la production de ces espèces comestibles et sur leur coût réel de production dans les zones où les populations en ont particulièrement besoin, afin d'obtenir des données fondamentales nécessaires au développement de certains programmes d'amélioration de la nutrition.

Références

Bahuchet, S. (1988). Food supply uncertainty among the Aka pygmies (Lobaye, Central African Republic). In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds) *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 118–149 (Oxford : Clarendon Press)

Bergier, E. (1941). *Insectes Comestibles. Peuples Entomophages* (Avignon : Rullière Frères)

Bodenheimer, F.S. (1951). *Insects as Human Food* (The Hague : W. Junk)

Borror, D.J., Delong, D.D. et Triplehorn, C. A. (1976). *An Introduction to the Study of Insects*. Fourth Edition (New York : Holt Rinehart Winston).

Conconi, R.E.M. (1993). *Estudio comparativo de 42 especies de insectos comestiblevencionales en sus valores nutritivo, calórico, proteínico y de aminoácidos, haciendo énfasis en la aportación de los aminoáacidos esenciales y su papel en el metabolismo humano*. Tésis Profesional (Biologia) Universidad Nacional Autónoma de México, 71 p.

Darchen, R. (1974). A Mucen Cab (La divine abeille rouge). *Revue Française d'Apiculture*, 231, 262–264

DeFoliart, R.G. (1989). The human use of insects as food and as animal feed. *Bulletin of the ESA*, 22–35

Dufour, P. (1981). *Insects : A Nutritional Alternative* (Washington, D.C. : G. Washington Univ. Medical Center Ed. Department of Medical and Public Affairs, NASA Life Sciences Division)

FAO (1973). *Los Bosques Tropicales del Mundo* (Rome : Food and Agriculture Organization)

Fernández, V.G. (1987). *Evaluación de un recurso comestible autóctono propio de lagos alcalinos (Insecta-Hemiptera-Corixidae y Notonectidae)*. Tesis Profesional (Biología), Universidad Nacional Autonoma de Mexico

Gómez, E. (1973). Production des protéines animales au Congo Belge. *Ann. Soc. Agric. Tropical* **8**, 69–93

Hunn, E. (1982). *Tzetzal Folk Zoology : The Classification of Discontinuities in Nature* (New York : Academic Press)

Ladron, de G.O., Padilla, P., Garcia, L. Pino, M.J. et Ramos-Elorduy, J. (1995). Amino acid determination in some edible Mexican insects. *Amino acids* **9**, 161–173

Landry, S., Defoliart, G. et Finke, M. (1979). Larval protein quality of six species of Lepidoptera (Saturniidae, Sphingidae, Noctuidae). *J. Econ. Ent.* **79**, 600–604

Martínez, S.N., Ramos-Elorduy, et J., Pino M., J.M. (1985). Bioensayos REP y UNP en rata raza Wistar para estimar la calidad proteínica de tres insectos comestibles de México. *Res. XVI Cong. Nacional de Ciencia y Tecnología de Alimentos*, **20**, 23–24

Pagezy, H. (1989). Alimentation et saisonnalité dans la région du lac Tumba. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Se nourrir en forêt équatoriale. Anthropologie alimentaire des populations de régions forestières humides d'Afrique*, pp. 36–42 (Paris: UNESCO/CNRS)

Posey, D. (1980). Sobre los grupos amerindios *América Indígena*, **40**, (1) 105–120

Posey, D. (1985). Indigenous management of tropical forest ecosystems: The case of the Kayapó Indians of the Brazilian Amazon. *Agroforestry Systems*, 3, 139–158

Ramos-Elorduy J. (1982). *Los insectos como una fuente de proteínas en el futuro*. 2nd edition (Mexico: Editorial Limusa)

Ramos-Elorduy J. (1984a). Edible insects in Mexico and their protein content. *Journal of Ethnobiology*, **4**, 61–72

Ramos-Elorduy J. (1984b). Los insectos como un recurso actual y potencial. In: *Seminario sobre La Alimentación en México*, pp. 120–139 (Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autonóma de México)

Ramos-Elorduy J. (1987). Are insects edible?: Man's attitudes towards the eating of insects. *Food Deficiency Studies and Perspectives*, **20**, 78–83 (UNESCO Principal Regional Office for Asia and the Pacific)

Ramos-Elorduy, J. (1991). *Utilización de los insectos en la medicina pragmática en los anitguos mexicanos* (Mexico: A.G.T. Editorial).

Ramos-Elorduy, J. er Bourges R., H. (1977). Valor nutritivo de algunos insectos comestibles de México y lista de algunos insectos comestibles del mundo. *An. Inst. de Biol. Univ. Nac. Autón. Mex. Ser. Zool.* 48, 167–186

Ramos-Elorduy J., Bourges R., H. et Pino, J.M. (1982a). Cambios del valor nutritivo de *Liometopum apiculatum* y *Liometopum occidentale* var. *luctuosum* W. En los estados inmaduros de la casta obrera y de la reproductora. *Fol. Ent. Mex.*, **54**, 118–120

Ramos-Elorduy J., Bourges R., H. et Pino M., J.M. (1982b). Valor nutritivo y calidad de la proteína de algunos insectos comestibles en México. *Fol. Ent. Mex.*, **53**, 111–118

Ramos-Elorduy, J. et Conconi M. (1994). Edible insects of the world. *Res. Int. Ethnobiol.* Lucknow, India p. 311

Ramos-Elorduy, J., Morales de L.,J. Pino M., J.M. et Nieto, Z. (1988). Contenido de Tiamina, Riboflavina y Niacina en algunos insectos comestibles de México. *Res. XIX Cong. Nac. de Ciencia y Tecnología* 23

Ramos-Elorduy J. et Pino, J.M. (1981). Valor nutritivo de algunos insectos comestibles en Oaxaca. *Fol. Ent. Mex.*, 54, 115–117

Ramos-Elorduy J. et Pino M., J.M. (1985). Digestibilidad proteínica in vitro de tres especies de avispas comestibles de México. *Rev. Tec. Alim.*, **20**, (4), 24

Ramos-Elorduy, J. et Pino M., J.M. (1988). The utilization of insects in the empirical medicine of ancient mexicans. *Journal of Ethnobiology*, **8**, 195–292

Ramos-Elorduy, J. et Pino M., J.M. (1989a). Estudio de los insectos comestibles de Chiapas. *Res. XXIV Cong. Nac. de Ent.* pp. 313

Ramos-Elorduy, J. et Pino M., J.M. (1989b). *Los Insectos Comestibles en el México Antiguo (Estudio Etnoentomológico)* (México : A.G.T. Editorial)

Ramos-Elorduy, J. et Pino M., J.M. (1990). Contenido calórico de insectos comestibles de México (Caloric content of some edible insects in Mexico). *Rev. Soc. Quim. de Mex.*, 34, 56-68

Ramos-Elorduy J., Pino, J.M. et González M., O. (1981). Digestibilidad in vitro de algunos insectos comestibles de México II. *Fol. Ent. Mex.*, 49, 141–154

Ramos-Elorduy J., Villegas, J., Pino M., J.M. et Valdéz, S. (1987). Efficiency of insects (*Musca domestica*) for recycling organic wastes and their use in animal nutrition. *Biodeterioration,* 7, 805–810

Sahagún, F.B. de (1980) *Codice Florentino* Facsimil III (Editorial Archivo General de la Nación)

Serrano, L. G. et Ramos-Elorduy, J. (1989). Biología de *Sphenarium purpurascens* Ch. y algunos aspectos de su comportamiento. *An. Inst. de Biol. Univ. Nal. Autón. México Ser. Zool.*, 59, 139–152

Taylor, R. (1979). *Butterflies in My Stomach or Insects in Human Nutrition* (Woodbridge Press)

Velard, J. (1954). *Une Civilisation du Miel. Les indiens Guayakis du Paraguay* (Paris : Gallimard)

Weaver, N. et Weaver, E.C. (1981). Beekeeping with the stingless bee *Melipona beecheii* by the Yucatan Maya. *Bee World,* 62, 7–19

UTILISATION DES RESSOURCES FORESTIÈRES ET VARIATIONS LOCALES DE LA DENSITÉ DU GIBIER
dans la forêt du nord-est du Gabon

Sally A. LAHM

Introduction

En dépit de la disparition rapide des forêts tropicales humides, il existe relativement peu de données sur les conséquences de l'exploitation forestière ou de la déforestation sur les communautés animales. Les effets de l'exploitation forestière sur les populations de mammifères ont été étudiés en Malaisie (Johns, 1985), en Ouganda (Skorupa, 1986; Isabirye-Basuta et Kasenene, 1987) et au Brésil (Johns, 1986). D'autres études ont porté sur les changements dans le recrû forestier (Swaine et Hall, 1983; Werner, 1984) ainsi que sur les effets du défrichement sur les populations d'invertébrés (Howden et Nealis, 1975; Lasebikan, 1975).

Les recherches menées sur les systèmes d'agriculture traditionnelle (Harris, 1971) et à propos des chasseurs-cueilleurs nomades (Bahuchet, 1979) ont permis d'approfondir nos connaissances sur le mode de subsistance de l'Homme en forêt tropicale. Plus récemment, les interrelations entre les communautés rurales sédentaires et leurs ressources forestières ont été analysées (Hames et Vickers, 1983; Wilkie, 1987).

Il serait nécessaire d'intensifier ce type de recherches pour mieux comprendre comment des sociétés peuvent vivre de façon permanente dans les forêts tropicales, comment elles perçoivent leur environnement et comment elles utilisent les ressources disponibles. Ce sont ces populations locales qui interfèrent le plus intensément avec la forêt, par le biais de l'agriculture, de la chasse, du piégeage et de la cueillette de produits naturels. Or, quand il s'agit de concevoir des stratégies de conservation et des plans d'aménagement (Kumpumula, 1987), les connaissances de base sur ces interférences sont souvent ignorées, faisant défaut dans de nombreux cas.

Ce chapitre, après une brève présentation du problème de la dépendance économique des villageois de la région du Nord-Est du Gabon vis-à-vis des ventes du gibier de la forêt, permet de traiter des espèces chassées et piégées le plus communément, ainsi que des variations des populations animales entre les zones de chasse et les zones de forêt les moins perturbées. Les données recueillies sur les populations animales proviennent d'études comparatives menées dans différentes localités soumises à des pressions de chasse différentes ; elles portent sur le nombre relatif des espèces, leur densité relative et leur présence dans divers types d'habitat.

Sites d'étude

L'ensemble du Gabon demeure un pays très forestier (85 %), avec de vastes étendues de forêt dense humide inhabitées en raison de l'absence de développement économique extensif et d'une faible densité démographique. Les revenus provenant du pétrole et des minerais alimentent l'économie du Gabon, protégeant la forêt d'une exploitation forestière intensive, excepté dans les régions côtières.

La région étudiée, située dans le Nord-Est du Gabon, avec une densité de un habitant par km^2 selon le recensement de 1993, est une des moins peuplées du pays. Sa flore et sa faune ont fait l'objet de nombreuses recherches. Ainsi 126 espèces de Mammifères ont été dénombrées, dont 20 espèces de Primates et 15 espèces d'Ongulés (Emmons *et al.*, 1983). Aucune compagnie forestière n'a exploité la région.

Trois zones d'étude ont été choisies : la première située près d'un village, la seconde dans une zone intermédiaire à trois ou quatre heures de marche sur la rive opposée du fleuve ; la troisième est une zone reculée dont l'accès par pirogue nécessite entre une journée et une journée et demi. Alors que la zone éloignée ne subit aucune perturbation, dans la zone intermédiaire, la chasse est limitée, particulièrement au cours des saisons sèches, lorsque que les familles sont installées dans les campements de pêche le long du fleuve.

Dans chaque zone, deux transects faisant chacun 5 km de long ont été tracés. Par rapport à la ville de Makokou, ces transects sont localisés respectivement à 40 km au nord-est pour la zone proche du village, à 40 km à l'est pour la zone intermédiaire et 115 km au nord-ouest pour la zone éloignée.

Le village choisi existait sur une même emplacement, à la date de l'étude, depuis environ 31 ans. Les habitants pratiquent la culture sur brûlis et préparent de nouvelles plantations deux fois par an. Les hommes chassent avec un fusil de calibre 12 et tendent des pièges avec des collets en câble d'acier. Les femmes et les enfants piègent aussi quelquefois les petits mammifères et les oiseaux dans les plantations. La plupart des femmes – parfois aussi les hommes – pêchent dans les marigots et les rivières.

Méthodologie et définition des types d'habitat

Les deux transects de chaque zone étaient soit situés de part et d'autre d'une rivière, soit éloignés l'un de l'autre de 3 à 4 km afin de réduire les chances de rencontrer le même animal sur chacun d'eux. Les transects proches du village (à moins de 5 km) étaient tracés de part et d'autre de la route.

Douze inventaires (six de jours et six de nuit) ont été faits sur chaque transect entre mars 1988 et décembre 1990. Les indices traduisant la présence des animaux (fèces, passages, vocalisations, restes de repas) ont été notés, avec les observations directes, sur des feuilles de relevés standardisées. Les relevés diurnes débutaient entre 6 heures et demi et 8 heures et les relevés nocturnes entre 19 heures et 21 heures.

Les transects étaient parcourus en maintenant une vitesse de marche de 1 à 1,5 km à l'heure, en notant à chaque rencontre l'heure, l'espèce, le nombre, la position et le type d'habitat de tout grand mammifère (de poids supérieur à 1 kg). En ce qui concerne les mammifères non volants de plus petite taille et les chauve-souris, des enquêtes préliminaires auprès des villageois ayant révélé que ces animaux étaient rarement l'objet de leur chasse, nous n'avons pas retenu d'information à leur sujet.

D'autres données ont été récoltées, de manière opportuniste, sur la nature du gibier (espèce, sexe, poids et taille de l'animal) qui arrivait dans trois villages de la zone d'étude ainsi que sur la destination du produit (vente ou consommation sur place). L'âge des animaux était évalué d'après la présence ou l'absence de dentition adulte complète.

Les sites choisis étaient très comparables d'un point de vue écologique, mais le long des transects, les types d'habitat pouvaient varier dans leurs proportions. Ces types d'habitats ont été définis selon les caractéristiques de la végétation :

- *Végétation mature,* pour toute forêt qui n'apparaissait pas avoir été coupée, pouvant être cependant une très vieille forêt secondaire.
- *Végétation secondaire ancienne,* pour les zones de végétation dense proches des villages ou des plantations abandonnées depuis 15 ans et plus.
- *Végétation ripicole,* le long des cours d'eau.
- *Végétation périodiquement inondable,* pendant quatre ou cinq mois de l'année, le long des grandes rivières avec un sous-bois relativement dégagé.
- *Végétation de plantations récentes,* ou venant d'être préparées, ou récemment abandonnées.
- *Marécages de palmiers Raphia,* comprenant le cours d'eau et un sol boueux plus ou moins profond.

Résultats concernant la chasse

Données socio-économiques sur le village

Le regroupement des villages le long des routes et des rivières, par décision du gouvernement, a laissé au Gabon de grandes zones forestières entièrement inhabitées.

Auparavant, il existait des campements semi-permanents le long des grands cours d'eau et les populations consacraient davantage de temps à la pêche. Dans le village étudié, la pêche pratiquée par les hommes a grandement diminué au cours des dix dernières années ; actuellement, la chasse et le piégage représentent les activités principales. Pour une population d'environ 130 personnes, il y a en moyenne un fusil pour 6,5 personnes et dix hommes maintiennent en permanence une ou plusieurs lignes de pièges, avec en moyenne 105 collets pour chaque homme. Des pièges sont également disposés autour des plantations.

Une famille comprend en moyenne 7,5 personnes. La récession économique du Gabon, et la baisse du prix du cacao, a conduit la majorité des hommes du village à compter sur l'exploitation de la faune sauvage comme source principale de revenus. La plupart de la viande de gibier est vendue « à l'étalage » le long de la route. Les voyageurs qui passent achètent le gibier, soit pour leur consommation personnelle, soit pour la revendre en ville à plus fort prix. Environ 70 % des villageois chasseurs déclarent vendre les deux tiers du produit de leur chasse et n'en garder qu'un tiers pour la consommation familiale.

La chasse de nuit et la chasse de jour sont toutes les deux pratiquées. Beaucoup d'hommes alternent les deux méthodes en fonction des conditions météorologiques, de leurs activités au village, du cycle lunaire et des saisons. Le nombre moyen de jours consacrés à la chasse est de 2,5 par semaine. Les pièges sont visités généralement tous les trois jours. Plus de 50 % des hommes établissent des campements de chasse et/ou de pêche dans des zones éloignées. Ces campements sont visités fréquemment, de deux à plusieurs fois par an, totalisant en moyenne cinq à six semaines chaque année.

Types de gibier rapportés par les villageois

Sur les 254 animaux capturés par les chasseurs et les piégeurs des trois villages étudiés, le groupe des Artiodactyles subit la plus forte pression de chasse, avec 57,5 % du total (tableau 22.1). Le céphalophe bleu (ou « gazelle »), *Cephalophus monticola*, représente à lui seul 37,4 % du total des animaux et 65,1 % du total des Artiodactyles . L'Athérure (ou « porc-épic »), *Atherurus africanus*, vient en seconde position, avec 11,0 % du total du gibier.

Tableau 22.1 Gibier capturé par les chasseurs des villages (n = 254).

Groupes	% du total	Espèces	Total	% du total
Reptiles	2,0	*Osteolaemus tetraspis tetraspis*	1	0,4
		Varanus niloticus	4	1,6
Pholidotes	3,5	*Manis tricuspis*	9	3,5
Rongeurs	13,8	*Atherurus africanus*	28	11,0
		Cricetomys emini	1	0,4
		Epixerus ebii	2	0,8
		Protoxerus stangeri	1	0,4
		Thryonomys swinderianus	3	1,2
Primates	18,5	*Cercopithecus cephus*	9	3,5
		Cercopithecus mona	1	0,4
		Cercopithecus neglectus	2	0,8
		Cercopithecus nictitans	14	5,5
		Cercopithecus pogonias	8	3,1
		Cercocebus albigena	3	1,2
		Colobus guereza	2	0,8
		Mandrillus sphinx *	6	2,4
		Gorilla gorilla gorilla	1	0,4
		Pan troglodytes troglodytes	1	0,4
Carnivores	4,7	*Bdeogale nigripes*	2	0,8
		Felis aurata	2	0,8
		Nandinia binotata	3	1,2
		Panthera pardus	4	1,6
		Poiana richardsoni	1	0,4
Artiodactyles	57,5	*Cephalophus callipygus*	11	4,3
		Cephalophus dorsalis	15	5,9
		Cephalophus leucogaster	2	0,8
		Cephalophus monticola	95	37,4
		Cephalophus nigrifrons	3	1,2
		Hyemoschus aquaticus	12	4,7
		Potamochoerus porcus	6	2,4
		Tragelaphus spekei	2	0,8

* rare dans la zone d'étude

Bien que les Primates représentent le deuxième groupe important de gibier (18,5 %), le singe le plus chassé, *Cercopithecus nictitans,* n'atteint que 5,5 % du total. Cette espèce ainsi que *C. cephus* et *C. pogonias* sont les Primates les plus communs de la région et ils atteignent ici 65,9 % de l'ensemble des Primates capturés. Ces espèces se recontrent souvent ensemble, formant des bandes polyspécifiques. Les autres singes de plus grande taille et les anthropoïdes ne sont présents que très rarement près des villages.

Les pourcentages obtenus pour chaque groupe de gibier et chaque espèce peuvent refléter leur abondance numérique au sein de la population animale locale et/ou leur facilité d'obtention par les chasseurs et les piégeurs.

Tableau 22.2 Caractéristiques des animaux les plus fréquemment capturés en tant que gibier (n = 211).

Gibiers	Total (n=)	Femelles (%)	Males (%)	Adultes (%)	Jeunes (%)	Chassés au fusil (%)	Pris au piège (%)
Athérures	28	50	50	71	29	21	71
Singes	45	42	58	62	38	100	0
Céphalophes bleus	95	56	44	74	26	77	21
Grands Céphalophes	31	52	48	23	77	29	68
Chevrotains	12	58	42	58	42	92	8

Les chiffres les plus élevés concernent, de manière évidente, les animaux à la fois les plus communs et les plus faciles à capturer, alors que les carnivores et les petits rongeurs qui apparaissent sur cette liste en pourcentage très réduit, peuvent avoir été évités soit parce qu'ils font l'objet de tabous, soit parce qu'ils sont de trop petite taille ; ou bien ils présentent des comportements de dissimulation très efficaces.

Dans le groupe des ongulés, c'est l'espèce de suidé de plus grande taille, *Potamochoerus porcus*, qui sera la plus visible pour les chasseurs. Tandis que les animaux dont l'habitat est restreint en surface comme *Cephalophus nigrifrons* et *Tragelaphus spekei* (sitatunga), spécialistes de la forêt ripicole, et qui, de ce fait, sont peu nombreux, seront probablement plus vulnérables à la pression de chasse que la plupart des autres ongulés.

Caractéristiques des animaux capturés

Parmi les animaux capturés, les proportions entre les mâles et les femelles sont à peu près équivalentes dans la plupart des catégories de gibier, excepté chez les singes où ce sont les mâles qui dominent et chez le chevrotain aquatique où ce sont les femelles (tableau 22.2). Chez les grands céphalophes capturés, on note qu'il existe une majorité d'animaux jeunes par rapport aux adultes, entraînant sans doute des conséquences sur la dynamique de la population locale. C'est le piégeage ainsi que la chasse de nuit qui procurent aux chasseurs la plus grosse part des animaux de ces espèces. Les pièges à câble ne sont pas sélectifs et peuvent prendre des animaux de différentes tailles – allant du rat de Gambie aux grands ongulés – et parfois même des singes anthropoïdes. Les petites espèces nocturnes comme les athérures sont prises facilement avec ce type de piège. Les céphalophes de taille moyenne ou grande, plus méfiants, sont capturés aux pièges installés le long des pistes empruntés par le gibier. Les chevrotains aquatiques (figure 22.1), solitaires et nocturnes et les céphalophes bleus (figure 22.2), qui vivent par paire et que l'on rencontre dans tous les milieux, s'immobilisent dans le faisceau d'une lampe frontale et sont des proies faciles pour un chasseur nocturne armé d'un fusil.

Figure 22.1
Un Chevrotain aquatique, *Hyemoschus aquaticus*, cherchant sa nourriture, au cours de la nuit, dans un sou-bois de la forêt de la région de Makokou, Gabon (Photo A.R. Devez, CNRS).

Figure 22.2
Un Céphalophe bleu, *Cephalophus monticola*, en repos nocturne dans un de ses gîtes, dans la forêt de la région de Makokou, Gabon (Photo G. Dubost).

Tableau 22.3 | Pourcentages des gibiers vendus ou consommés localement (n = 254)

Gibier	Nombre total	% vendu	% consommé
Reptiles	5	100	0
Pangolins	9	11	89
Rongeurs	35	63	37
Primates	47	40	60
Carnivores	12	67	33
Ongulés	146	66	34

Le gibier, selon sa taille et selon la demande intérieure ou extérieure au village, est vendu ou consommé localement (tableau 22.3). Les pangolins de petite taille (2,5 kg) sont consommés localement. Les athérures, les céphalophes, les varans et les crocodiles sont des gibiers dont la viande est très appréciée par les clients potentiels. Les carnivores sont davantages utilisés pour leur peaux que pour leur viande. Beaucoup de populations locales ont des interdits culturels envers la viande des carnivores présentant des peaux tachetées, et, le plus souvent, ils vendent ces animaux. Quant aux primates, ils sont plus souvent consommés localement que vendus.

La répartition des mammifères

Résultats des inventaires diurnes

En comparant les résultats obtenus lors des parcours effectués le long des différents transects (tableau 22.4), il apparaît que, dans la journée, les plus grands mammifères sont absents du voisinage du village. Parmi les Primates, les plus grands singes et les anthropoïdes ont sans doute été éliminés, alors que les trois espèces de singes les plus communes sont présentes en proportions comparables. Quant aux éléphants, ils n'auraient pas complètement disparu ; certains d'entre eux font des incursions dans les plantations pendant les saisons des pluies. Cependant, la rareté de leurs marques au sol, de leurs fèces et des traces de consommation indiquent qu'ils sont moins nombreux à proximité du village que sur les transects éloignés.

Les ongulés ont rarement été vus près du village lors des inventaires effectués dans la journée. Aucune trace du buffle de forêt, *Syncerus caffer nanus*, n'a été observée et il est certain que cette espèce a été exterminée localement. En ce qui concerne les populations de céphalophes, les observations directes aussi bien que les traces observées autour des villages, révèlent que les densités sont inférieures à celles des zones peu perturbées, avec une différence d'au moins 30 %. D'ailleurs, quelles que soient les conditions, ces animaux sont difficiles à voir en la forêt, et la moindre observation faite en cours de journée indique que l'on se situe dans une zone peu perturbée.

Tableau 22.4 Observations diurnes. Nombre moyen, par transect de 5 km, des groupes (singes, potamochères, buffles, éléphants) ou des individus (céphalophes) observés au cours des inventaires diurnes des mammifères de poids supérieur à 1 kg. Le signe + désigne les espèces présentes dans la région mais non rencontrées sur certains transects. Le poids des animaux est basé sur les moyennes d'adultes femelles et de mâles, d'après Lahm (données non publiées) et d'après Emmons *et al.* (1983).

Espèce	Poids moyen (kg)	zone proche du village	zone intermédiaire	zone éloignée
Cercopithecus cephus	3,7	2,2	2,0	1,0
Cercopithecus nictitans	6,9	2,1	4,0	6,1
Cercopithecus pogonias	4,5	0,9	1,7	1,4
Cercocebus albigena	8,0	+	2,4	2,9
Cercocebus galeritus	8,0	+	0,2	+
Colobus guereza	8,0	0,2	0,4	0,4
Gorilla g. gorilla	130 +	+	0,9	0,4
Pan t. troglodytes	40 +	0,3	0,2	1,0
Total Primates		5,7	11,8	13,2
Loxodonta a. africana	3 500 +	+	+	0,1
Loxodonta a. cyclotis	3 000 +	+	0,7	0,1
Total Éléphants		0	0,7	0,2
Cephalophus callipygus	20,0	0,2	0,5	2,0
Cephalophus dorsalis	22,0	+	0,2	0,3
Cephalophus monticola	5,0	0,3	1,4	1,1
Tragelaphus spekei	50 +	+	0,7	0,3
Syncerus caffer nanus	250 +	+	0,7	+
Potamochoerus porcus	50 +	0,4	0,8	0,2
Hyemoschus aquaticus	10,0	0,3	0,2	+
Total Artiodactyles		1,2	4,5	3,9
Total Mammifères		6,9	17,0	17,3

Résultats des inventaires nocturnes

Les résultats comparatifs des relevés effectués la nuit (tableau 22.5) montrent combien la chasse de nuit est importante près des villages. Le céphalophe bleu (*Cephalophus monticola*) et le céphalophe à bande dorsale noire (*C. dorsalis*) sont nettement plus faciles à voir la nuit. Ni le chevrotain aquatique, *Hyemoschus aquaticus*, ni les petits carnivores n'ont été observés de nuit près des villages. Il apparaît que l'athérure et le céphalophe bleu sont les deux animaux les plus faciles à attraper par les chasseurs la nuit, le premier étant surtout capturé au piège.

Tableau 22.5 | Observations nocturnes. Nombre moyen, par transect de 5 km, des groupes (singes, potamochères, buffles, éléphants) ou des individus (céphalophes) observés au cours des inventaires nocturnes des mammifères de poids supérieur à 1 kg. Le signe + désigne les espèces présentes dans la région mais non rencontrées sur certains transects. Le poids des animaux est basé sur les moyennes d'adultes femelles et de mâles, d'après Lahm (données non publiées) et d'après Emmons *et al.* (1983).

Espèce	Poids moyen (kg)	zone proche du village	zone intermédiaire	zone éloignée
Atherurus africanus	3,0	1,7	0,7	+
Total Rongeurs		1,7	0,7	0,0
Genetta sp.	2,5	+	0,2	0,2
Genetta servalina	2,5	+	0,2	+
Poiana richardsoni	1,0	+	0,2	0,4
Total Carnivores		0,0	0,6	0,6
Loxodonta a. africana	3500 +	+	0,7	0,2
Loxodonta a. cyclotis	3500 +	+	0,7	+
Total Éléphants		0,0	1,4	0,2
Cephalophus callipygus	20,0	+	0,7	0,5
Cephalophus dorsalis	22,0	0,7	2,0	1,2
Cephalophus leucogaster	20,0	+	+	0,4
Cephalophus monticola	5,0	5,5	11,1	6,2
Tragelaphus spekei	50 +	0,2	+	+
Hyemoschus aquaticus	10,0	+	0,5	0,6
Total Artiodactyles		6,4	7,6	8,9
Total Mammifères		8,1	17,0	9,7

Localisation des animaux le long des transects

Sur les transects proches du village, les deux premiers kilomètres, sont les plus perturbés par la présence de l'Homme. On n'y observe que 29 % du total des animaux contre 70 % sur le reste des transects. En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les pourcentages d'observations par kilomètre dans la zone intermédiaire et dans zone éloignée (figure 22.3-A).

Dans les transects proches du village, les primates qui sont grégaires et que l'on repèrent très facilement, ne sont pas affectés par la présence de l'Homme de la même manière que les ongulés (figure 22.3-B). Le nombre des observations de Primates qui, après les deux premiers kilomètres, aug-

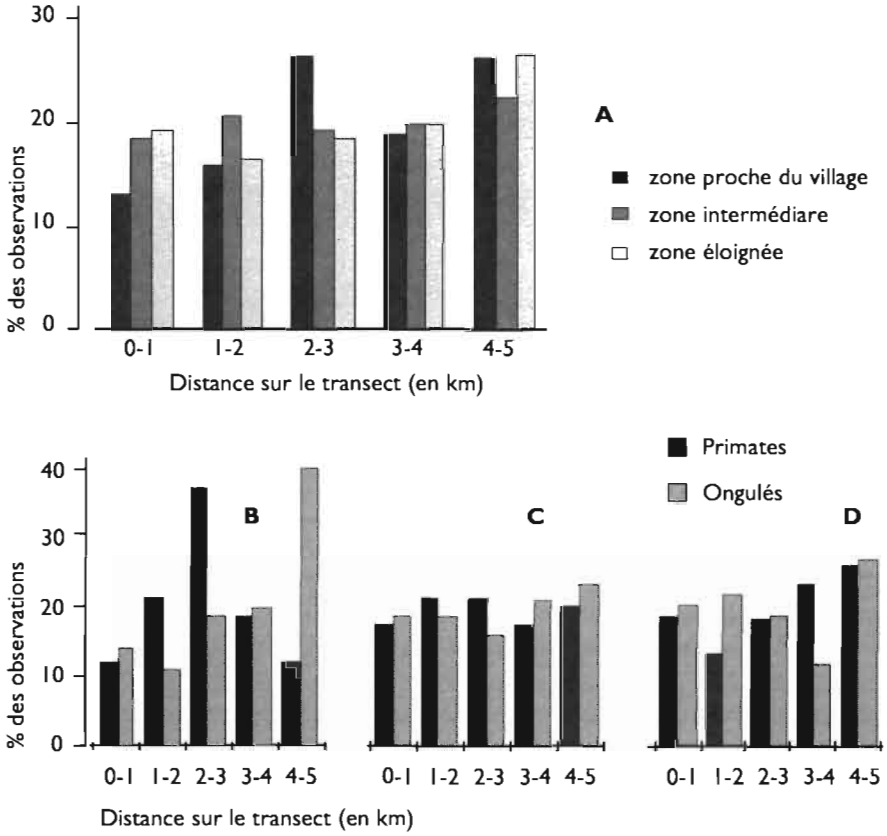


Figure 22.3
Répartition des observations des animaux le long des différents transects.
A : Observations de l'ensemble des espèces selon la proximité du village.
B : Répartition des observations de Primates et d'Ongulés dans la zone proche du village.
C: Répartition des observations de Primates et d'Ongulés dans la zone intermédiaire.
D: Répartition des observations de Primates et d'Ongulés sur les transects éloignés.

mente brusquement ne peut pas être expliqué par le changement de type d'habitat ou de ressources alimentaires. Chez les ongulés, la majorité des observations sur les kilomètres 1 à 4 concerne le céphalophe bleu tandis que les grands céphalophes et les potamochères n'ont été observés que dans le dernier kilomètre de ces transects.

Sur les transects de la zone intermédiaire, les Primates aussi bien que les Ongulés sont répartis quasiment au hasard (figure 22.3-C). Sur les transects de la zone éloignée (figure 22.3-D), des différences dans le type d'habitat peu-

Tableau 22.6 Sélectivité de l'habitat par les Primates et les Céphalophes définie par l'indice de préférence de Jacob (1974), dont les valeurs vont de -1 à +1, indiquant le rejet ou la préférence, en fonction du nombre d'observations.

	Singes (n=173)		Céphalophes (n=152)	
	Observations	Indice	Observations	Indice
Transects proches du village				
forêt mature	24	0,01	27	0,02
végétation secondaire ancienne	1	-0,33	3	0,16
végétation ripicole	3	0,53	1	-0,01
plantations	0	-1,00	0	-1,00
marais à palmiers *Raphia*	0	-1,00	0	-1,00
Transects intermédiares				
forêt mature	36	-0,11	56	0,03
végétation secondaire ancienne	14	0,62	6	0,22
végétation ripicole	4	0,03	1	-0,63
forêt inondée périodiquement	5	0,21	6	-0,19
Transects éloignés				
forêt mature	38	-0,01	22	-0,03
végétation secondaire ancienne	38	-0,04	24	-0,02
végétation ripicole	3	0,05	0	-1,00
forêt inondée périodiquement	7	0,28	6	0,43

vent expliquer l'augmentation graduelle des observations, au fur et à mesure que l'on s'avance de la partie périodiquement inondée vers une forêt basse de type secondaire et mature, jusqu'à la forêt haute mature.

Utilisation préférentielle d'un type d'habitat

Sur les transects proches du village, la plupart des Primates et des Céphalophes ont été observés dans la forêt mature des trois derniers kilomètres, en dehors de la zone de grande perturbation. Dans la partie où prédomine la végétation secondaire (tableau 22.6), il y a davantage de céphalophes que de singes, probablement parce que ces derniers sont beaucoup moins visibles des chasseurs. Dans la zone intermédiaire, moins perturbée, le nombre de singes rencontrés dans la végétation secondaire ancienne augmentent considérablement, en dépit de la faible proportion (5,5 %) de ce type d'habitat le long de ces transects. Dans la zone éloignée, deux types d'habitat, végétation secondaire ancienne et forêt mature, répartis en mosaïque, apparaissent d'égale valeur pour les singes et pour les céphalophes.

Discussion

Exploitation des populations de gibier

Le céphalophe bleu qui subit de forte pression de chasse fait également l'objet d'une chasse intensive dans d'autres régions d'Afrique. Il représente la grande majorité des ongulés capturés dans un site du Zaïre (Colyn *et al.*, 1987) ainsi qu'au Sud du Congo (F. Feer, comm. pers.). Sur certains marchés, notamment dans le nord-est du Gabon, les animaux de grande taille, Primates et Ongulés, sont disponibles en nombre relativement limité, suggérant une situation d'extermination locale dans des zones de chasse et de piégeage excessifs. En Amazonie, Emmons (1984) parle d'une situation similaire d'élimination ou de réduction extrême des grands mammifères en raison de la chasse (voir également Redford, 1996, chapitre 23 du présent ouvrage). Au Pérou, les grands singes ont disparu sur un rayon de 3 kilomètres autour d'un village où la chasse est pratiquée toute l'année, bien que le nombre de petits gibiers demeure relativement stable (Mitchell et Raez Luna, 1991).

Au Gabon, les chasseurs doivent parcourir des distances de plus en plus grandes pour trouver du gros gibier. Les populations des espèces les plus communément exploitées, les singes cercopithèques et les céphalophes, arrivent cependant à se maintenir près des villages. Les groupes de singes arboricoles sont plus visibles que les céphalophes qui se dissimulent dans le sous-bois, et l'on peut s'attendre à trouver moins de Primates dans les endroits les plus fréquentés par les chasseurs. Quand des singes sont repérés près des villages, ils se cachent immédiatement dans les feuillages, ou bien ils fuient rapidement. Les céphalophes et les petits mammifères restent quasiment invisibles, de jour, dans la forêt ; cependant la chasse nocturne et le piégeage entraînent des captures excessives de ces animaux.

Variations des structures des populations de gibier

Chez les athérures et chez les céphalophes bleus, beaucoup d'animaux adultes sont capturés, ce qui laisse supposer qu'il reste beaucoup de jeunes individus au sein des populations survivantes ; presque 60 % des athérures capturés expérimentalement dans une zone protégée du nord-est du Gabon étaient adultes (Emmons, 1983) contre 71,4 % dans l'étude présente.

Pour les céphalophes bleus, la méthode de chasse employée peut être responsable de la forte proportion d'adultes capturés (73,7 %), la plupart des animaux étant chassés de nuit. Or, comme les animaux adultes se rencontrent généralement par paires, ils sont davantage susceptibles d'être capturés que des animaux jeunes, plus petits et solitaires et qui restent dans le sous-bois.

Emmons (1983) a montré que le rapport mâle / femelle des populations d'athérures penche fortement du côté des mâles dans une proportion de 2 contre 1. Si cela est véritablement représentatif de la population, la proportion des sexes observée dans cette étude sur des animaux capturés, égale à 1 :1, met en évidence qu'il y a une diminution du nombre des femelles, ce qui laisse prévoir une baisse dans la reproduction des populations locales.

En ce qui concerne les grands céphalophes, la prépondérance des jeunes capturés par rapport aux adultes contraste fortement avec les résultats obtenus au Zaïre où il a été observé une diminution du pourcentage d'adultes capturés uniquement sur les sites les plus fréquentés par les chasseurs, comparativement à des sites éloignés (Petrides et Hart, 1984). Les jeunes céphalophes pourrait être davantage exposés aux chasseurs, en raison de leur taux d'activité élevé et de leur migrations fréquentes vers de nouveaux territoires (Feer, 1988). D'ailleurs les pièges ne sont pas répartis au hasard dans la forêt, mais posés préférentiellement dans des zones où il y a beaucoup de traces de passages d'animaux.

Parmi les chevrotains et chez les céphalophes bleus capturés, on trouve un important pourcentage de femelles adultes, alors que la situation est inverse pour les singes. L'immigration des jeunes individus peut être facilitée par l'élimination des adultes résidents.

Pour les grands céphalophes, dont la mortalité a été estimée à plus de 50 % dans certaines des classes d'âge de jeunes (Feer, 1988), l'élimination d'un fort pourcentage de jeunes peut réduire la probabilité de survie à long terme des populations locales, si leur exploitation intensive se poursuit. Cela représente une préoccupation importante qui nécessiterait de nouvelles études avant toute préparation et application des programmes d'aménagement.

Importance de la forêt secondaire

Bien que les défrichements pour les cultures puissent entraîner une certaine dégradation de l'habitat en diminuant l'étendue des lieux de résidence et les ressources alimentaires de la faune sauvage, les jachères et les recrûs forestiers peuvent supporter d'importantes populations animales à condition que des parcelles de forêt mature soient présentes dans la région pour fournir une source d'aliments complémentaires et une population d'individus de remplacement. L'analyse de nos données (tableau 22.6), en utilisant l'indice de préférence de Jacob (1974), révèle une préférence des animaux pour la forêt secondaire, avec des indices de 0,16 et 0,22 concernant respectivement la zone proche du village et la zone intermédiaire.

Au Zaïre, Wilkie (1987) a montré que les densités de céphalophes sont comparables, aussi bien dans les vieilles forêts secondaires que dans les forêts non exploitées, malgré une pression de chasse plus grande dans le premier type d'habitat. Dans cette même région, les plus fortes densités d'espèces communes de cercopithèques se rencontrent dans des zones en mosaïque de vieille forêt secondaire et de forêt mature (Thomas, 1991).

Au Gabon, les gorilles et les éléphants montrent de nettes préférences pour les zones de recrûs et les forêts secondaires (Tutin et Fernandez, 1983 ; Barnes *et al.*,1991). Les données présentées ci-dessus montrent que de nombreuses espèces de Primates et d'Ongulés sont présentes dans les vieilles forêts secondaires relativement peu perturbées. Les chasseurs présentent souvent les anciens villages abandonnés, situés à l'intérieur de la forêt, comme les meilleurs sites de chasse.

Préférences alimentaires des consommateurs de gibier

Les grands rongeurs, autres que le « porc-épic » (athérure), sont moins fréquemment consommés au Gabon que dans d'autres pays comme le Ghana ou le Nigeria où l'aulacode, *Thryonomys swinderianus* et le rat de Gambie, *Cricetomys gambianus*, sont à la fois des aliments préférés et les plus importantes sources de protéine (Asibey, 1978 ; Anadu *et al.*, 1982). Ces résultats peuvent refléter une plus grande disponibilité de ces espèces et en même temps une absence de gros gibier.

Ces rongeurs et d'autres petits mammifères pourraient probablement être consommés localement au Gabon, là où le gibier le plus demandé et le plus rentable est vendu. De telles pratiques existent au Zaïre où la plupart des Ongulés sont vendus par les chasseurs (77,5 %) tandis que 55,1 % des rongeurs et 57,1 % des Primates sont consommés dans les villages (Colyn *et al.*, 1987). Au Liberia, les Primates sont mieux appréciés en milieu rural qu'en ville où la viande d'antilope est préférée à celle de singes (Anstey, 1991).

Au Gabon, les villageois montrent une préférence pour la viande du « porc-épic » (athérure), de la « gazelle » (céphalophe bleu) et du « sanglier » (potamochère). Ce dernier animal dont la peau et le lard sont très appréciés, est le plus activement recherché par les chasseurs.

Conclusion

Au Gabon, les exigences économiques sont telles que beaucoup des chasseurs qui, jusqu'à présent, ne faisaient qu'assurer leur auto-subsistance, s'orientent vers le commerce du gibier. Le réseau limité des routes et les difficultés du terrain rendent beaucoup de régions inaccessibles. Ce sont ces régions, dont nous venons de montrer un exemple avec les forêts du nord-est, qui abritent les populations animales les plus diverses et les plus abondantes.

Si la pénétration de l'Homme dans ces forêts demeure négligeable, l'existence de ces « réservoirs de faune sauvage » sera assurée sur le long terme. Cependant, les tendances actuelles de la chasse et du piégeage exigent que les hommes parcourrent des distances de plus en plus grandes pour pouvoir couvrir leur besoins alimentaires et se procurer un revenu monétaire suffisant. La chasse uniquement destinée à l'auto-subsistance est désormais rarement pratiquée et les plus grandes espèces animales sont déjà rares ou absentes autour de nombreux villages.

De plus, l'accélération de l'exploitation du bois et des minerais dans le nord-est du Gabon entraîne cette région, auparavant peu perturbée, vers une exploitation de la faune sauvage. Tous ces facteurs combinés imposent une « surcharge » sur des taux de mortalité des populations animales qui pourrait menacer l'équilibre futur des ressources alimentaires pour les populations humaines. Le fonctionnement de l'écosystème forestier dans lequel les espèces considérées comme gibier, impliquées en tant que pollinisateurs ou disperseurs de graines, contribuent à la régénération des espèces végétales, pourrait également subir, à long terme, les conséquences de cette récente accélération.

Remerciements

Les crédits de recherche pour cette étude ont été accordés par le *Wildlife Conservation International*, une division de la *New York Zoological Society* et par le *World Wildlife Fund U.S.* Je remercie vivement Paul Posso pour l'accueil chaleureux qu'il m'a réservé à l'Institut de Recherche en Écologie Tropicale (Makokou, Gabon), ainsi que la population de Makokou et celle de nombreux villages pour leur généreuse hospitalité. Je remercie aussi tout particulièrement Richard Barnes pour ses commentaires et son aide précieuse au cours de la préparation du manuscrit original (en anglais) de ce chapitre.

Références

Anadu, P., Oates, J.F. et Elamah, P.O. (1982). *Threats to the Survival of Nigeria's Wildlife : Case Study of the Bushmeat Trade in Bendel State*. Report submitted to the Bendel State Ministry of Agriculture and Natural Resources, the Federal Ministry of Agriculture, the Nigerian Conservation Foundation, the New York Zoological Society and World Wildlife Fund U.S.

Anstey, S. (1991). *Wildlife Utilisation in Liberia*. Report for WWF/FDA Wildlife Survey

Asibey, E.O.A. (1978). Wildlife Production as a Means of Protein Supply in West Africa, with Particular Reference to Ghana. *Proceedings of the Eighth World Forestry Congress, Jakarta*

Bahuchet, S. (1979). *Pygmées de Centrafrique : Ethnologie, Histoire et Linguistique* (Paris : SELAF).

Barnes, R.F.W., Barnes, K.L., Alers, M.P.T. et Blom, A. (1991). Man determines the distribution of elephants in the rain forests of northeastern Gabon. *African Journal of Ecology*, 29, 54–63

Colyn, M., Dudu, A. et ma Mbaelele, M. (1987). Données sur l'exploitation du « petit et moyen gibier » des forêts ombrophiles du Zaïre. In Clers, B. des (Ed.) *Wildlife Management in Sub-Saharan Africa*, pp. 109-146 (Paris : Fondation Internationale pour la Sauvegarde du Gibier)

Emmons, L.H. (1983). A field study of the African brush-tailed porcupine, *Atherurus africanus*, by radiotelemetry. *Mammalia*, 47, 183–195

Emmons, L.H. (1984). Geographic variations in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16, 210–222

Emmons, L.H., Gautier-Hion, A. et Dubost, G. (1983). Community structure of the frugivorous-folivorous forest mammals of Gabon. *Journal of Zoology*, London, 199, 209–222

Feer, F. (1988). *Stratégies écologiques de deux espèces de bovides sympatriques de la forêt sempervirente africaine (Cephalophus callipygus et C. dorsalis) : Influence du rhythme d'activité*. Thèse de doctorat d'Etat ès sciences. Université Pierre et Marie Curie, Paris

Hames, R.B. et Vickers, W.T. (eds). (1983). *Adaptive Responses of Native Amazonians* (New York : Academic Press)

Harris, D.R. (1971). The ecology of swidden cultivation in the upper Orinoco rain forest, *Venezuela. Geographical Review*, 61, 475–495

Howden, H.F. et Nealis, V.G. (1975). Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*, 7, 77–83

Isabirye-Basuta, G. et Kasenene, J.M. (1987). Small rodent populations in selectively felled and mature tracts of Kibale Forest, Uganda. *Biotropica*, 19, 260–267

Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivler's electivity index. *Oecologia*, 14, 413–117

Johns, A. (1985). Selective logging and wildlife conservation in tropical rainforest : problems and recommendations. *Biological Conservation*, 31, 355–375

Johns, A. (1986). *Effects of Habitat Disturbance on Rain Forest Wildlife in Brazilian Amazonia*. Report to World Wildlife Fund U.S., Washington, D.C.

Kumpumula, T. (1987). Promoting international understanding of the need to use and trade in African wildlife. In Clers, B. des (Ed.) *Wildlife Management in Sub-Saharan Africa*, pp. 109-146 (Paris : Fondation International pour la Sauvegarde du Gibier)

Lasebikan, B.A. (1975). The effects of clearing on the soil arthropods of a Nigerian rain forest. *Biotropica*, 7, 84–89

Mitchell, C.L. et Raez Luna, E. (1991). *The Impact of Human Hunting on Primate and Game Bird Populations in the Manu Biosphere Reserve in Southeastern Peru*. Report to Wildlife Conservation International, New York Zoological Society, Bronx, New York

Petrides, G. et Hart, J. (1984). *A Study of Relationships between Mbuti Hunting Systems and Faunal Resources in the Ituri Forest of Zaire*. Final progress report, U.S. MAB Program, Washington, D.C.

Redford, K.H. (1996). Chasse et conservation des espèces animales dans les forêts néotropicales. *Chapitre 23 du présent ouvrage*, pp. 401–424

Skorupa, J. (1986). Responses of rain forest primates to selective logging in Kibale Forest, Uganda : a summary report. In Benirschke, K. (ed.) *Primates : the Road to Self-sustaining Populations*, pp. 57–70 (New York : Springer-Verlag)

Swaine, M.D. et Hall, J.B. (1983). Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology*, 71, 601–627

Thomas, S.C. (1991). Population densities and patterns of habitat use among anthropoid primates of the Ituri Forest, Zaire. *Biotropica*, 23, 68-83

Tutin, C.E.G. et Fernandez, M. (1983). *Recensement des Gorilles et des Chimpanzees du Gabon* (Franceville, Gabon : Centre International de Recherches Médicales de Franceville)

Werner, P. (1984). Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. *Biotropica*, 16, 43–50

Wilkie, D. (1987). *Impact of Swidden Agriculture and Subsistence Hunting on Diversity and Abundance of Exploited Fauna in the Ituri Forest of Northeastern Zaire*. Doctoral dissertation, University of Massachusetts

CHASSE ET CONSERVATION DES ESPÈCES ANIMALES DANS LES FORÊTS NÉOTROPICALES

Kent H. REDFORD

Introduction

La chasse demeure une activité de subsistance importante dans de nombreuses régions du monde et particulièrement dans les forêts tropicales. Les ressources naturelles en gibier et en poisson constituent au minimum 20 % de la part des protéines animales du régime alimentaire des habitants de 62 pays (Prescott-Allen et Prescott-Allen, 1982). En Afrique, la majeure partie de la viande consommée par les populations rurales provient du gibier (Koppert *et al.*, 1996, chapitre 28 du présent ouvrage ; voir également la revue de Kiss, 1990). Cela est vrai aussi en Amérique latine où une étude sur la consommation du gibier (Redford et Robinson, 1987) a montré toute son importance aussi bien chez les communautés d'Amérindiens que chez les groupes de colons. Malgré son intérêt nutritionnel évident, le gibier a été très peu étudié dans les régions forestières tropicales. Les efforts pour tirer de meilleurs « bénéfices » des forêts tropicales se sont portés essentiellement sur les produits végétaux. Les seules données disponibles sur le gibier étaient récoltées par des anthropologues qui s'intéressaient aux contraintes qu'impose la limitation en quantité des aliments protéiques, ainsi qu'aux problèmes en rapport avec les tabous et les stratégies d'utilisation des ressources. Ce n'est que récemment que les problèmes relatifs à la chasse ont été abordés par des biologistes et des anthropologues concernés par les applications pratiques, ainsi que par l'ensemble des chercheurs qui étudient comment les hommes utilisent les ressources des forêts tropicales (Robinson et Redford, 1991).

En fait, jusqu'à cette période récente, les espèces animales n'étaient jamais incluses dans un calcul de la valeur des forêts (voir par exemple Peters *et al.*, 1989), ni même répertoriées en tant que ressources à tirer de la forêt (*cf.* World Bank, 1978, in Myers, 1988). Les animaux, et particulièrement les animaux tués pour la consommation, étaient considérés comme supplé-

ment gratuit que la Nature apporte gracieusement (Hecht *et al.*, 1988), dont la valeur, sous-estimée, n'était génaralement pas prise en considération par les gestionnaires dont dépend le sort des forêts tropicales encore intactes.

Bien que le commerce des animaux et de leurs sous-produits soit un aspect important du débat, je ne traiterai ici que de la chasse en vue de la consommation de viande (pour la discussion concernant la chasse pour les peaux et les fourrures dans les régions néotropicales, voir Redford et Robinson, 1991). Ce chapitre aborde six aspects : (1) les paramètres permettant d'estimer la nature et l'importance de la chasse dans les forêts néotropicales ; (2) les questions relatives au choix des animaux chassés ; (3) l'importance de la chasse dans les stratégies de subsistance ; (4) l'impact de la chasse de subsistance sur la conservation des animaux et de la forêt dans son ensemble ; (5) les valeurs sociales de la chasse ; et (6) une brève comparaison entre la chasse dans les forêts néotropicales et celle qui est pratiquée dans les forêts de l'Ancien Monde.

Nature et importance de la chasse dans les forêts néotropicales

Dans un travail de synthèse sur la chasse de subsistance basé sur 22 études menées dans les forêts néotropicales (Redford et Robinson, 1987), nous avons présenté les données sur 15 communautés différentes, concernant 16 populations d'Amérindiens et 6 groupes de colons. Dans le cadre de ces études, les colons sont définis comme d'origine européenne, mais vivant actuellement dans les zones forestières. Le gibier est une source importante de protéines pour tous les groupes considérés, bien qu'à des degrés variables. Les données n'ont été retenues que si l'étude spécifiait le type et le nombre d'animaux capturés, la durée exacte de l'étude, et le nombre de personnes qui consommaient le gibier. A partir de ces données, nous avons calculé un index permettant de mesurer le nombre d'animaux de chaque espèce – ou d'un groupe d'espèces – consommé par année et par consommateur (*per capita per annum,* ou *p.c.p.a.*). Nous n'avons pris en compte que les animaux tués pour un usage alimentaire. Les résultats et les discussions qui suivent sont issus du travail publié (Redford et Robinson, 1987) – à consulter pour plus de détails.

Sur le total des animaux capturés dans les différentes communautés, les Amérindiens prélèvent 55,3 % de mammifères, 35,1 % d'oiseaux et 9,7 % de reptiles et les chasseurs colons 68,2 % de mammifères, 15,5 % d'oiseaux et 16,3 % reptiles (figure 23.1).

Mammifères

De l'ensemble de l'analyse, il ressort que les chasseurs ont utilisé 32 espèces de mammifères, ou groupes d'espèces (nous utilisons la notion de groupe d'espèces quand les auteurs ne donnaient pas une identification du gibier suffisamment claire au niveau spécifique). Le groupe des agoutis et des acouchis

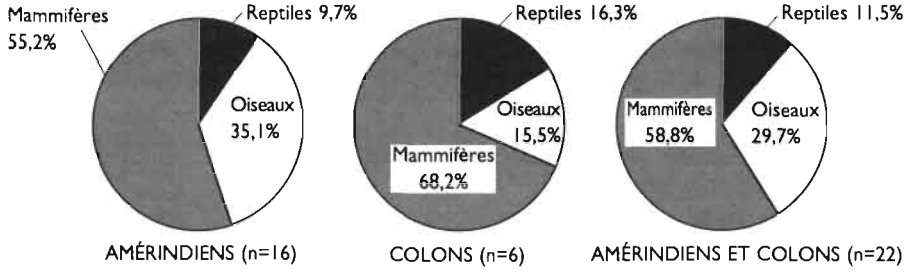


Figure 23.1 Comparaison des quantités d'animaux capturés par 22 groupes d'Amérindiens et de colons. Source : Redford et Robinson, 1987.

(genres *Dasyprocta* et *Myoprocta*) est le plus fréquemment capturé, suivi des péccaris à collier (*Tayassu tajacu*), des pacas (*Agouti paca*), des péccaris à lèvre blanche (*Tayassu pecari*), et des fourmiliers communs (*Dasypus novemcinctus*). Dans le tableau 23.1, la liste des mammifères communs les plus souvent capturés est présentée, avec leur poids moyen, la référence à la guilde des espèces

Tableau 23.1 Les mammifères chassés dans les forêts néotropicales. La guilde se rapporte au régime alimentaire (FG = Frugivore-Granivore ; FH = Frugivore-Herbivore ; FO = Frugivore-Omnivore ; HR = Herbivore-Ruminant ; IO = Insectivore-Omnivore ; MY = Myrmécophage). L'indice de consommation correspond au nombre d'animaux capturés *per capita per annum* (Sources : Robinson et Redford, 1986 ; Redford et Robinson, 1987).

Ordre et taxon	Poids (kg)	Nombre d'espèce	Guilde	Nombre de cas étudiés	Indice de consommation
PRIMATES					
Cebus apella	3,4		FO	6	2,092
Cebus spp.	3,1	2	FO	7	0,292
Alouatta spp.	6,5	4	FH	11	0,421
Ateles spp.	7,6	3	FH	7	0,492
Lagothrix spp.	10,0	2	FH	5	1,404
ÉDENTÉS					
Bradypus spp.	3,1	2	HR	5	0,077
Tamandua spp.	4,4	2	MY	5	0,183
Dasypus novemcinctus	3,5		IO	14	0,589
RONGEURS					
Dasyprocta et *Myoprocta* spp.	2,1	3	FG	20	0,701
Agouti paca	8,2		FG	16	0,906
Hydrochaeris hydrochaeris	31,5		HR	5	0,154
CARNIVORES					
Nasua nasua	3,9		FO	5	0,592
PÉRISSODACTYLES					
Tapirus spp.	224,5	2	FH	14	0,055
ARTIODACTYLES					
Toyossu tajacu	17,5		FH	18	0,624
Tayassu pecari	28,6		FH	14	0,831
Mazama spp.	21,7	2	FH	12	0,263

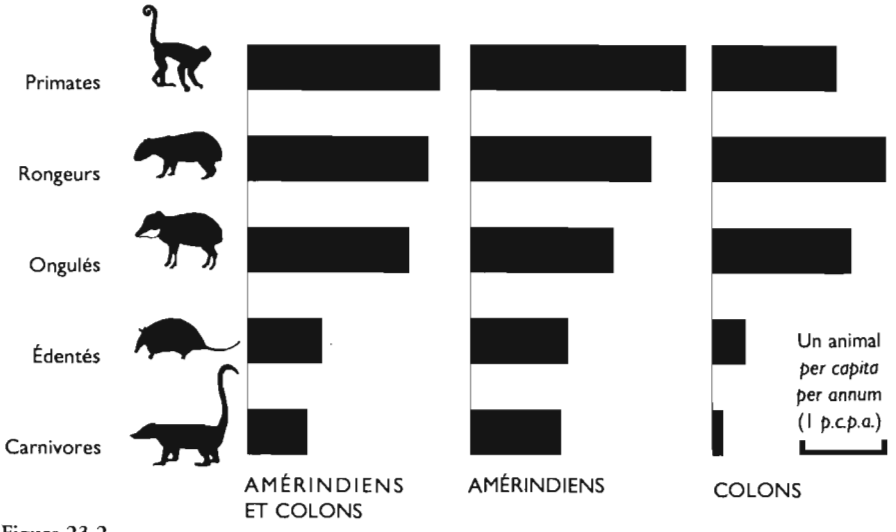


Figure 23.2
Importance relative des différents groupes de mammifères consommées par les Amérindiens et les colons. Source: Redford et Robinson, 1987.

ayant des régimes alimentaires comparables, le nombre d'études au cours desquelles l'espèce a été enregistrée comme étant effectivement capturée (à partir de la série des 22 études de cas) et les indices de consommation (*p.c.p.a.*).

En considérant les espèces par grands ensembles taxonomiques (figure 23.2), il apparaît que les Amérindiens prélèvent en forêt, quel que soit leur groupe, un nombre moyen d'animaux par an et par consommateur, plus élevé que ne le font les colons. Cependant les choix sont différents pour chacune des communautés. Les Amérindiens préfèrent nettement les primates, puis les rongeurs, les ongulés, les édentés, et les carnivores. Chez les colons, les rongeurs arrivent en premier, les ongulés en second et les primates ne sont qu'en troisième position.

Les indices de consommation des différentes espèces de mammifères diffèrent également entre les Amérindiens et les colons. Pour compenser le biais possible entraîné par une seule valeur élevée, nous n'avons utilisé dans nos calculs que les données portant sur un minimum de cinq cas étudiés chez les Amérindiens et trois chez les colons. Nous retrouvons, avec cette analyse, le même type de résultats: les Améridiens capturent plus d'individus de chaque espèce que les colons et une plus grande diversité d'espèces (figure 23.3). Les prises des colons sont en fait plus homogènes que celles des Amérindiens. Parmi sept espèces communes, six se rencontrent dans les six cas de communautés de colons, la septième dans cinq cas. Cela contraste fortement avec les données enregistrées chez les Amérindiens: aucune espèce n'est commune à toutes les communautés étudiées; une seule espèce se rencontre dans les quinze cas sur les 16 étudiés, et seulement cinq espèces dans plus de dix cas.

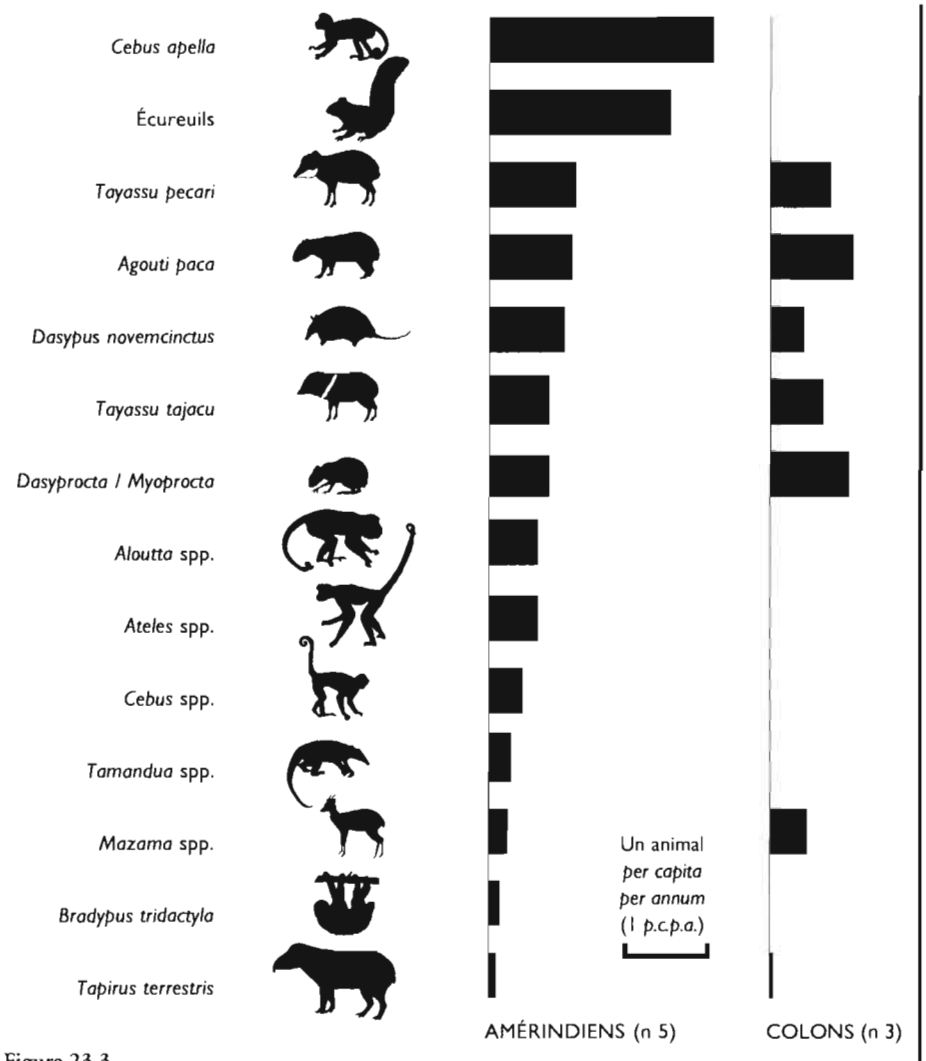


Figure 23.3
Importance relative des différentes espèces de mammifères consommées par les Amérindiens et des groupes de colons. Source : Redford, 1992.

Oiseaux

Dix familles d'oiseaux ont été répertoriées dans les prises des chasseurs. Huit espèces ont été rencontrées dans moins de cinq cas étudiés, alors que dix espèces le sont dans cinq cas et plus. La liste des espèces les plus communes est présentée dans le tableau 23.2, avec leur poids moyen, les références à la guilde, le nombre de fois où l'espèce a été enregistrée (à partir de la série des 22 études de cas) et leur indice de consommation (noté en *p.c.p.a.*).

Tableau 23.2 Les oiseaux chassés dans les forêts néotropicales. La guilde se rapporte à leur régime alimentaire (C-FR-F = Fruits de canopée ou graines avec fruits du feuillage; C-FR-G = Fruits de canopée ou fruits et graines au sol; C-LO-F = grands invertébrés de canopée ou petits vertébrés du feuillage; G-LO-G = grands insectes au sol, fruits et petits vertébrés; G-SO-G = petits insectes et fruits au sol). L'indice de consommation correspond au nombre d'animaux capturés *per capita per annum* (Sources : Karr *et al.*, 1990; Redford et Robinson, 1987)

Famille et taxon	Poids moyen (g)	Nombre d'échantillons	Guilde	Nombre de cas étudiés	Indice de consommation
TINAMIDAE					
Tinamus spp.	1572	2	G-FR-G grand	4	0,189
Tinamus sp.	695	1	G-FR-G petit		
Crypturellus spp.	400	7	G-FR-G	6	0,284
CRACIDAE					
Penelope spp.	1537	3	C-FR-F	13	0,706
Pipile pipile	1200	1	C-FR-F	5	0,654
Mitu spp.	3061	3	G-FR-G	6	0,640
Crax spp.	3900	2	G-FR-G	5	0,506
PHASIANIDAE					
Odontophorus gujanensis	305	1	G-SO-G	5	0,058
PSOPHIIDAE					
Psophia spp.	1240	2	G-LO-G	9	0,360
COLUMBIDAE					
(plusieurs espèces)	207	5	C-FR-F grand	6	0,717
(plusieurs espèces)	145	6	C-FR-G grand		
(plusieurs espèces)	59	5	divers petits		
PSITTACIDAE					
Ara spp.	1137	4	C-FR-F grand	7	0,090
Amazona spp.	523	3	C-FR-F grand	6	0,125
RAMPHASTIDAE					
Ramphastos spp.	576	4	C-LO-F	8	0,869

L'analyse a montré que, parmi les communautés d'Amérindiens, les familles d'oiseaux chassées étaient toujours les mêmes. Les Cracidae présentent les pourcentages moyens de récolte les plus forts; les toucans (Ramphastidae) viennent en second lieu; puis les perroquets (Psittacidae), les tinamous (Tinamidae); les autres espèces d'oiseaux (figure 23.4) incluant les Psophiidae et les pigeons (Columbidae) qui viennent en dernier. Les colons, quant à eux, préfèrent les Cracidae (famille du dindon), l'ensemble des autres oiseaux venant en second second et les pigeons en troisième position.

Si l'on compare les résultats en ne prenant en compte que les espèces qui apparaissent dans au moins cinq cas étudiés chez les Amérindiens et dans deux cas chez les colons, on concluera que: (1) les oiseaux sont davantage chassés par les Amérindiens que par les colons; (2) les fréquences de chasse pour toutes les espèces d'oiseaux confondues sont plus grandes chez les Amérindiens que chez les colons; et (3) les Amérindiens capturent une plus grande diversité d'espèces d'oiseaux que les colons.

Figure 23.4
Les produits de la chasse et de la pêche d'un indien Kayapó du Brésil : un oiseau (*Tigrisoma lineatum*) et des poissons (*Cichla ocellaris*). Photo K.H. Redford.

Reptiles

Les données concernant les reptiles chassés pour la consommation sont peu nombreuses et n'autorisent aucune comparaison permettant de déceler des différences entre les Amérindiens et les colons. Le taxon le plus souvent répertorié est *Geochelone*, une tortue vivant dans l'écotone forêt/savane, suivi par les caïmans (appartenant problablement à plusieurs genres). Les tortues d'eau douce et les boas constricteurs sont également capturés.

En résumé, l'analyse de ces résultats montre que :

• Les Amérindiens et les colons utilisent différentes sortes de gibiers. Alors que les Amérindiens capturent une large variété d'espèces, les colons considèrent beaucoup moins d'espèces comme comestibles.

• La pression de chasse excercée par les Améridiens est plus importante que celle exercée par les colons, à la fois sur les mammifères et sur les oiseaux.

• Il existe une superposition dans les espèces chassées : cinq des sept espèces de mammifères les plus communément chassées par les Amérindiens (*Tayassu pecari, Agouti paca, Dasypus novemcinctus, T. tajacu, Dasyprocta* et *Myoprocta*), ainsi que trois taxons d'oiseaux (des genres *Penelope, Psophia*, et *Mitu*) sont également les plus souvent chassés par les colons.

Le nombre total d'animaux capturés par les chasseurs dans le cadre des activités de subsistance peut être très élevé. En utilisant le taux moyen des animaux tués obtenu d'après les études faites chez les chasseurs colons (Redford et Robinson, 1987), il est possible d'estimer le nombre de mammifères tués par an par la population rurale amazonienne du Brésil (2 847 007 personnes, en 1980, sur une surface de 3 581 180 km²). Le chiffre obtenu de 14 030 050 d'individus mammifères tués chaque année, montre l'importance remarquable de la chasse dans l'économie de subsistance. Si l'on ajoute les oiseaux et les reptiles, le nombre d'animaux chassés en tant que gibier peut atteindre 19 millions par an pour la seule Amazonie Brésilienne. Ce chiffre est probablement sous-estimé, car il ne tient pas compte des animaux blessés par les chasseurs, non récupérés et voués à périr.

Les produits de chasse commercialisés

Il existe peu de données sur la commercialisation de la viande de chasse dans les forêts néotropicales, bien que cette activité soit des plus répandue (Redford et Robinson, 1991). La distinction entre la chasse de subsistance et la chasse commerciale est souvent difficile à faire parce que les chasseurs locaux peuvent, dans certaines circonstances, vendre une partie de leur gibier. Parfois, certains taxa sont chassés uniquement pour la vente, par exemple *Geochelone* (Ojasti *et al.*, 1987), tandis que tous les autres gibiers seront consommés localement. Dans certains cas, le gibier n'est vendu que s'il existe un surplus par rapport à

Tableau 23.3 Biomasse de gibier vendu sur le marché d'Iquitos entre le 12 et le 30 Avril 1973 (Source : Castro *et al.*, 1976)

Taxa :	Biomasse des ensembles (kg)	Biomasse des espèces (kg)	Pourcentage du total
ARTIODACTYLES	2 640		57 %
Tayassu tajacu		2 030	
T. pecari		280	
Mazama americana		330	
RONGEURS (*Agouti paca*)	1 540		33 %
PRIMATES	220		5 %
AUTRES TAXA	200		4 %

la consommation habituelle (Peres, 1990) ; ou encore, le gibier est échangé contre des produits qui, en d'autres circonstances, sont achetés (Redford et Stearman, 1989). Enfin, la chasse est souvent pratiquée par des personnes travaillant sur des chantiers forestiers, à qui l'on donne peu de vivres mais des cartouches destinées à assurer leur alimentation (Pacheco, 1987). Dans l'étude d'un bassin versant près d'Iquitos, au Pérou, il a été mis en évidence que les forestiers travaillant aux abattages sont responsables des 51 % des captures d'ongulés, les braconniers vendant leurs prises pour 11 %, et les chasseurs vivant en auto-subsistance pour seulement 38 % (Bodmer *et al.*, 1988).

Avant ces dernières décennies, beaucoup des communautés et des familles vivant dans les régions forestières tropicales n'avaient que peu de contacts avec le marché extérieur. Ces populations chassaient véritablement pour leur subsistance et la viande quittait rarement le groupe. Mais depuis quelques dizaines d'années, pratiquement toutes les populations des forêts tropicales sont reliées au marché extérieur. Pour elles, le commerce du gibier a été presque toujours accompagné d'une diminution du statut nutritionnel de la population des chasseurs. Le gibier, qui est une des rares ressources de la forêt à forte valeur commerciale, est désormais vendu plutôt que consommé. L'argent obtenu, s'il est utilisé pour l'alimentation, sert à acheter du sucre, des gâteaux, de la viande en conserve et du café. En fait, cet argent est fréquemment utilisé pour acheter des munitions, de l'alcool ou des piles. Ainsi, le désir de commercialiser les produits de la chasse obtenus dans le cadre de l'autosubsistance, afin d'accroître son pouvoir d'achat, est-il énorme.

Dans une des rares études quantitatives concernant le marché du gibier en zone néotropicale, Castro *et al.* (1976) signalent la vente de viande de 24 espèces sauvages sur les marché d'Iquitos, au Pérou, incluant six espèces de primates (Tableau 23.3). Le total du gibier vendu à Iquitos est très élevé, avec une estimation de 93 380 kg vendu en 1973 incluant 11 000 singes de différentes espèces. Ces auteurs ont également estimé que les habitants du département de Loreto (incluant Iquitos) prennent annuellement 370 000 singes pour leur alimentation ou pour la vente. Les autres espèces que l'on rencontre fréquemment sur les marché des régions néotropicales sont le paca, le cerf,

le pécari, le tatou, les tortues d'eau douce, ainsi qu'occasionnellement le tapir, le cabiai et le lamantin. Plusieurs espèces de caïmans, mais principalement celles du genre *Caiman*, ont représenté – et représentent encore – une importante source de viande dans quelques régions du bassin amazonien (McGrath, 1986).

Bien que cela ne soit pas visible à la même échelle qu'auparavant, sans doute en raison de son caractère illégal dans la plupart des pays d'Amérique latine, le gibier reste encore disponible sur de nombreux marchés locaux. Contrairement à la situation en Europe et aux États-Unis, le gibier est généralement moins cher que la viande des animaux domestiques. Seeger (1982), citant Carvalho (1981), indique les prix au kg rencontrés par sur les marchés de Manaus: la viande de cabiai est vendue 2 dollars US et celle de lamantin 1,35 dollar, tandis que le poulet est vendu 3 dollars et le bœuf 5,85 dollars. Le même état de fait a été décrit pour d'autres marchés (Johns, 1986), bien que la situation puisse être inversée dans des régions où les animaux sauvages ont été trop chassés (E. Iñigo, communication personnelle).

Sélectivité des chasseurs

Les espèces d'oiseaux et de mammifères capturées par la plupart des chasseurs d'Amazonie sont choisies en fonction de leur taille ou de préférences alimentaires.

Les espèces les plus communément prises sont presque toujours les plus grands représentants d'un groupe taxonomique (un genre ou une famille), et généralement les espèces les plus grandes en forêt (figure 23.5). Les grands

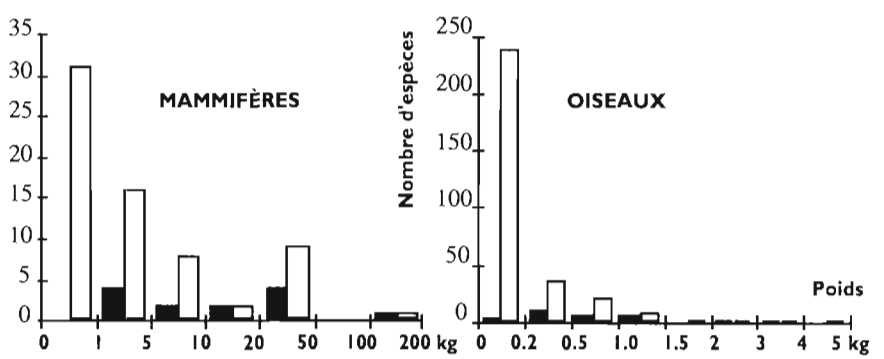


Figure 23.5

Poids des grands mammifères non-volants et des oiseaux. L'histogramme en blanc montre la répartition des poids de toutes les espèces présentes à la station biologique de Cocha Cashu, au Pérou. L'histogramme en noir montre celui des espèces le plus communément chassées pour l'alimentation (Sources: Redford et Robinson, 1987; Janson et Emmons, 1990; Terborgh *et al.*, 1990).

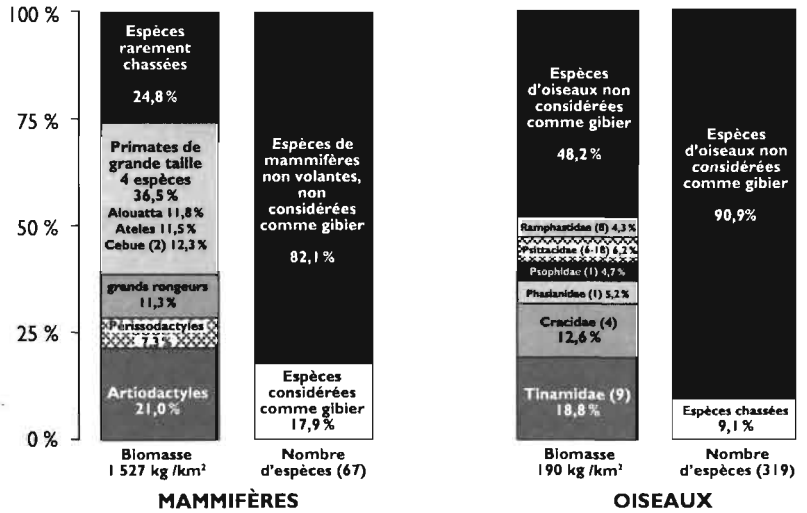


Figure 23.6

Comparaison des biomasses des espèces considérées ou non comme gibier et de leur diversité spécifique sur un site protégé, Manu, à Cocha Cashu, Pérou. (sources pour les mammifères : Terborgh *et al.*, 1986 ; Janson et Emmons, 1990 ; source pour les oiseaux : Terborgh *et al.*, 1990).

vertébrés qui ne sont pas chassés pour leur viande (les félidés et les loutres) le sont pour leurs peaux. La seule exception concerne les grands échassiers et des rapaces qui sont rarement recherchés pour leur viande.

Dans les forêts tropicales, la plupart des grands animaux, qu'ils soient terrestres ou arboricoles, sont des espèces frugivores. La préférence des chasseurs pour ces animaux de grande taille fait que les espèces les plus communément chassées sont des frugivores. Les meilleures données disponibles pour illustrer cette question proviennent des travaux conduits à la station biologique de Cocha Cashu, dans le Parc National de Manu, au Pérou (Terborgh *et al.*, 1990 ; Janson et Emmons, 1990).

Dans ce site où les animaux ne sont pas chassés, 84 % de la biomasse des mammifères habituellement chassés (Robinson et Redford 1986) sont des espèces consommatrices de fruits (en incluant les frugivore-omnivores, les frugivore-granivores et les frugivore-herbivores). Une analyse similaire montre que 69,5 % de la biomasse des oiseaux chassés (références sur les régimes alimentaires issues de Terborgh *et al.*, 1990) sont des espèces consommatrices de fruits. Ce pourcentage pourrait atteindre 96,2 % si l'on incluait le *Mitu* (Cracidae), supposé aussi avoir un régime principalement frugivore (A. Grajal, pers. comm.). Beaucoup des poissons commercialisés sont aussi des frugivores.

À Cocha Cashu, 319 espèces d'oiseaux ont été répertoriées dont 9,1 % (29 espèces) sont communémment chassées (Redford et Robinson, 1987 ; Terborgh *et al.*, 1990). Ces 29 espèces forment jusqu'à 51,8 % de la biomasse totale des oiseaux (figure 23.6, à droite). Ce fait est encore plus frap-

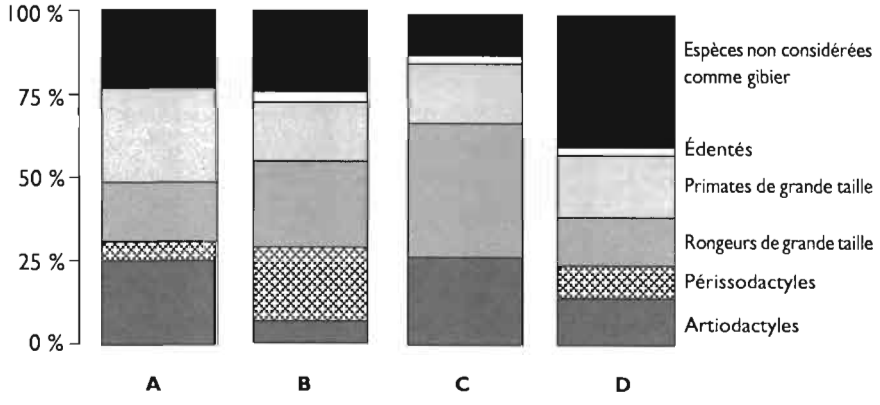


Figure 23.7
Comparaison de la biomasse relative des différents groupes d'espèces considérées ou non comme gibier sur quatre sites de la forêt néotropicale:
A – Manu, Pérou (source: Terborgh *et al.*, 1986);
B – Guatopo, Venezuela (source: Eisenberg, 1980);
C – Hato Masaguaral, Venezuela (source: Eisenberg, 1980);
D – Barro Colorado, Panama (source: Eisenberg, 1980)

pant chez les mammifères (dans le cas des des mammifères non-volants): sur les 67 espèces, 17,9 % (12 espèces) sont communément chassées. Ces 12 espèces constituent 75,2 % de la biomasse de mammifères (figure 23.6, à gauche). Le site de Manu, à Cosha Cashu, n'est pas un cas exceptionnel dans les régions néotropicales: si on le compare avec trois autres lieux où la pression de chasse est également nulle (figure 23.7), il apparaît très clairement que cette biomasse de grands mammifères y est proportionnellement supérieure, car ce sont ces grands animaux qui sont, en général, préférentiellement chassés.

Outre leur préférence pour les grands animaux frugivores, les chasseurs prélèvent surtout les espèces sociales – pratiquement tous les vertébrés terrestres pesant environ plus de 800 g qui vivent en groupes sociaux, sont les cibles majeures des chasseurs (Redford et Robinson, 1987), notamment les oiseaux Cracidae (voisins des dindes) ou du genre *Ara*, les pécaris, les singes, et les coatis. L'Homme a été, probablement depuis des millénaires, le prédateur le plus important de ces animaux dans la majeure partie du nouveau Monde; et l'on doit tenir compte de l'importance de cette pression de chasse et de ses implications à la fois théoriques et pratiques pour résoudre les problèmes de conservation.

Tableau 23.4 Impact de la chasse sur la biomasse (en kg par km² et en pourcentage du total) et sur la densité (nombre d'individus au km²) des Primates de grande taille de n sites d'Amazonie (Sources : a – Peres, 1990 ; b – Freese *et al.*, 1982 ; c – Mitchell et Raez Luna, communication personnelle)

	BIOMASSES [a, b, c]					DENSITÉS [a, c]				
Statut des sites	kg /km²	n	SD	%	SD	Ind./km²	n	SD	%	SD
Pas de chasse	364	9	314	64	11	34	7	11	34	16
Chasse pratiquée	24	19	38	20	30	7	8	6	8	10

L'impact de la chasse

Sur la densité et la biomasse

Dans les zones où la chasse est pratiquée, les nombreuses espèces de grande taille considérées comme gibier devraient présenter une baisse d'ensemble portant à la fois sur la densité et sur la biomasse. La revue des données disponibles montre que, dans des conditions de chasse modérée, les densités des espèces de mammifères autres que les Primates baissent jusqu'à des valeurs allant de 80,7 % à 19,3 % des densités observées dans des sites similaires où la chasse est interdite. Dans les conditions d'une pression de chasse définie comme « élevée » par la plupart des auteurs, les densités de mammifères (Primates exclus) chutent à 6,3 % de celle des sites similaires mais non chassés (soit une baisse de 93,7 %). Pour les densités d'espèces de Primates, nous disposons de données encore plus détaillées : si l'on compare différents sites d'Amazonie (tableau 23.4), la biomasse des Primates de grande taille, dans les sites où la chasse est pratiquée, atteint seulement 6,5 % de celle des zones non chassées (soit une baisse de 93,5 %) et la densité des primates de grande taille y chute à 19,3 % (soit une baisse de 80,7 %).

Si l'on compare de la même manière les espèces d'oiseaux considérées comme gibier, la densité baisse jusqu'à 26,5 % de sa valeur d'origine dans les sites à pression de chasse modérée (soit une baisse de 73,5 %) et à 5,4 % dans des conditions de chasse intense (soit une baisse de 94,6 % ; voir Redford, 1992). Les comparaisons des biomasses des avifaunes de Panama et du Pérou effectuées par Terborgh *et al.* (1990) aboutissent à des résultats très semblables. Enfin en Guyane française, Thiollay (1986) a montré que lorsqu'il comparait des sites, selon que la chasse y était pratiquée ou non, la biomasse des oiseaux considérés comme gibier passait de 50,9 % de la biomasse de toutes les espèces d'oiseaux à seulement 26,8 % du total.

D'une façon générale, la plupart des espèces de mammifères et d'oiseaux de grande taille, qui sont chassées préférentiellement dans les forêts

néotropicales, forment une gande proportion de la biomasse dans les sites où la chasse n'est pas pratiquée, mais la participation de ces espèces à la biomasse totale décroît beaucoup dans des conditions de pression de chasse moyenne et forte.

Sur le choix des gibiers

Quand les chasseurs sont confrontés à des situations où la densité des gibiers les plus recherchés a beaucoup baissé, leurs réponses semblent varier et dépendre de leurs habitudes culturelles et du type d'environnement où ils vivent. Plus les chasseurs sont « occidentalisés », moins ils sont capables de changer leurs habitudes de chasse et de s'attaquer à des espèces qui n'étaient pas considérées comme du gibier, un petit nombre d'espèces de gibier étant désignées comme « comestibles ». Ils se rabattent alors sur du poisson ou d'autres viandes – ou bien, plus simplement, ils mangent moins de viande (Redford et Stearman, 1989). Plus un groupe d'Amérindiens a gardé ses valeurs de chasse traditionnelle, plus il aura tendance à passer des gibiers préférés de grande taille à des espèces de petite taille (Stearman, 1990), du fait que le régime alimentaire traditionnel inclue une grande variété d'espèces. Certains groupes se trouvent en situation intermédiaire comme les *mestizos* ou les *caboclos* (peuples d'origine mixte, habitant les forêts depuis des générations), ainsi que les Amérindiens devenus paysans (groupes d'Amérindiens ayant commencé à subir l'influence de la culture occidentale, mais qui maintiennent certaines coutumes indigènes).

Rappelons cependant que les espèces de gibier préférées par les Amérindiens sont aussi celles que préfèrent les autres populations ; ainsi, partout où l'on chasse en forêt néotropicale, ces espèces-cibles sont touchées de manière disproportionnée. L'étendue de l'influence directe des chasseurs sur les autres espèces dépend en grande partie de la situation culturelle dans laquelle vivent les populations de la zone considérée.

Sur le fonctionnement de l'écosystème

Les écologistes ont analysé les différents « rôles » joués par les animaux comme la pollinisation, la dissémination ou la consommation des graines, la consommation du feuillage et la destruction des plantes. Plusieurs auteurs ont montré l'importance des animaux de grande taille dans ces processus (Owen Smith, 1988 ; Alexandre, 1978). Cependant, jusqu'à une date récente, personne n'a réellement pris en considération le détail du rôle joué par ces gros animaux dans les forêts tropicales et ce qui pourrait arriver si ces espèces étaient retirées du système (Terborgh, 1988 ; Emmons, 1989 ; Janson et Emmons, 1990).

Une espèce est dite « en extinction écologique » lorsque « son abondance est réduite à un point tel que, même si elle est encore présente dans la communauté, elle n'interagit plus significativement avec les autres espèces » (Estes *et al.*, 1989). Des données préliminaires en provenance de plusieurs zones néotropicales, permettent de penser que les espèces d'oiseaux et de mammifères les plus appréciées par les chasseurs jouent un rôle de première importance dans la dispersion des graines ou dans la consommation des feuilles et la destruction de certaines plantes (Janson et Emmons, 1990). En leur absence, les forêts peuvent subir des changements très importants.

Au Mexique, Dirzo et Miranda (1990) ont comparé deux forêts tropicales, l'une avec sa composante complète de grands mammifères (pécaris, daims, et tapirs) et une autre où ces espèces avaient été exterminées par les chasseurs. Les différences entre ces deux forêts étaient frappantes. La forêt « chassée » était caractérisée par la présence de tapis de plantules et d'amas de fruits et de graines non consommés, ainsi que d'herbacées et de plantules non endommagées par les mammifères – toutes conditions peu évidentes dans les forêts « non chassées ». Il est clair que les animaux herbivores et frugivores, avant leur disparition, exerçaient une influence significative sur l'écologie du sous-bois forestier et que leur absence pourrait entraîner des changements vers une forêt très différente.

Ce sont ces grands animaux, si prisés par les chasseurs, qui assurent ce que Terborgh (1988) a appelé une fonction de stabilisation. Des animaux comme les caïmans noirs, les jaguars et les aigles assurent le maintien de la diversité dans les forêts tropicales par des « effets indirects », notion qui fait référence à « la propagation des perturbations à travers un ou plusieurs niveaux trophiques dans un écosystème, de telle sorte que les conséquences atteignent des animaux apparemment très éloignés des sujets de perturbation, à la fois sur le plan écologique et taxonomique » (Terborgh, 1988). Il semble clair que la réduction des espèces animales considérées comme gibier dans les forêts néotropicales provient de tels effets indirects en cascade qui ont affecté de vastes surfaces de forêts et qui continueront de se faire sentir pratiquement dans toutes les zones forestières encore intactes, en dépit des différentes méthodes de protection utilisées.

Autres conséquences de la chasse

La chasse peut entraîner dans le cadre de l'écosystème, non seulement les perturbations importantes mentionnés ci-dessus, mais elle peut aussi provoquer des changements beaucoup plus subtils à l'intérieur même des populations animales de gibier. Certains faits observés dans les forêts néotropicales, suggèrent que le comportement des animaux peut changer : des populations de singes hurleurs, par exemple, qui vivent dans certaines zones où la chasse

est pratiquée, ne vocalisent plus (Johns, 1986). La chasse peut également produire des changements dans les cycles de reproduction (chez les pacas: Collett, 1981); dans les classes d'âge et de sexe (chez les primates: Alvard et Kaplan, 1991; chez les acouchis: Dubost, 1988) et même des changements dans le poids moyen d'une espèce (Rebelo et Magnusson, 1983). Par ailleurs, il a été montré que la chasse est associée à des changements dans la structure génétique des populations de gibier (Scribner *et al.*, 1985) et à des changements dans les systèmes d'utilisation de l'habitat (Kuck, 1977). Les effets sur le long terme de tels subtils changements est un domaine de recherche qui a été largement ignoré.

L'importance de la chasse d'autosubsistance

Beaucoup de populations humaines accordent une valeur à la viande en dehors de son rôle nutritionnel. Il n'est pas rare, dans les langues indigènes de trouver le mot «faim» qui signifie littéralement «faim de viande», pour le différencier de la faim ordinaire pouvant être satisfaite par d'autres nourritures (Wagley, 1977; Garine et Pagezy, 1989). Outre leur importance comme source de protéines, les produits de la chasse impliquent des dimensions sociales importantes. Le gibier et le poisson ont une grande «valeur de prestige» (Garine, 1996, chapitre 54 du présent ouvrage). Les chances de prospérité d'un chasseur sont liés à son statut social et à son pouvoir. En partageant le gibier avec le reste de la communauté, il acquiert des allégeances en fonction des dettes à son égard; il contribue ainsi au maintien de la cohésion sociale (Stearman, 1989). L'accroissement des tensions sociales (Romanoff, 1984; Siskind, 1973), ou même l'éclatement des villages (Good, 1987) ont pu être reliés à des manques de viande à échanger.

Les deux exemples suivants illustrent comment une réduction du gibier disponible peut exacerber les tensions sociales dans des communautés au fur et à mesure qu'elles se sédentarisent et rentrent dans l'économie de marché. Le premier cas est décrit par Saffirio et Hames (1983) pour deux villages d'indiens Yanomama dont l'un est localisé en pleine forêt et l'autre situé en bordure de l'autoroute transamazonienne. Les villageois du bord de l'autoroute occupent un environnement sur-exploité et consomment moins de gibier et de poisson que les villageois forestiers. Dans le village de zone forestière, la majorité du gibier, du poisson, et des produits de collecte sont échangés, alors que la situation est complètement différente pour les villageois de l'autoroute qui ne se sentent concernés que par les besoins immédiats de leur famille. Selon les auteurs de cette étude, les villages situés dans la forêt possèdent un niveau d'intégration à travers la réciprocité économique plus élevé que les villages situés en bordure d'autoroute. Le mode des échanges, «... un des plus importants modes d'accomplissement de solidarité sociale» est en cours de

disparition dans les villages d'autoroute, ce qui conduit Saffirio et Hames à penser que la structure sociale traditionnelle du village pourrait éventuellement s'effondrer. Le deuxième exemple concerne une population de Irapa-Yukpa vivant dans une zone sur-exploitée par les chasseurs, à la frontière de la Colombie et du Venezuela. La chasse étant souvent infructueuse, les hommes cherchent un travail rémunéré afin de pouvoir acheter de la viande en conserve et du poisson frais. Alors que le gibier est fréquemment échangé chez les Irapa-Yukpa, la nourriture achetée l'est rarement, étant consommée par le chasseur ou sa famille nucléaire en dehors de la communauté (Paolisso et Sackett, 1986). De telles situations affectent considérablement la cohésion sociale des villages.

Les aspects sociaux de la chasse et des systèmes de partage sont rarement pris en compte dans les études de cas. La baisse du produit de la chasse ou l'effet d'une législation réduisant les pratiques chasse peuvent avoir des répercussions éloignées de celle qui sont liées uniquement au domaine nutritionnel, entraînant des stress sociaux qui peuvent menacer la cohésion de toute la communauté.

Comparaison des forêts néotropicales à celles de l'Ancien Monde

Aucune étude récente ne permet une comparaison détaillée des faits concernant l'utilisation du gibier dans les forêts du Nouveau monde et dans celles de l'Ancien Monde. Sans vouloir être exhaustif, je voudrais souligner quelques ressemblances et différences concernant la chasse entre ces deux régions du globe et montrer qu'il y aurait beaucoup à gagner à produire des conclusions plus générales. Ma comparaison sera basée sur des données provenant du Zaïre (Colyn *et al.*, 1987), du Cameroun (Infield, 1988) et de Sarawak, Malaisie (Caldecott, 1988) ainsi que sur celles qui concernent les forêts néotropicales exposées ci-dessus.

Dans toutes les régions tropicales examinées, les chasseurs ont les mêmes préférences : parmi tous les taxa, ils préfèrent les mammifères (en Malaisie, 96,8 % du gibier capturé). Ils préfèrent aussi les espèces de grande taille, ce qui explique en grande partie le choix des mammifères. Enfin, comme nous l'avons vu ci-dessus, les chasseurs portent leur attention sur les espèces frugivores : au Sarawak, 90,5 % du total des mammifères tués comme gibier sont des frugivores ; au Cameroun on en compte 82,5 % et au Zaïre 80,4 %.

Lorsque l'on compare ces chiffres, il faut savoir que les données n'ont pas été récoltées de la même manière ; l'exemple du Zaïre provient d'une étude sur les marchés, l'exemple du Brésil provient des données des chasseurs, l'exemple du Cameroun est basé sur des interviews auprès des chasseurs. Cette remarque est très importante parce que certaines espèces de gibier possèdent une valeur commerciale plus élevée que d'autres, ainsi que Colyn *et al.* (1987)

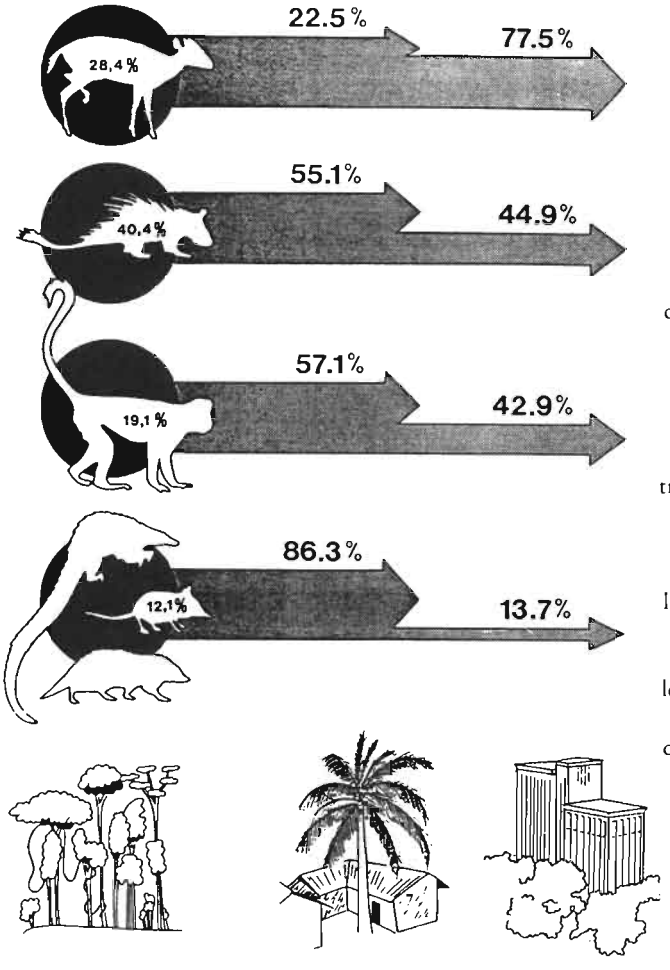


Figure 23.8 Les produits de la chasse et leurs circuits de vente au Zaïre, depuis la forêt jusqu'au village et au marché urbain. Les pourcentages de transfert sont indiqués (de haut en bas) pour les céphalophes, les grands rongeurs, les Primates, ainsi que pour un groupe de gibier divers incluant les pangolins, le rat de Gambie et les viverridés. Les épaisseurs des flèches sont proportionnelles aux flux de transfert vers le village et vers la ville (figure reprise de Colyn *et al.*, 1987).

l'ont souligné, et que l'on a tendance à vendre ces espèces même si elles sont fortement appréciées des chasseurs eux-mêmes (figure 23.8).

Ce type de relations entre les chasseurs, les espèces de gibier et les habitudes de mise sur le marché sont rarement étudiées en détail (Stearman et Redford, 1992). En Afrique, le « marketing » de « la viande de brousse » est généralisé, et c'est une source importante de protéines à la fois pour les populations rurales et pour les populations des villes (Asibey, 1974 ; Lahm, 1996, chapitre 22 du présent ouvrage). Alors qu'en Amérique latine, le commerce de la viande de brousse apparaît comme beaucoup moins bien développé. Cela peut provenir autant des différences culturelles que de problèmes d'accessibilité à l'économie de marché.

Conclusion

Les problèmes relatifs à la chasse dans les forêts tropicales restent encore trop peu étudiés. Plusieurs facteurs culturels ainsi que les traditions universitaires peuvent expliquer cette relative sous-estimation de la valeur du gibier dans les études menées sur les écosystèmes tropicaux. En dehors d'une division trop stricte entre les différentes disciplines, il existe aussi, de la part des chercheurs travaillant sur les problèmes de conservation, un certain dédain de la chasse. On peut également citer l'importance trop grande attribuée aux produits agricoles et la conviction que les produits qui n'entrent pas dans les circuits économiques n'ont que peu d'importance. Ainsi la chasse de subsistance peut-elle apparaître comme une caractéristique du sous-développement.

Les organismes nationaux et internationaux commencent seulement à s'intéresser aux études des espèces animales natives des forêts tropicales et à leur utilisation. Les responsables prennent conscience que de nombreuses autres activités forestières – comme par exemple la récolte du caoutchouc – s'appuient sur la chasse de subsistance qui procure aux récolteurs un subside essentiel. Mais le gibier se fait rare dans de nombreuses régions forestères habitées, et cela n'est pas seulement un problème de conservation des espèces animales ; c'est un problème d'avenir pour les peuples forestiers tropicaux.

Si l'on considère également les fonctions écologiques des espèces animales, en particulier leur rôle dans la pollinisation et la dissémination des semences de nombreux végétaux ainsi que dans la régulation des populations de parasites, on peut juger de leur importance pour préserver à long terme le rendement du capital forestier. Car les espèces animales considérées comme gibier ne sont pas seulement une source de nourriture que les forestiers doivent gérer pour éviter qu'une pression de chasse excessive n'en fasse chuter le rendement (Feer, 1996, chapitre 66 du présent volume). Leur raréfaction entraîne aussi des conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème, et même si les populations d'espèces comme le jaguar, le singe laineux ou certains oiseaux de grande taille ne sont pas réduite à la limite de l'extinction, elles ne peuvent plus jouer leur rôle écologique et l'ensemble de la forêt s'apauvrit.

Nous sommes tous concernés par ces problèmes, à la fois pour le respect des droits de populations indigènes et pour la préservation de l'environnement. Les différentes instances et les agences de développement se tournent de plus en plus vers des solutions qui prennent en compte la diversité des usages et des acteurs impliqués, en incluant dans les projets de gestion à la fois des terres réservées aux indigènes, des réserves de la

biosphère, des réserves pour l'utilisation extractiviste de la forêt, des zones de reproduction de la faune, des réserves forestières nationales, etc. Ces ensembles sont conçus en vue d'améliorer le statut économique et le bien-être des populations forestières tout en maintenant un degré élevé de biodiversité. Un exemple récent de gestion intégrée avec les populations locales a été présenté par Usongo et Curran (1996) : dans le bloc forestier congolais, les programmes de conservation des espèces se font en collaboration avec les populations locales dont les ressources sont sérieusement menacées par l'action des braconniers et l'exportation d'une quantité excessive de gibier vers les régions urbanisées du Congo, du Cameroun et de la République Centrafricaine. Ainsi l'approche actuelle de ces problèmes dépend-t-elle de solutions souvent très comparables en Afrique et en Amérique tropicale.

Les solutions équilibrées restent néanmoins difficiles à déterminer et des études précises portant sur les structures économiques et socioculturelles en rapport avec la chasse de subsistance sont encore nécessaires pour préciser les liens de dépendance avec le commerce du gibier des populations locales et les effets à long terme de la pression de chasse sur la structure des forêts tropicales.

Remerciements

La préparation du texte initial (en anglais) du présent chapitre a bénéficié de l'assistance de Allyn Stearman, Jeff Jorgenson, Ernesto Raez Luna, et Avecita Chicchón.

Références

Asibey, E.O.A. (1974). Wildlife as a source of protein in Africa south of the Sahara. *Biological Conservation*, 6 , 32–39

Alexandre, D.-Y. (1978). Le rôle disséminateur des élephants en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire. *La Terre de la Vie*, 32, 47–72

Alvard, M. et Kaplan, H. (1991). Procurement technology and prey mortality among indigenous neotropical hunters. In Stiner, M.C. (ed.) *Human Predators and Prey Mortality*, pp. 79–104 (Boulder : Westview Press)

Bodmer, R.E., Fang, T.G. et Ibanez, L.M. (1988). Ungulate management and conservation in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation*, 45, 303–310

Caldecott, J. (1988). *Hunting and Wildlife Management in Sarawak* (Gland : International Unon for Conservation of Nature and Natural Resources)

Castro, N., Revilla, J. et Neville, M. (1976). Carne de monte como una fuente de proteínas en Iquitos, con referencia especial a monos. *Rev. Forestal del Peru*, 6, 19–32

Collett, S.F. (1981). Population characteristics of *Agouti paca* in Colombia. *Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser.*, 5, 489–601

Colyn, M.M., Dudu, A. et Mankoto ma Mbaelele, M. (1987). Données sur l'exploition du "petit et moyen gibier" des forêts ombrophiles du Zaïre. In Clers, B. des (eds) *Wildlife Management in Sub-Saharan Africa*, pp. 110–145 (Paris: Fondation Internationale pour la Sauvegarde du gibier)

Dirzo, R. et Miranda, A. (1990). Contemporary neotropical defaunation and forest structure. Function and Diversity - a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4, 444–447

Dubost, G. (1988). Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis*; comparisons with the red-rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. *Journal of Zoology (London)*, 214, 107–123

Eisenberg, J.F. (1980). The density and biomass of tropical mammals. In Soulé, M.E. et Wilcox, B.A. (eds) *Conservation Biology*, pp. 35–55 (Sunderland, Ma.: Sinauer Press)

Emmons, L. H. (1989). Tropical rainforests: Why they have so many species and how we may lose this biodiversity without cutting a single tree. *Orion Nature Quarterly*, 8(3), 8–14

Estes, J.A., Duggins, D.O. et Rathbun, G.B. (1989). The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conservation Biology*, 3(3), 252–264

Feer, F. (1996). Les potentialités de l'exploitation durable et de l'élevage du gibier en zone forestière tropicale. *Chapitre 66 du présent ouvrage*, pp. 1039–1060

Garine, I. de (1996). Préférences alimentaires et ressources de la forêt camerounaise. *Chapitre 54 du présent ouvrage*, pp. 857–874

Garine, I. de et Pagezy, H. (1989). Faim saisonnière et « faim de viande ». In: Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Se nourrir en forêt équatoriale. Anthropologie alimentaire des populations des régions forestières humides d'Afrique*, pp. 43–47 (Paris: UNESCO/CNRS)

Good, K. (1987). Limiting factors in Amazonian ecology. In Harris, M. et Ross, E.B. (eds) *Food and Evolution*, pp 407-426 (Philadelphia: Temple University Press)

Hecht, S.B., Anderson, A. et May, P. (1988). The subsidy from nature: shifting cultivation, successional palm forests and rural development. *Human Organization*, 47, 25–35

Infield, M. (1988). *Hunting, Trapping and Fishing in Villages within and on the Periphery of the Korup National Park*. World Wide Fund for Nature Publication 3206/A9.6 (Gland: WWF)

Janson, C.H. et Emmons, L.H. (1990). Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. In Gentry, A.H.(ed) *Four Neotropical Forests*, pp. 314-338 (New Haven: Yale University Press)

Johns, A.D. (1986). Effects of habitat disturbance on rainforest wildlife in Brazilian Amazonia. Final report to World Wildlife Fund. Project US-302

Kiss, A. (ed.) (1990). *Living with Wildlife. Wildlife Resource Management with Local Participation in Africa*. World Bank Technical Paper no. 130 (Washington, D.C.: World Bank)

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Kuck, L. (1977). The impact of hunting on Idaho's Pahsimeroi mountain goat herd. In Samuel, W. et MacGregor, W.G. (eds) *Proceedings of the First International Mountain Goat Symposium*, pp. 114-125 (British Colombia : Ministry of Recreation and Conservation)

Lahm, S.A. (1996). Utilisation des ressources forestières et variations locales de la densité du gibier dans la forêt du nord-est du Gabon. *Chapitre 22 du présent ouvrage*, pp. 383–400

McGrath, D. G. (1986). The animal products trade in the Brazilian Amazon. Unpublished report to World Wildlife Fund, Washington D.C.

Myers, N. (1988). Tropical forests : Much more than stocks of wood. *Journal of Tropical Ecology*, 4, 209–221

Ojasti, J., Fajardo, G.F. et Cova O., M. (1987). Consumo de fauna por una comunidad indígena en el estado Bolívar, Venezuela. In *Actas del 9 Congreso Latinamericano de Zoología*, pp. 45-50 (Arequipa : Peru)

Owen Smith, R.N. (1988). *Megaherbivores. The Influence of Very Large Body Size on Ecology* (New York : Cambridge University Press)

Pacheco, T. (1987). Impacto de un inventario forestal sobre la fauna silvestre en la zona del Rio Lobo (Requena - Peru). *Matero* (Iquitos) 1, 9–17

Paolisso, M. et Sackett, R. (1986). Traditional meat procurement strategies among the Irapa-Yukpa of the Venezuela-Colombia border area. *Res. Econ. Anthropol.*, 7, 177–199

Peres, C.A. (1990). Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation*, 54, 47–59

Peters, C.M., Gentry, A.H. et Mendelsohn, R.O. (1989). Valuation of an Amazonian rainforest. *Nature*, 339 (22 June), 656–657

Prescott-Allen, R. et Prescott-Allen, C. (1982). *What's Wildlife Worth* (Washington, D.C. : International Institute for Environment and Development)

Rebelo, G.H. et Magnusson, W.E. (1983). An analysis of the effect of hunting on *Caiman crocodilus* and *Melanosuchus niger* based on the sizes of confiscated skins. *Biological Conservation*, 26, 95–104

Redford, K. (1992). The empty forest. *Bioscience*, 42, 412–422

Redford, K.H. et Robinson, J.G. (1987). The game of choice. Patterns of Indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropologist*, 89, 650–667

Redford, K.H. et Robinson, J.G. (1991). Subsistence and commercial uses of wildlife in Latin America. In Redford, K.H. et Robinson, J.G. (eds) *Neotropical Wildlife Use and Conservation*, pp. 6–23 (Chicago : University of Chicago Press)

Redford, K.H. et Stearman, A. (1989). The Chimane Indians and the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. *Vida Silvestre Neotropical*, 2, 49–56

Robinson, J.G. et Redford, K.H. (1986). Body size, diet and population density of neotropical forest mammals. *American Naturalist*, 128, 665–680

Robinson, J.G. et Redford, K.H. (eds) (1991). *Neotropical Wildlife Use and Conservation* (Chicago : University of Chicago Press)

Romanoff, S.A. (1984). *Matses Adaptations in the Peruvian Amazon*. Ph.D. dissertation, Columbia University, New York.

Saffirio, J. et Hames, R. (1983). *The Forest and the Highway*. Cultural Survival Report 11. (Cambridge, Ma : Cultural Survival, Inc.)

Scribner, K.T., Wooten, M.C., Smith, M.H. et Jones, P.E. (1985). Demographic and genetic characteristics of white-tailed deer populations subjected to still or dog hunting. In Beasom, S.L. et Roberson, S.F. (eds) *Game Management*, pp. 197–212 (Kingsville, Texas : Caesar Kleberg Wildlife Research Institute)

Seeger, A. (1982). Native Americans and the conservation of flora and fauna in Brazil. In Hallsworth, E.G. (ed.) *Socio-Economic Effects and Constraints in Tropical Forest Management*, pp. 177–190 (New York : John Wiley and Sons)

Siskind, J. (1973). *To Hunt in the Morning* (New York : Oxford University Press)

Smith, N. J. H. (1976). Utilization of game along Brazil's Transamazon highway. *Acta Amazonica*, **6**, 455–466

Stearman, A.M. (1989). Yuquí foragers in the Bolivian Amazon : Subsistence strategies, prestige, and leadership in an acculturating society. *Journal of Anthropological Research*, 45, 219–244

Stearman, A.M. (1990). The effects of settler incursion on fish and game resources of the Yuquí, a native Amazonian society of eastern Bolivia. *Human Organization*, **49**, 373–385

Stearman, A. M. et Redford, K.H. (1992). Commercial hunting by subsistence hunters : Siriono Indians and Paraguayan Caiman in lowland Bolivia. *Human Organization*, **51**, 235–244

Terborgh, J. (1988). The big things that run the world – a sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology*, 2, 402–403

Terborgh, J., Emmons, L.H. et Freese, C. (1986). La fauna silvestre de la Amazonía : El despilfarro de un recurse renovable. *Boletin de Lima*, **46**, 77–85

Terborgh, J., Robinson, S., Parker, T.A. III, Munn, C.A. et Pierpont, N. (1990). Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, **60**, 213–238

Thiollay, J.M. (1986). Structure comparée du peuplement avien dans trois sites de forêt primaire en Guyane. *Revue d'Ecologie*, **41**, 59–105

Usongo, L. et Curran, B. (1996). Le commerce de la viande de chasse au sud-est du Cameroun et dans la région trinationale. *Canopée. Bulletin trimestriel sur l'Environnement en Afrique centrale* 7, 1–3

Wagley, C. (1977). *Welcome of Tears. The Tapirapé of Central Brazil* (New York : Oxford University Press)

TROISIÈME PARTIE
Aspects adaptatifs de la consommation alimentaire et de la dépense énergétique

ASPECTS ADAPTATIFS DE LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE ET DE LA DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE : acquis et perspectives à propos des régions forestières tropicales

Patrick PASQUET, Alain FROMENT et Ryutaro OHTSUKA

Introduction

Comme tous les mammifères, l'être humain est soumis à des contraintes vis-à-vis de ses besoins nutritionnels, et ce, en dépit d'une grande plasticité dans son comportement alimentaire : de végétarien chez les Hindous à presque exclusivement carnivore chez les Inuit (Newman, 1975 ; Haas et Harrison, 1977 ; Froment, 1986).

La présente partie de l'ouvrage, au delà de la simple description de cette variation, s'attache à montrer dans quelle mesure celle-ci peut être expliquée par certains mécanismes adaptatifs qui opèrent tant au niveau biologique que comportemental et/ou socioculturel (Waterlow, 1986). En outre, il sera fait état des conséquences des choix alimentaires sur la santé des individus et des populations dans les forêts denses humides.

Cadre conceptuel

Les besoins nutritionnels et leur détermination

Le besoin nutritionnel est l'état organique engendré par le manque quantitatif ou qualitatif de nourriture. Son origine est non seulement métabolique mais aussi affective et symbolique, aspects qui sont développés plus loin dans cet ouvrage (sixième partie). Les recommandations en matière d'apports nutritionnels – notamment en énergie et en protéines –, telles que formulées par divers comités d'experts successifs ((FAO/WHO, 1973 ; FAO/OMS/UNU, 1986), sont incomplètes et font l'objet d'un débat permanent. Lors de la dernière consultation d'experts (FAO/OMS/UNU, 1986) l'accent a été mis

sur la nécessité de cerner la plasticité phénotypique nutritionnelle : les individus et les populations ont développé des capacités leur permettant de s'adapter à certains contextes alimentaires, de sorte que les besoins théoriques et les besoins réels ne coïncident souvent pas. La confrontation des besoins énergétiques théoriques et réels de populations vivant dans la forêt tropicale humide africaine est présentée, dans cet ouvrage, par Pasquet et Koppert (chapitre 28).

L'adaptabilité nutritionnelle est abordée au travers de modèles d'étude expérimentaux en laboratoire et d'études menées, dans des conditions de vie réelles, au sein de communautés humaines. Le modèle qui utilise les fluctuations saisonnières des disponibilités alimentaires et de la charge de travail constitue un outil pertinent pour l'approche, sur le court terme, des réponses et des stratégies adaptatives des individus et des populations soumis à la contrainte (Dugdale et Payne, 1987 ; Pagezy, 1990 ; Ferro-Luzzi, 1990 ; Ategbo *et al.*, 1995).

Adaptations biologiques et comportementales

L'adaptation, en matière de nutrition, peut se définir comme un processus au terme duquel on parvient à un état d'équilibre nouveau ou différent, à la suite d'une modification ou de variations dans l'apport alimentaire et nutritif (FAO/OMS/UNU, 1986). Si on se réfère à cette définition, les modifications pondérales qui accompagnent les fluctuations transitoires (saisonnières notamment) de la balance énergétique doivent être considérées comme une réponse adaptative. Une telle situation est décrite par Froment *et al.* (chapitre 33 du présent ouvrage) pour une population d'essarteurs du sud Cameroun.

Cependant, on ne peut réellement parler d'adaptation que dans la mesure où le nouvel équilibre atteint peut être maintenu et ce aussi longtemps que la contrainte existe, sans préjudices importants pour l'individu ou la population (Waterlow, 1986). On a par exemple interprété la stature réduite et le faible poids des enfants et des adultes de certaines populations du tiers-monde comme une adaptation à une situation de restriction nutritionnelle chronique (Frisancho *et al.*, 1973 ; Stini, 1975 ; Seckler, 1982), un plus grand nombre d'individus pouvant ainsi se partager une quantité limitée de nourriture, moins d'énergie étant requise pour assurer la croissance et maintenir une activité soutenue et de bonnes conditions sanitaires. Cette hypothèse est cependant contestée par certains auteurs – notamment des nutritionnistes (Martorell *et al.*, 1989) – qui considèrent que, dans ce domaine, les coûts l'emportent sur les bénéfices. Une illustration de ce brûlant débat est apportée, dans cet ouvrage par Rebeca Holmes (chapitre 32), à propos de la croissance des Amérindiens.

Un processus adaptatif bien connu, permettant d'économiser l'énergie, chez un individu dont le bilan énergétique est négatif, consiste à abaisser le niveau de ses dépenses basales (Keys *et al.*, 1950). Cette « économie métabolique » a été observée chez des ouvriers indiens souffrant de malnutrition marginale chronique. Leur métabolisme de base (dépense énergétique minimum pour le maintien des différentes fonctions corporelles) est abaissé de quelque 14 % par kg de masse maigre comparativement à des sujets bien nourris (Shetty, 1984). Kurpad *et al.* (1989) ont également observé une diminution de la thermogenèse alimentaire (dépense nécessaire à la digestion et au stockage des aliments). Il n'est pas exclu qu'une telle adaptation puisse s'exprimer sur le long terme, sous l'action de la sélection naturelle. Ainsi, certains groupes humains, dans les pays en développement, présentent des dépenses énergétiques basales abaissées (ex : 10 % chez les Gambiens par rapport aux Européens), indépendamment de leur état nutritionnel (Minghielli *et al.*, 1990 ; Della Bianca *et al.*, 1994).

On n'a pas clairement établi de relation entre l'état nutritionnel et des modifications du rendement énergétique musculaire durant l'activité physique (Waterlow, 1986), bien que Minghielli *et al.* (1990) aient montré que le rendement net de la marche est plus élevé chez les Gambiens, comparativement aux Européens. On a cependant invoqué certains ajustements posturaux inconscients pour expliquer que des femmes kenyanes puissent marcher en portant des charges représentant jusqu'à 20 % de leur poids corporel sans que soit observée une augmentation de la dépense énergétique (Maloiy *et al.*, 1986). Cette adaptation comportementale est discutée, dans cet ouvrage, par Bisschop *et al.* (chapitre 38) à l'occasion d'une étude sur le coût énergétique des activités quotidiennes des femmes Lésé de la forêt de l'Ituri.

Les réponses comportementales, volontaires ou conscientes, qui affectent le niveau global de l'activité physique, sont potentiellement les plus importantes en termes d'économie d'énergie. Elles ont été mises en évidence par des études expérimentales et à l'occasion d'études de supplémentation nutritionnelle (Keys *et al.*, 1950 ; Viteri et Torun, 1981 ; Gorsky et Calloway, 1983). Toutefois, la valeur adaptative de ces ajustements est discutable, en particulier si on les considère sur le long terme.

Réponses socioculturelles et évolution bioculturelle

L'Homme répond à ses besoins nutritionnels par des régulations culturelles et des réactions sociales qui peuvent être biologiquement adaptatives ou non. L'existence, dans la culture matérielle et non matérielle, de traits « bénéfiques » ou « nécessaires » au « succès écologique » ne fait guère de doute. Des exemples de cette « sagesse des cultures » nous sont fournis par Speth (1987), Greene (1977), Pagezy (1983) et, dans cet ouvrage, par Pagezy (chapitre 34) qui dé-

crit les pratiques adaptées de sevrage dans la société Ntomba du Zaïre, et par Ulijaszek et Poraituk (chapitre 26 du présent ouvrage) à propos de l'efficacité énergétique des techniques de préparation du sagou en Nouvelle Guinée.

Il convient de souligner que la valeur adaptative d'un trait culturel donné est susceptible de varier. Un trait écologiquement bénéfique ou nécessaire peut, à l'occasion de rapides changements des conditions démographiques, écologiques ou sociales, devenir maladaptatif. Cela est illustré dans cet ouvrage par les contributions de Ohtsuka (chapitre 25), Jenkins et Milton (chapitre 27) et Prinz (chapitre 31).

En réalité, nombreux sont les choix culturels qui sont apparemment neutres, voire maladaptatifs en termes nutritionnels, certaines pratiques alimentaires présentant même un danger marqué pour la santé (Messer, 1984), témoins, s'il en faut, de l'existence d'un « arbitraire culturel » (Mead et Guthe, 1945 ; Garine, 1978, 1991).

Katz *et al.* (1974) et Katz (1982) proposent de réconcilier culturel et biologique en matière d'alimentation. En se basant sur des données biochimiques et pharmacologiques, ils formulent l'hypothèse que certaines pratiques alimentaires adaptées – telles que le chaulage du maïs dans le Nouveau Monde (technique permettant d'augmenter la biodisponibilité protéique et vitaminique de la céréale) ou la consommation des fèves (*Vicia faba)* et/ou du manioc amer (qui concourt à la protection contre le paludisme dans les régions ou la maladie est endémique) – auraient été « sélectionnées » dans le passé, dans la palette culturelle des groupes humains concernés. En retour, cela aurait eu pour conséquence d'influencer, directement ou indirectement, la structure génétique même de ces populations (au travers, par exemple, des modifications démographiques liées à la sédentarisation qui a accompagné la culture intensive du maïs, autorisée par le chaulage). Ce phénomène dans lequel l'évolution biologique est remodelée par l'évolution culturelle a été qualifié d'« évolution bioculturelle » par ses auteurs. Une contribution détaillée à l'étude de la relation entre la consommation du manioc en Afrique et l'évolution biologique est présentée, dans cet ouvrage, par Fatimah Jackson (chapitre 30).

À propos des forêts tropicales humides

Aspects adaptatifs des choix alimentaires

Alors que la savane est favorable à la production céréalière, en forêt, les aliments de base, pourvoyeurs d'énergie, sont généralement des tubercules (manioc, ignames, taro, patate douce), la banane (*Musa* spp. : plantains et bananes douces) ou le palmier sagou, bien que certains groupes humains forestiers aient opté pour le riz ou le maïs. L'aliment de base tend, dans ces sociétés, à

être emblématique, même s'il a été adopté récemment, comme, en Afrique, le manioc ou le maïs, qui se sont substitués, il y a quatre siècles ou moins, aux ignames, alors principale source d'énergie (Coursey et Alexander, 1968).

Le manioc est l'aliment de base pour au moins 300 millions d'individus dans le monde (FAO, 1989). Il est peut-être le produit vivrier le plus important en forêt, où son adoption soulève d'intéressantes questions en termes d'adaptabilité nutritionnelle, par ses effets bénéfiques mais aussi négatifs. Les avantages de ce tubercule sont nombreux. Il est riche en hydrates de carbone (et par conséquent en énergie) et simple à cultiver sur des sols qui demandent peu de préparation ; sa culture requiert une dépense énergétique réduite (Pasquet et Koppert (chapitre 29). Extrêmement résistant à la sécheresse et aux parasites, il dégrade relativement peu les sols où il pousse (voir dans cet ouvrage les contributions de Dufour et Wilson (chapitre 56), McKey et Beckerman (chapitre 9), Beckerman (chapitre 40) et F. Grenand (chapitre 43). Ses inconvénients sont un faible contenu en protéines et la présence de produits toxiques (glycosides cyanogéniques) dont la consommation déclenche toute une gamme d'effets néfastes sur les plans métabolique, immunologique, fonctionnel et comportemental (Jackson, chapitre 30). Les sociétés amérindiennes ont développé des techniques de détoxication du tubercule (voir, dans cet ouvrage, Dufour et Wilson, chapitre 56), mais le produit alimentaire obtenu n'est jamais totalement débarrassé des composés de cyanure résiduels. En outre, il conviendrait de mieux connaître les conséquences de la détoxication sur la disponibilité de certains nutriments importants dont est riche le manioc amer : calcium, acide ascorbique, thiamine, riboflavine et niacine.

Les stratégies alimentaires dans les forêts tropicales des îles d'Asie du sud-est et d'Océanie diffèrent de celles des autres continents. Ces régions, dans leur ensemble, étaient autrefois caractérisées, du point de vue de l'aliment de base, par la trilogie igname-taro-sagou (Spencer, 1963). Le riz fut par la suite introduit dans la plupart des régions d'Asie où il s'imposa comme principale céréale, mais la patate douce, d'origine sud-américaine, est devenue l'aliment prédominant dans les montagnes fortement peuplées du centre de la Nouvelle-Guinée ainsi que dans certaines autres îles en Océanie. Le palmier sagou (*Metroxylon sagu)*, pousse uniquement dans ces régions et possède des caractéristiques intéressantes. Comme le manioc, le sagou, qui pousse naturellement ou avec un minimum de manipulations dans des marais d'eau douce et dont la culture requiert peu de travail physique, constitue un apport alimentaire régulier en hydrates de carbone mais ne contient que des quantités minimes d'autres nutriments. Cependant à la différence du manioc, la consommation du sagou ne nécessite aucune détoxication préalable

(Townsend, 1971 ; Ohtsuka, 1983). En Mélanésie, au moins 300 000 personnes utilisent le palmier sagou comme principale source énergétique (Brookfield et Hart, 1971).

Conséquences biologiques de la vie en forêt tropicale

Impact de la saisonnalité. Les variations du poids des adultes en milieu forestier sont plus réduites que celles que l'on observe en savane. Elles sont cependant le témoin d'une période de disette ou d'un excès périodique de dépense énergétique (Pasquet et Koppert, dans cet ouvrage, chapitre 29). Le manque saisonnier d'aliments hautement valorisés, tels que le gibier dans les communautés forestières de l'intérieur ou le poisson dans les communautés de la forêt littorale du Cameroun (Koppert *et al.*, 1996, chapitre 28 du présent ouvrage) peut engendrer une sensation de faim pour les populations concernées, faim qui n'a pas d'existence réelle sur le plan calorique mais qui est vécue comme telle (Miracle, 1961 ; Pagezy, 1982). Il s'agit là d'exemples de besoins dont l'origine est plus affective que métabolique. Pagezy (1986) a montré que dans l'environnement forestier, les fluctuations saisonnières de l'état nutritionnel des individus vont de pair avec les poussées épidémiques de maladies infectieuses telles que la rougeole, la coqueluche et les diarrhées. Dans le présent ouvrage, Jenike *et al.* (chapitre 37) présentent, dans la région de l'Ituri, au Zaïre, la relation étroite qui lie les variations saisonnières des disponibilités alimentaires et la fonction ovarienne.

Aspects épidémiologiques. Weisenfeld (1967) a discuté la relation qui existe entre les systèmes agricoles, le paludisme et l'anémie falciforme. Le fait que les Pygmées soient de deux à trois fois moins atteints par la sicklémie que leurs voisins agriculteurs peut signifier qu'ils aient été moins exposés au paludisme depuis le Néolithique, lorsque la déforestation a créé des conditions favorables au développement des anophèles sur les sites consacrés à l'agriculture. Les études épidémiologiques comme celles entreprises au Cameroun (Froment *et al.*, 1996, chapitre 33 dans cet ouvrage), montrent que l'alimentation, en milieu forestier, est riche et variée tant que la pression démographique n'est pas excessive. Les Pygmées ont ainsi les apports protéiques les plus élevés au monde, mais ceci ne les empêche pas d'avoir une des plus faibles espérances de vie. Le milieu chaud et humide est en effet propice à la transmission de nombreux éléments pathogènes, notamment des diarrhées infectieuses et des parasites intestinaux, de sorte que la malnutrition n'y est pas moins fréquente qu'en savane, où la disponibilité alimentaire est plus précaire mais l'environnement physique plus sain.

Les mêmes effets désavantageux pour la santé et liés à l'environnement chaud et humide forestier sont observés au Congo (Goma *et al.*, 1996, cha-

pitre 36 du présent ouvrage), ainsi qu'en Nouvelle Guinée. Une hypothèse attrayante a été formulée par Stanhope (1970) à propos de cette région : « Il doit exister une processus de lente expansion démographique dans les zones montagneuses de Nouvelle Guinée, et qui déborde sur les zones de plaine... Il se peut que le modèle montagnard ait consisté, avant le contact, en un centre en constante expansion démographique débordant sur une périphérie en constant renouvellement provoqué par une mortalité élevée ». La différence entre les taux de mortalité des deux régions dépend largement de la répartition différentielle de la pathologie, en particulier de la prévalence élevée du paludisme et des maladies infectieuses dans les zones de plaines. Ce modèle, pour être complet doit également prendre en compte les différences entre les stratégies alimentaires des populations des deux régions. Les montagnards consomment essentiellement de la patate douce, alors que les habitants des plaines dépendent de produits de l'horticulture tels que taro, ignames, bananes et farine de sagou, dont le rendement de production est moins bon.

Des investigations plus systématiques sur les rôles respectifs de la pathologie et de la nutrition sur la survie à long terme en forêt sont donc nécessaires (Ohtsuka et Suzuki, 1990), en particulier pour l'élaboration des programmes de nutrition.

Références

Ategbo E.D., van Raaij, J.M., de Koning F.L. et Hautvast J.G. (1995). Resting metabolic rate and work efficiency of rural Beninese women : a 2-years longitudinal study. *American Journal of Clinical Nutrition*, **61**, 466-472

Beckerman, S. (1996). Stratégies de subsistance en Amazonie : les principaux modèles et leur variabilité. *Chapitre 40 du présent ouvrage*, pp. 655–670

Brookfield, H.C. et Hart, D. (1971). *Melanesia : A Geographical Interpretation of an Island World* (London : Methuen)

Coursey, D. G. et Alexander, J. (1968). African agricultural patterns and the sickle cell. *Science*, **160**, 1474-1475

Della Bianca, P., Jéquier, E. et Schutz, I. (1994). Lack of metabolic and behavioral adaptations in rural Gambian men with low body mass index. *American Journal of Clinical Nutrition*, 60, pp. 37-42

Dufour, D.L. et Wilson, W.M. (1996). La douceur de l'amertume : une ré-évaluation des choix du manioc amer par les Indiens Tukano d'Amazonie. *Chapitre 55 du présent ouvrage*, pp. 875–896

Dugdale, A.E. et Payne, P.R. (1987). A model of seasonal changes in energy balance. *Ecology of Food and Nutrition*, **19**, 231-245

FAO/WHO (1973). *Energy and protein requirements*. FAO Nutrition meetings Report Series No **52** (Rome : FAO)

FAO/WHO/UNU (1985). *Energy and protein requirements*. WHO technical reports series No 724 (Rome : FAO)

FAO (1989). *Utilization of Tropical foods: roots and tubers*. FAO Food and Nutrition paper 47/2 (Rome: FAO)

Ferro-Luzzi, A. (1990). Social and public health issues in adaptation to low energy intakes. *American Journal of Clinical Nutrition*, 51, 309-315

Frisancho, A.R., Sanchez, J, Pallardel, D. et Yanez, L. (1974). Adaptive significance of small body size under poor socio-economic conditions in southern Peru. *American Journal of Physical Anthropology*, 39, 255-262

Froment A. (1986). Aspects nutritionnels de l'anthropologie. In Ferembach, D., Susanne, C. et Chamla, M.C. (eds) *L'homme, son évolution, sa diversité. Manuel d'anthropologie physique*, pp. 347-357 (Paris: Doin)

Froment, A., Koppert, G.J.A. et Loung, J-F. (1996). Bien manger, vivre bien: état nutritionnel et santé des populations forestières du Cameroun. *Chapitre 33 du présent ouvrage*, pp. 559–568

Garine, I. de (1978). Population, production and culture in the plains societies of northern Cameroon and Chad: the anthropologist in development projects. *Current Anthropology*, 19, 42-57

Garine, I. de (1991). Ecological success in perspective. *Journal of Human Ecology*, Special Issue 1, 57-74

Gorsky, R.D. et Calloway, D.H. (1983). Activity pattern changes with decrease in energy intake. *Human Biology*, 55, 577-586

Greene L.S. (1977). *Malnutrition, Behavior, and Social Organisation* (New York: Academic Press)

Grenand, F. (1996). Le manioc amer dans les basses terres d'Amérique tropicale: du mythe à la commercialisation. *Chapitre 43 du présent ouvrage*, pp. 699–716

Hass, J.D. et Harrison, G.G. (1977). Nutritional anthropology and biological adaptation. *Annual Reviews of Anthropology*, 6, 69-101

Holmes, R. (1996). Anthropométrie nutritionnelle des Amérindiens: aspects biologiques et sociaux du déficit statural. *Chapitre 32 du présent ouvrage*, pp. 549–557

Hugh-Jones, C. et Hugh-Jones, S. (1996). La conservation du manioc chez les Indiens Tukano: technique et symbolique. *Chapitre 56 du présent ouvrage*, pp. 897–902

Jackson, F.L.C. (1996). Les conséquences bioculturelles de la consommation du manioc (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l'homme. *Chapitre 30 du présent ouvrage*, pp. 511–536

Jenike, M.R. Bailey, R.C., Ellison, P.T., Bentley, G.R., Harrigan, A.M. et Peacock, N.R. (1996). Variation saisonnière de la production alimentaire, statut nutritionnel, fonction ovarienne et fécondité en Afrique centrale. *Chapitre 37 du présent ouvrage*, pp. 605–623

Jenkins, C. et Milton, K. (1996). Ressources alimentaires et mode de vie des Hagahai de Papouasie-Nouvelle-Guinée. *Chapitre 27 du présent ouvrage*, pp. 463–476

Katz, S.H. (1982). Food, behavior and biocultural evolution. In Barker, L.M. (Ed.) *The Psychobiology of Human Food Selection*, pp. 171-189 (Westport, Connecticut: Avi)

Katz, S.H., Hediger, M.L. et Valleroy, L.A. (1974). Traditional maize processing techniques in the new world. *Science*, 184, 765-773

Keys, A., Brozek, J., Henschel, A. Mickelson, O. et Taylor, H.L.(1950). *The Biology of Human Starvation*. Minneapolis, University of Minnesota Press

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Kurpad, A.V., Kulkarni, R.N. et Shetty, P.S. (1989). Reduced thermoregulatory thermogenesis in undernutrition. *European Journal of Clinical Nutrition*, 43, 27-33

Maloiy, G.M.O, Heglund, N.C., Prager, L.M., Cavagna, G.A. et Taylor, C.R. (1986). Energetic cost of carrying loads : have African women discovered an economic way ? *Nature*, 319, 668-669

McKey, D. et Beckerman, S. (1996). Écologie et évolution des substances secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. *Chapitre 9 du présent ouvrage*, pp. 165–202

Martorell R. (1989). Body size, adaptation and fonction. *Human Organization*, 48, 15-20.

Mead, M. et Guthe, C.E. (1945). *Manual for the Study of Food Habits*. Bulletin of the National Research Council, No 111 (Washington, D.C. : National Academy of Sciences)

Messer, E. (1984). Anthroplogical perspectives on diet. *Annual Review of Anthropology*, 13, 205-249

Minghelli, G., Schutz, Y., Charbonnier, A., Whitehead, R. et Jéquier, E. (1990). Twenty-four-hour energy expenditure and basal metabolic rate measured in a whole-body indirect calorimeter in Gambian men. *American Journal of Clinical Nutrition*, 51, 563-570

Miracle, M.P. (1961). « Seasonal hunger », a vague concept and an unexplored problem. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire*, 23 B, 273-283

Newman M.T. (1975). Nutritional adaptation in Man. In Damon A. (ed.) *Physiological Anthropology*, pp. 210-259 (Oxford : Oxford University Press)

Ohtsuka, R. (1983). *Oriomo Papuans : Sago-Eaters in Lowland Papua* (Tokyo : University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R. (1996). Changements alimentaires et nutritionnels chez les Gidra des plaines de Papouasie-Nouvelle-Guinée. *Chapitre 25 du présent ouvrage*, pp. 437–452

Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (1990). *Population Ecology of Human Survival* (Tokyo : University of Tokyo Press)

Pagezy H. (1982). Seasonal hunger as experienced by the Oto and Twa of a Ntomba village in the equatorial forest (Lake Tumba, Zaire). *Ecology of Food and Nutrition*, 12, 139-153

Pagezy, H. (1983). Attitude of Ntomba society towards the primiparous woman and its biological effects. *Journal of Biosocial Science*, 15, 421-431

Pagezy, H. (1990) Seasonal variation in food supply in the Lake Tumba region of Zaire. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Food and Nutrition in the African Rain Forest*, pp. 37-42 (Paris: UNESCO/CNRS)

Pagezy, H. (1996). Importance des ressources naturelles dans l'alimentation du jeune enfant en forêt tropicale inondée (Zaïre). *Chapitre 34 du présent ouvrage*, pp. 569–588

Pagezy, H. et Hauspie, R. (1986). Surveillance nutritionelle en Afrique et recherche en anthropologie d'alimentation: exploitation d'un corpus de pesées de nourrissons Zairois. In Lemonnier, D. et Ingebleek, Y. (eds) *Les malnutritions dans les pays du Tiers-Monde*, pp. 75-82. Colloque INSERM, **136** (Paris: INSERM)

Pasquet, P. et Koppert, G.J.A. (1996). Budget-temps et dépense énergétique chez les essarteurs forestiers du Cameroun. *Chapitre 29 du présent ouvrage*, pp. 497–510

Prinz, A. (1996). Sel de cendre, manioc et goitre: changement de régime alimentaire et développement du goitre endémique chez les Azandé d'Afrique centrale. *Chapitre 31 du présent ouvrage*, pp. 537–548

Seckler D. (1982). «Small but Healthy»: A basic hypothesis in the theory, measurement, and policy of malnutrition. In Sukhatme P.V. (ed.) *Newer concepts in nutrition and their implications for policy* , pp. 127-137. Prune (Inde), Maharashtra Association for the Cultivation of Science Research Institute

Shetty, P.S. (1984). Adaptive changes in basal metabolic rate and lean body mass in chronic undernutrition. *Human Nutrition: Clinical Nutrition*, **38 C**, 443-451

Spencer, J.E. (1963). The migration of rice from mainland Southeast Asia to Indonesia. In Barrau, J. (ed.) *Plants and the Migration of Pacific Peoples*, pp. 83-89 (Honolulu: Bishop Museum Press)

Speth J. D. (1987). Les stratégies alimentaires des chasseurs-cueilleurs. *La Recherche*, **190**, 894-903

Stanhope, J.M. (1970). Patterns of fertility and mortality in rural New Guinea. *New Guinea Research Bulletin*, **34**, 24-41

Stini, W.A. (1975). Adaptive strategies of human populations under nutritional stress. In Watts, E.S., Johnston, F.E. et Lasker, G.W. (eds) *Biosocial interrelations in population adaptation*, pp. 19-41 (The Hague: Mouton)

Townsend, P.K. (1971). New Guinea sago gatherers: a study of demography in relation to subsistence. *Ecology of Food and Nutrition*, **1**, 19-24

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1996). Le coût énergétique de la fabrication du sagou en Papouasie-Nouvelle-Guinée: le travail en vaut-il la peine? *Chapitre 26 du présent ouvrage*, pp. 453–462

Viteri F.E. et Torun, B. (1981). Nutrition, physical activity and growth. In Ritzen, M. (ed.) *Biology of normal human growth*, pp. 253-264 (New York: Raven Press)

Waterlow, J.C. (1986). Metabolic adaptation to low intakes of energy and protein. *Annual Review of Nutrition*, **6**, 495-526

Wiesenfeld, S.L. (1967). Sickle cell trait in human biological and cultural evolution. *Science*, **157**, 1134-1140

TRANSFORMATION DU SYSTÈME ALIMENTAIRE DES GIDRA,
cultivateurs et chasseurs des forêts de basse altitude de Papouasie-Nouvelle-Guinée

Ryutaro OHTSUKA

Introduction

Le mode de vie de la plupart des communautés rurales des pays en développement connaît, sous l'influence de la modernisation, un changement accéléré. L'un des moyens d'analyser valablement leur état nutritionnel consiste à multiplier les enquêtes sur une même population en comparant ceux de ses sous-groupes qui vivent dans des milieux naturels et socioculturels différents. La présente étude, basée sur une enquête d'écologie humaine à long terme réalisée dans les communautés villageoises Gidra de Papouasie Nouvelle-Guinée, vise d'une part, à apporter un éclairage sur le changement et la diversification des habitudes alimentaires et nutritionnelles des populations Gidra, et d'autre part, à évaluer les problèmes liés à la vie actuelle et future des peuples des pays en développement des régions tropicales.

Les Gidra et leur habitat

Les Gidra, dont l'effectif était inférieur à 2 000 habitants, répartis dans 13 villages dans les années 1980, résident dans la partie orientale de la plaine d'un delta dénommée Plateau Oriomo, entre la rivière Fly au nord, et le détroit de Torrès au sud (*cf.* carte 25.1). Le territoire des Gidra couvre une superficie estimée à environ 4 000 km^2, soit une densité de population inférieure à 0,5 habitants/km^2. Cette faible densité, que l'on rencontre plus souvent parmi les communautés de chasseurs-cueilleurs que dans les communautés horticoles des tropiques, confirme le fait que les Gidra ont toujours en grande partie tiré leur subsistance du palmier sagou (genre

Metroxylon), qui pousse à l'état naturel ou avec un minimum d'entretien (Ulijaszek et Poraituk, 1996, chapitre 26 du présent ouvrage), comme aliment d'origine végétale, et de la faune sauvage comme nourriture d'origine animale.

Les 13 villages Gidra diffèrent d'un site à l'autre. Un seul village est situé sur la côte ; ses habitants ont migré des rives du fleuve Oriomo, à environ 10 km en amont, il y a un demi-siècle. Quatre villages sont situés sur les rives des fleuves Oriomo ou Binaturi, qui coulent en direction du sud vers le détroit de Torrès. Six villages sont situés dans l'intérieur des terres, à distance d'un fleuve. Les deux derniers, dans la partie la plus septentrionale de la région, sont situés près de la rivière Bituri qui coule vers le nord pour se déverser dans la Fly. Ainsi, on peut classer les 13 villages en groupes : côtier, riverain, intérieur et septentrional. La situation du village détermine en grande partie d'une part, les habitudes alimentaires de ses habitants et d'autre part, son degré d'acculturation (Ohtsuka, 1996).

Le centre d'influence de la modernisation sur les populations Gidra a été Daru, la capitale de la province occidentale, qui comptait environ 7 000 à 8 000 habitants dans les années 1980 ; cette influence a commencé à se manifester dans les années 1950 dans les villages côtiers et riverains et dans les années 1970 dans les villages de l'intérieur et du nord. En raison de la distance le séparant de Daru où des facilités de communication vers cette ville, c'est le village côtier qui a été le plus influencé, suivi par les villages riverains et enfin par les villages de l'intérieur et du nord. L'un des effets patents de la modernisation de la vie quotidienne s'explique par les voyages qui s'effectuent à Daru, en canot depuis les villages côtiers, et en pirogues à moteur dans lesquelles les gens embarquent après une longue marche à pied, depuis les villages du nord et de l'intérieur. La raison principale de ces déplacements est la vente des produits locaux (produits maraîchers, farine de sagou, noix de coco, etc.) au marché de Daru, et l'achat de produits importés (riz, farine de blé, conserves de poisson, etc.) dans les boutiques.

Études sur le terrain et collecte des données

Les études longitudinales des populations Gidra ont été réalisées en quatre fois, en 1971-72, en 1980, en 1981 et en 1989. Dans l'étude de 1971-72, l'auteur a examiné les mécanismes de l'adaptation de leur existence à Wonie, l'un des villages de l'intérieur (Ohtsuka, 1983). En 1980, l'auteur assisté d'un collègue, a collecté les données généalogiques concernant l'ensemble des 13 villages ; ces données ont fourni des informations sur la dynamique de ces populations, pour comprendre comment ils se sont adaptés à leur milieu et ont survécu dans le passé. En 1981, cinq chercheurs, dont l'auteur, ont con-

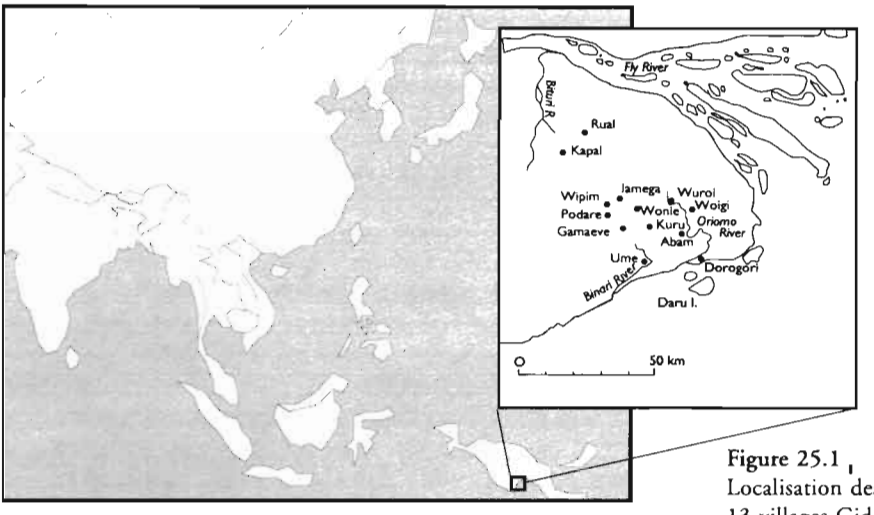


Figure 25.1 Localisation des 13 villages Gidra étudiés.

duit des études biomédicales dans les 13 villages et ont mené des enquêtes intensives sur l'alimentation et l'état nutritionnel dans quatre autres villages : Rual au nord, Wonie à l'intérieur, Uure, riverain, et Dorogori sur la côte (Ohtsuka et Suzuki, 1990) ; par la suite, ces quatre villages ont été dénommés septentrional, intérieur, riverain et côtier. L'objectif principal de l'enquête de 1989 était de collecter les échantillons sanguins ; par la même occasion, l'auteur a réétudié les activités de subsistance et la consommation alimentaire de la population du village de l'intérieur.

Les données sur la consommation alimentaire, base de la présente étude, ont été collectées trois fois : en 1971, 1981 et 1989 dans le village de l'intérieur, et une fois, en 1981 dans les villages septentrional, riverain et côtier. Chaque enquête a relevé les quantités d'aliments consommés par les membres de six à huit familles pendant 14 jours consécutifs (pendant 12 jours consécutifs pour le village de l'intérieur en 1971), selon deux méthodes différentes. Dans l'une, tous les aliments étaient pesés juste avant leur cuisson ou leur consommation. Dans l'autre, tous les aliments stockés dans la maison étaient pesés deux fois, d'abord à l'aube du premier jour de l'enquête puis au soir du dernier jour ; en outre, tous les flux alimentaires en provenance et à destination de la maison observés pendant l'enquête ont été pesés.

Pour déterminer la composition et la valeur nutritionnelle des aliments consommés par les Gidra, 78 échantillons ont été collectés pour analyse dans un laboratoire japonais (Ohtsuka *et al.*, 1984). Environ 90 % des calories consommées pendant les enquêtes, provenait d'aliments dont la composition

Figure 25.2
Des femmes Gidra tapent un sagoutier abattu pour en extraire la moelle (photo R. Ohtsuka).

a été déterminée dans le cadre de notre étude. Pour les autres aliments, nous avons utilisé des valeurs tirées de 8 tables de composition alimentaires (Bailey, 1968 ; Murai *et al.*, 1958 ; FAO/USDHEW, 1972 ; Cresta *et al.*, 1976 ; McCance et Widdowson, 1960 ; Ressources Council (Japon), 1982 ; Hodges *et al.*, 1950 ; Gormican, 1970). Toutefois, seuls les apports énergétique et protéique seront discutés ici.

Pour comparer la consommation de nutriments entre les villages, et pendant différentes périodes dans un même village, les quantités consommées quotidiennes ont été rapportées à celles d'un adulte masculin, conformément aux procédures établies (Reh, 1962 ; Ohtsuka *et al.*, 1985).

Le cadre de l'analyse

Les exigences alimentaires des Gidra reposent sur : (1) l'approvisionnement régulier en aliments, notamment en denrées végétales de base, et (2) la fourniture en quantité importante de viande locale, et d'aliments d'origine végétale et animales achetés en fonction de leur goût. Leurs besoins sont limités par trois facteurs régulateurs : (1) la disponibilité alimentaire locale, (2) les techniques d'acquisition, y compris l'utilisation de nouveaux outils tels que les fusils de chasse et les filets de pêche ainsi que l'acceptation et l'utilisation de nouvelles variétés de cultures maraîchères, et (3) le pouvoir d'achat. Les deux premiers facteurs déterminent en grande partie les types et quantités d'aliments locaux obtenus et donc consommés. Le troisième, qui est condi-

Tableau 25.1 , Apport en protéines (en g) pour 1 000 kcal d'énergie des denrées végétales de base.

	Nombre d'échantillons	Protéines (en g) par 1 000 kcal d'énergie
Farine de sagou	2	1,4 – 2,2
Tubercules	6	14,6 ± 1,4
Bananes	9	8,8 ± 1,7
Noix de coco (fruit sec)	2	10,3 – 10,7
Riz	1	16,3
Farine de blé	1	30,1

tionné par la facilité d'accès à Daru, est directement lié à la quantité d'aliments importés consommés. Il convient de relever à ce propos que le riz et la farine de blé, aliments importés les plus consommés, contiennent plus de protéines par unité calorique que les aliments locaux d'origine végétale, notamment l'amidon tiré du sagou (tableau 25.1).

Compte tenu de ces notions, la présente étude traite d'abord des différences entre villages en matière de consommation d'aliments et de nutriments en 1981 en fonction de leur disponibilité et de l'influence de la modernisation. Elle considère ensuite la stabilité des habitudes de consommation des habitants des villages de l'intérieur durant les trois périodes considérées. En troisième lieu et sur la base des données et informations diverses collectées sur le terrain, cette étude évalue la consommation d'aliments et de nutriments des Gidra dans le système traditionnel, considéré comme le point de départ du changement à long terme. Enfin, on évoquera les problèmes alimentaires et nutritionnels actuels et futurs des Gidra.

Résultats :

La consommation en énergie et en protéines dans 4 villages en 1981

Comme le montre le tableau 25.2, la consommation d'énergie *per capita* dans les 4 villages va de 2 980 à 3 553 kcal. Selon les standards FAO/OMS (1973), les besoins énergétiques d'un homme Gidra adulte (qui pèse en moyenne 56 kg) sont de 2 560 kcal pour un individu modérément actif; il faut environ 500 kcal de plus pour un individu très actif. Si l'apport énergétique des villageois riverains est légèrement inférieur aux besoins d'un individu très actif, celle des autres villages est supérieure à ces besoins. Les apports élevés des villageois du nord et de l'intérieur s'accordent à leur forte dépense énergétique. Notre estimation (faite en 1986) basée sur l'enregistrement de la fré-

Tableau 25.2 Consommation d'énergie (kcal) et de protéines (g) par jour et par adulte masculin dans quatre villages Gidra, à partir de huit catégories d'aliments.

	Aliments d'origine végétale					Aliments d'origine animale			Total
	Sauvage	Sagou	Produits du jardin	Noix de coco	Acheté	Terrestre	Aquatique	Acheté	
Energie									
Nord	27	1 912	975	101	205	82	45	0	3 553
Intérieur	2	1 551	1 591	10	216	179	0	0	3 550
Riverain	27	588	1 237	417	537	26	95	2	2 980
Côte	2	209	1 216	194	1 326	27	118	130	3 221
Protéines									
Nord	9,3	3,4	11,6	0,9	4,6	16,8	7,5	0,2	54,3
Intérieur	a	2,8	22,6	0,1	6,2	36,2	0	0	68,0
Riverain	1,4	1,0	16,6	4,1	12,9	16,4	15,1	0,1	67,6
Côte	a	4	16,5	2,4	22,4	4,0	21,3	6,4	73,3

a = Quantité negligeable

quence cardiaque sur 24 h a révélé que le coût énergétique de la fabrication du sagou était de 104 cal/kg/min pour les hommes et 93 cal/kg/min pour les femmes, et celle de la chasse, de 96 cal/kg/min pour les hommes (Inaoka, 1990a). Les différences observées entre les villages s'expliquent par la plus grande durée que les villageois du nord et de l'intérieur consacrent à ces activités par rapport à ceux des villages riverains et côtiers, et par l'importance du portage de lourdes charges, qui est l'apanage des villageois du premier groupe.

Les aliments énergétiques diffèrent sensiblement entre les villages. Si nous en considérons les trois principales sources, à savoir le féculent de sagou, les cultures maraîchères et les aliments d'origine végétale achetés, on peut faire trois observations. D'abord, la consommation de produits végétaux locaux est relativement équivalente dans tous les villages. Ensuite, on mange davantage de sagou dans le nord et dans l'intérieur, surtout parce que ce palmier ne pousse pas bien en milieu salin (Nishikawa *et al.*, 1979). Enfin, les villageois côtiers et riverains consomment davantage d'aliments achetés.

L'argent destiné à l'achat des aliments provient surtout de la vente de produits locaux au marché de Daru, lesquels diffèrent d'un village à l'autre non seulement par leur quantité mais aussi par leur nature. En gros, les villageois côtiers et riverains transportent davantage de produits maraîchers et de noix de coco au marché que de sagou, alors que ceux du nord et de l'intérieur vendent surtout de la farine de sagou, dont la faible teneur en humidité facilite le transport à longue distance, et rapporte davantage.

Par rapport à la consommation d'énergie, la consommation de protéines entre les villages est plus variable. La proportion d'animaux terrestres et aqua-

Tableau 25.3 Consommation d'énergie (kcal) d'origine végétale par jour et par adulte masculin dans le village de l'intérieur à trois époques.

	1971	1981	1989
Plantes sauvages	117	2	22
Sagou	1 827	1 551	1 479
Cultures du jardin			
Taro	439	556	0
Igname	16	352	772
Banane	314	76	293
Patate douce	11	364	43
Autres	138	243	214
Noix de coco	317	10	322
Produits achetés	0	216	215
TOTAL	3 179	3 371	3 360
(Total pour les aliments d'origines végétale et animale)	(3 323)	(3 550)	(3 642)

tiques reflète le milieu ambiant. La forte quantité d'animaux terrestres dans le village de l'intérieur s'explique par un environnement dominé par la savane, dans laquelle abondent les wallabys (*Wallabia agilis*) et certaines autres espèces. La consommation de protéines provenant d'aliments achetés contribue au meilleur niveau protéique observé dans le village côtier, alors que les végétaux achetés y contribuent à un degré moindre dans le village de bord de rivière.

En considérant la notion de consommation nette de protéines (CNP), la quantité de protéines brutes (montrée au tableau 25.2) doit être réduite à 80–85 % pour le calcul de la consommation nette chez les Gidra (Ohtsuka *et al.*, 1985 ; Norgan *et al.*, 1974). Selon la référence FAO/OMS (1973), 32 g nets de protéines consommées constituent un taux suffisant pour la corpulence d'un homme Gidra : l'équivalent de ce taux en termes de protéines brutes est de 38 à 40 g. Malgré tout, la consommation de protéines reste supérieure à ce seuil dans tous les villages.

L'évolution des sources de calories dans le village de l'intérieur

La consommation énergétique des villageois de l'intérieur a légèrement augmenté, passant de 3 323 kcal en 1971 à 3 550 kcal en 1981, puis à 3 642 kcal en 1989. Le changement le plus frappant est relatif aux proportions observées. Le tableau 25.3 décrit la répartition de l'énergie fournie par les aliments d'origine végétale qui contribuent pour plus de 90 % à la consommation totale. Par rapport aux quantités relativement stables fournies par le sagou, l'apport des cultures maraîchères et des noix de coco change avec le temps.

Figure 25.3
Une femme Gidra lave la moelle de sagou (photo R. Ohtsuka).

Le taro a été longtemps le produit le plus consommé dans ce village, mais en 1989 il avait complètement disparu, à la suite d'une maladie due au *Phytophthora colocasiae*, qui s'était répandu en Papouasie-Nouvelle Guinée (Purseglove, 1972; Bourke, 1982) et est apparu dans le territoire Gidra au milieu des années 1980. La faible consommation de bananes en 1981 est la conséquence des dégâts considérables causés aux récoltes par les oiseaux qui picorent le fruit vert; ce type de dégât survient à peu près tous les dix ans, à des degrés divers. De même, autour de 1981, la consommation de noix de coco a été négligeable à cause des rats (*Uromys caudimaculatus*) qui les ont consommées en presque totalité, pendant plusieurs années.

La consommation accrue de patates douces en 1981 est due à l'introduction de variétés à rendement élevé l'année précédente, par l'entremise du Ministère de l'Agriculture. Mais les techniques culturales des villageois ont été incapables d'en maintenir la productivité les années suivantes. Ces faits illustrent le niveau de productivité irrégulier à long terme des cultures maraîchères et des noix de coco.

Les changements à long terme de la consommation de protéines

Comme on l'a vu, la consommation de protéines dans les quatre villages en 1981 était supérieure aux recommandations FAO/OMS. Toutefois, la consommation journalière a augmenté sensiblement dans le village de l'intérieur, passant de 48,3 g en 1971 à 68,0 g en 1981 puis à 88,8 g en 1989 (tableau

Tableau 25.4 Consommation de protéines (g) par jour et par adulte masculin à trois époques, comparée avec la quantité estimée au temps jadis.

	Estimé	*Observé*		
	Traditionnel	1971	1981	1989
Nord	42,7	a	54,3	a
Intérieur	46,6	48,3	68,0	88,8
Riverain	44,1	a	67,6	a
Côte	48,6	a	73,3	a

a : données non disponibles

25.4). Les principales causes en sont l'accroissement, entre 1971 et 1981, de la consommation d'aliments végétaux achetés, de produits maraîchers (surtout les patates douces, comme indiqué plus haut) et d'animaux terrestres, et entre 1981 et 1989 à nouveau d'animaux terrestres. Le niveau croissant de consommation de protéines des habitants du village de l'intérieur suggère que la consommation traditionnelle de protéines était faible chez les Gidra.

En 1971, les villageois de l'intérieur n'achetaient pas de nourriture, de sorte que la consommation de protéines devait être proche de celle du régime traditionnel, avant que ne se manifeste toute modernisation, bien que l'emploi de fusils en 1971, quoique peu fréquent, ait déjà accru l'efficacité de la chasse. L'étude réalisée par l'auteur dans ce village en 1971/72 et en 1981 révèle que cette efficacité (en termes de poids du gibier tué par unité de temps de chasse) est de 2,7 fois supérieure à celle de la chasse à l'arc (Ohtsuka, 1989). Environ 13 % de la totalité du gibier consommé en 1971 dans ce village ayant été abattu au fusil, la consommation de protéines provenant du gibier à l'époque précoloniale est théoriquement évaluée à 95 % de la consommation totale de 1971. Sur cette base, mais avec moins de précision, le gibier abattu dans les autres villages à l'époque traditionnelle est évalué par rapport aux quantités consommées lors de l'enquête de 1981.

On admettra aussi que le rendement de la pêche, pour laquelle on utilisait les filets et autres outils et techniques dans tous les villages en 1981, était deux fois supérieur à celui de l'ère traditionnelle. En outre, on estime que les aliments végétaux achetés en 1981 se sont substitués, en termes de consommation d'énergie, au sagou traditionnel dans les villages du nord et de l'intérieur, et au sagou et aux légumes dans la zone côtière, dans les proportions de l'énergie fournie par ces deux produits en 1981 ; autrement dit, les protéines que contiennent les aliments végétaux achetés se substituent à celles du sagou et des produits maraîchers, dont la consommation est équivalente à celle des aliments achetés en termes de source d'énergie. Enfin, la consommation de protéines animales achetées en 1981 dans les villages riverain et côtier est exclue du calcul.

Tableau 25.5
Taux de reproduction intergénérations net (TRIN)
et taux d'accroissement démographique annuel correspondant,
pendant la période peu acculturée (les données sur les mères sont incluses
dans les villages où elles ont donné naissance à la plupart de leurs enfants ;
le taux d'accroissement annuel r se calcule comme suit :
e^{rn}=TRIN où n est l'âge moyen de procréation, soit 22,5 ans ici).

	Nombre de mères	Nombre de filles qui survivent jusqu'au mariage	TRIN	Taux d'acroissement annuel (%)
Nord	85	83	0,976	–0,11
Intérieur	319	354	1,110	0,46
Riverain/Côte	233	231	0,991	–0,04
TOTAL	637	668	1,049	0,21

Le tableau 25.4 montre l'estimation de la consommation de protéines dans le régime traditionnel d'autrefois. Les chiffres sont encore, dans les quatre villages, légèrement supérieurs aux recommandations FAO/OMS, bien qu'il soit possible qu'une marge de sécurité si faible rende les populations vulnérables au paludisme et aux autres maladies qui prévalent dans la région. Cela semble s'accorder au faible taux d'accroissement démographique des Gidra pendant l'ère traditionnelle, tel que le révèlent leurs données généalogiques (Ohtsuka, 1986), ce taux d'accroissement étant considéré ici comme étant un indicateur de l'état général d'adaptation.

Comme le montre le tableau 25.5, le taux d'accroissement annuel de tous les villages Gidra avant le contact, est estimé à 0,21 %, sur la base du taux de reproduction intergénérations net (dans la présente étude, sont considérés non seulement les quatre villages représentatifs, mais l'ensemble des 13 villages). De plus, en raison du haut niveau d'endémicité palustre dans les villages du nord et sur la côte et la rivière (Nakazawa *et al.*,1994), les taux d'accroissement calculés uniquement chez les mères vivant dans ces villages étaient inférieurs à zéro.

Quelles qu'en soient les raisons, les rapports entre les Gidra et leur milieu à l'époque traditionnelle étaient équilibrés, si l'on en juge par la stabilité démographique. Ce taux a augmenté, atteignant environ 2 % depuis le début de l'ère de modernisation des années 1970, selon une évaluation de l'auteur (Ohtsuka, 1990). Il est raisonnable d'attribuer en grande partie cette expansion démographique à l'amélioration de l'état nutritionnel, révélé par le niveau de consommation de protéines.

Tableau 25.6 Moyennes de taille, poids corporel, indice de corpulence (IMC ou BMI) et tension artérielle systolique (TAS) et diastolique (DAS) des adultes en 1981 et 1989, par sexe et par village (femmes enceintes exclues; la taille de l'échantillon de chaque groupe varie de 21 à 47).

	Taille (cm)		Poids (kg)		BMI (kg/m²)		TAS (mm Hg)		DAS (mm Hg)	
	81	89	81	89	81	89	81	89	81	89
Hommes										
Nord	165	169	54	60	19,8	21,1	123	121	70	77
Intérieur	165	165	57	60	20,7	21,8	118	117	68	77
Riverain	167	168	60	64	21,4	22,4	129	132	73	85
Côte	166	167	61	62	21,8	22,3	122	115	66	83
Femmes										
Nord	156	157	47	54	19,3	21,7	122	136	73	84
Intérieur	155	156	45	50	18,5	20,5	119	121	68	83
Riverain	155	155	47	51	19,5	21,0	133	132	75	85
Côte	157	158	55	57	22,6	22,8	125	128	64	85

Les problèmes d'écologie nutritionnelle actuels et à venir

Deux points essentiels sont à considérer dans toute discussion portant sur l'alimentation et la nutrition des Gidra, aujourd'hui et demain : (1) au niveau individuel, la santé des populations, et (2) au niveau du groupe, la survie dans l'écosystème en termes de production et de consommation alimentaire.

Le changement de l'état nutritionnel des Gidra joue sur leurs paramètres biologiques ; deux de ceux-ci, la corpulence et la tension artérielle, ont été mesurés dans les quatre villages en 1981 et 1989 (tableau 25.6). Durant cette période, leur poids a augmenté et donc, leur indice de corpulence (BMI ou IMC, en kg/m²) aussi. L'ampleur du changement est plus prononcée chez les villageois du nord et de l'intérieur.

Le tableau 25.6 montre aussi les valeurs moyennes de la pression artérielle systolique et diastolique par sexe et par village. Excepté pour les femmes du village septentrional, la systolique n'a pas beaucoup changé, mais la diastolique a fortement augmenté dans tous les groupes. Cependant, ce phénomène est peut-être dû à notre méthode de mesure, car les appareils utilisés étaient de nature différente. C'est pourquoi l'analyse suivante ne porte que sur les valeurs de la systolique.

Dans la présente analyse, le critère d'obésité est fixé à un seuil de BMI de 24, celui de l'hypertension à une tension artérielle systolique de 160 mm Hg et celui de la tension artérielle limite à 140 mm Hg. Les chiffres pour chaque groupe figurent au tableau 25.7. La proportion d'obèses a augmenté dans tous les groupes excepté chez les femmes du village côtier. En comparant les villages, on voit que le pourcentage d'obèses est plus faible dans les

Tableau 25.7 | Pourcentages d'adultes obèses ou hypertendus en 1981 et 1989, par sexe et par village (le seuil d'obésité est fixé à un BMI de 24, l'hypertension à une systolique de 160 mm Hg ou plus, et l'hypertension-limite à une systolique entre 140 et 160 mm Hg).

	Obèses		Hypertendus		Hypertension limite	
	1981	1989	1981	1989	1981	1989
Hommes						
Nord	0	4,5	0	0	10,5	13,6
Intérieur	0	9,5	0	0	9,1	9,5
Riverain	13,2	26,4	2,6	5,7	23,7	26,4
Côte	12,5	17,6	4,2	0	12,5	5,9
TOTAL	7,8	17,7	1,9	2,7	15,5	17,7
Femmes						
Nord	4,8	8,6	0	8,1	9,5	37,8
Intérieur	0	11,1	0	0	8,7	3,7
Riverain	9,1	13,3	9,1	6,4	29,5	31,9
Côte	32,1	32,0	0	3,8	17,9	19,2
TOTAL	12,1	15,5	3,4	5,1	19,0	25,5

villages du nord et de l'intérieur que dans les villages riverain et côtier, notamment en 1981, probablement parce que les habitudes alimentaires se sont modernisées plus tôt dans les villages riverain et côtier, et que cette modernisation a progressé plus vite dans les villages du nord et de l'intérieur.

La proportion d'hypertendus et de sujets-limite pris ensemble, a globalement augmenté, mais cette tendance varie selon les groupes. Les Gidra n'ont pas de source traditionnelle d'approvisionnement en sel, et leur apport de sel était inférieur à 5 g par jour en 1986, même dans le village côtier le plus acculturé (Inaoka, 1990b). La consommation de sel étant un facteur important dans la survenue de l'hypertension avec l'âge (Dahl, 1972 ; Freis, 1976), dans une communauté qui consomme si peu de sel, la cause la plus probable de l'hypertension est l'obésité, elle-même liée à la consommation en énergie et en nutriments d'une part, et à la dépense énergétique de l'autre.

Pour résumer les observations sur le physique et la tension artérielle des Gidra, on peut dire que les conditions actuelles les exposent aux maladies chroniques « modernes » comme l'hypertension. Le changement de leur état nutritionnel a contribué à l'amélioration de leur santé vis-à-vis de la malnutrition, de l'anémie et des maladies infectieuses, mais il a simultanément augmenté le risque de développer d'autres maladies comme les troubles cardio-vasculaires.

La productivité agricole et la stabilité de l'approvisionnement constituent un autre problème lié à la survie. Il est à noter que presque tous les aliments achetés par les Gidra sont importés (c'est le cas dans toute la Papouasie Nou-

Figure 25.4
L'emballage de l'amidon dans des feuilles de sagoutier (photo R. Ohtsuka).

velle-Guinée). Actuellement, par exemple, les Gidra peuvent vendre 1 kg de taro à environ 0,6 kina (1 kina = environ 1,1 US dollar) au marché local de Daru, ce qui équivaut au prix d'un kg de riz au supermarché. Le kilogramme de taro contient 1 300 kcal d'énergie et 18 g de protéines, alors que 1 kg de riz contient 3 400 kcal d'énergie et 56 g de protéines. Cette différence de prix entre les aliments locaux et les aliments importés est avantageuse pour les Gidra et en fait, les populations des villages côtier et riverain peuvent se procurer facilement les aliments importés si leur rendement agricole est faible. Toutefois, il est douteux que ce rapport de prix des denrées alimentaires se maintienne longtemps. A notre avis, il est nécessaire que ces populations développent leur agriculture de subsistance et de rente, car un système de production approprié est indispensable à la santé de la population (Suzuki, 1987).

Conclusion

Cet article a souligné les effets contradictoires de la modernisation sur l'alimentation et la nutrition dans les populations rurales. La modernisation contribue à l'amélioration de l'état nutritionnel global, mais en même temps, elle suscite ou augmente certains risques, qui peuvent progresser très rapidement ; dans le cas des Gidra, un changement radical s'est opéré pratiquement en l'espace d'une seule génération. Il convient aussi de relever que l'influence

de la modernisation ou l'introduction de l'économie de marché n'ont pas nécessairement augmenté la production alimentaire, ni contribué à sa stabilisation dans les communautés rurales.

Les actions à entreprendre pour une meilleure santé et le développement de techniques de production peuvent se baser sur l'éducation et l'encadrement par les services publics ou les organisations non-gouvernementales. Ils doivent pour cela se familiariser avec les populations et le microenvironnement de la région. Il leur faut surtout comprendre que la modernisation comporte des effets bénéfiques et néfastes sur la santé et la production alimentaire, car les gens se rappellent encore les inconforts du passé et ils sont impatients d'améliorer leur style de vie ; ils doivent aussi réfléchir avec soin aux moyens pratiques de promouvoir la santé et les systèmes de production alimentaire, car le mode de vie des populations varie en fonction de l'environnement et des réalités socioculturelles.

Remerciements

Les études réalisées chez les Gidra ont été financées par la Fondation Wenner-Gren pour la Recherche Anthropologique et le Ministre de l'Éducation, de la Science et de la Culture du Japon. Nos remerciements s'adressent à mes professeurs et à mes collègues, notamment : le Pr H. Watanabe, le Pr T. Suzuki, le Dr T. Kawabe, le Dr T. Akimichi, le Dr T. Inoaka, le Dr. M. Nakazawa et le Dr T. Hongo ; à un certain nombre de scientifiques et responsables gouvernementaux de Papouasie-Nouvelle Guinée et enfin et surtout, aux populations des villages Gidra. Nous tenons aussi à remercier la Fondation Naito et l'UNESCO pour leur soutien qui nous a permis de participer au Symposium International sur « l'Alimentation et la Nutrition dans la Forêt tropicale : interactions bioculturelles et applications au développement » à l'occasion duquel l'esquisse de cet article a été présentée.

Références

Bailey, K.V. (1968). Composition of New Guinea highland foods. *Tropical and Geographical Medicine*, **20**, 141–146

Bourke, R.M. (1982). Root crops in Papua New Guinea. In *Proceedings of Second Papua New Guinea Food Crops Conference*, pp. 51–63 (Port Moresby : Department of Primary Industry)

Cresta, M., Allegrini, M., Casadei, E., Gallorini, M., Lanzola, E. et Panatta, G.B. (1976). Benin : nutritional considerations on trace elements in diet. *Food and Nutrition*, **2**, 8–18

Dahl, L.K. (1972). Salt and hypertension. *American Journal of Clinical Nutrition*, **25**, 231–244

FAO/USDHEW (1972). *Food Composition Table for Use in East Asia* (Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations)

FAO/WHO (1973). *Energy and Protein Requirements* (Rome: FAO)

Freis, E. (1976). Salt, volume and the prevention of hypertension. *Circulation*, 53, 589–595

Gormican, A. (1970). Inorganic elements in foods used in hospital menus. *Journal of American Dietetics Association*, 56, 397–403

Hodges, K., Fysh, C.F. et Rienits, K.G. (1950). New Guinea and Papuan food composition tables. In Hipsely, E.H. and Clements, F.W. (eds) *Report of the New Guinea Nutrition Survey Expedition, 1947*, pp. 273-279 (Canberra: Department of External Territories of Australia)

Inaoka, T. (1990a). Energy expenditure of the Gidra in lowland Papua: application of the heart rate method to the field. *Man and Culture in Oceania*, 6, 139–150

Inaoka, T. (1990b). Urinalysis and protein intake. In Ohtsuka, R. and Suzuki, T. (eds) *Population Ecology of Human Survival: Bioecological Studies of the Gidra in Papua New Guinea*, pp. 167–174 (Tokyo: University of Tokyo Press)

McCance, R.A. et Widdowson, E.M. (1960). *The Composition of Foods* (London: Her Majesty's Stationery Press)

Murai, M., Pen, F. et Miller, C.D. (1958). *Some Tropical South Pacific Island Foods* (Honolulu: University of Hawaii Press)

Nakazawa, M., Ohtsuka, R., Kawabe, T., Hongo, T., Suzuki, T., Inaoka, T., Akimichi, T., Kano, S. et Suzuki, M. (1994). Differential malaria prevalence among villages of the Gidra in lowland Papua New Guinea. *Tropical and Geographical Medicine*, 46, 350–354

Nishikawa, G., Oda, K. et Suganuma, H. (1979). Botanical description of sago palm. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 23, 117–171

Norgan, N.G., Ferro-Luzzi, A. et Durnin, J.V.G.A. (1974). The energy and nutrient intake and the energy expenditure of 204 New Guinea adults. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, B 268, 309–348

Ohtsuka, R. (1983). *Oriomo Papuans: Ecology of Sago-Eaters in Lowland Papua* (Tokyo: University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R. (1986). Low rate of population increase of the Gidra Papuans in the past: a genealogical-demographic analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 71, 12–23

Ohtsuka, R. (1989). Hunting activity and aging among the Gidra Papuans: a biobehavioral analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 79, 31–39

Ohtsuka, R. (1990). Fertility and mortality in transition. In Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (eds) *Population Ecology of Human Survival: Bioecological Studies of the Gidra in Papua New Guinea*, pp. 211–218 (Tokyo: University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R. (1996). Long-term adaptation of the Gidra-speaking population of Papua New Guinea. In Ellen, R. et Fukui, K. (eds) *Redefining Nature: Ecology, Culture and Domestication*. pp. 515–530 (Oxford: Berg)

Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (1990). *Population Ecology of Human Survival : Bioecological Studies of the Gidra in Papua New Guinea* (Tokyo : University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R., Inaoka, T., Kawabe, T., Suzuki, T., Hongo, T. et Akimichi, T. (1985). Diversity and change of food consumption and nurient intake among the Gidra in lowland Papua. *Ecology of Food and Nutrition*, 16, 339-350

Ohtsuka, R., Kawabe, T., Inaoka, T., Suzuki, T., Hongo, T., Akimichi, T. et Sugahara, T. (1984). Composition of local and purchased foods consumed by the Gidra in lowland Papua. *Ecology of Food and Nutrition*, 15, 159–169

Purseglove, J.W. (1972). *Tropical Crops : Monocotyledons* (London : Longman)

Reh, E. (1962). *Manual on Household Food Consumption Survey* (Rome : FAO)

Resources Council (1982). *Standard Table of Food Composition in Japan*, 4th ed. (Tokyo : Science and Technology Agency)

Suzuki, T. (1987). Population and ecosystem in the study of health and survival strategy. In Suzuki, T. et Ohtsuka, R. (eds) *Human Ecology of Health and Survival in Asia and the South Pacific*, pp. 3–14 (Tokyo : University of Tokyo Press)

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1996). Le coût énergétique de la fabrication du sagou en Papouasie-Nouvelle-Guinée : le travail en vaut-il la peine ? *Chapitre 26 du présent ouvrage*, pp. 453–462

LA FABRICATION DU SAGOU EN PAPOUASIE-NOUVELLE-GUINÉE : Le travail en vaut-il la peine ?

Stanley J. ULIJASZEK et Simon P. PORAITUK

Introduction

Le sagoutier est une source énergétique très efficace, car le rendement par heure de travail consacrée à la production en est élevé (Ruddle *et al.*, 1978). En Papouasie-Nouvelle-Guinée, l'analyse des flux d'énergie a révélé que l'exploitation de ce palmier comme aliment de subsistance chez les Gidra, est plus rentable que la chasse ou l'horticulture (Ohtsuka, 1990a, 1990b, et 1996, chapitre 25 du présent ouvrage), bien qu'elle soit, en termes d'énergie, plus coûteuse par unité de temps et de masse corporelle (Inaoka, 1990). Toutefois, il n'est pas certain que la dépense énergétique totale de ceux qui fabriquent le sagou soit élevée pendant la période de préparation, ou requière de gros efforts pendant une longue durée. Dans ce chapitre, nous présentons ces deux aspects par une analyse des coûts énergétiques, basée sur l'observation fine du budget-temps d'un autre groupe de cultivateurs de sagou de Nouvelle-Guinée, les Baroi. Le bilan énergétique de la transformation du tronc de sagoutier en sagou a été calculé sur sept groupes de personnes en cours d'activité.

Le sagoutier, la terre et les hommes

Les Baroi habitent le delta de la Purari, dans la province du Golfe, en Papouasie-Nouvelle-Guinée (figure 26.1). Ce delta se caractérise par des peuplements denses de *Nypa* (Palmae) et de mangrove dans lesquelles on trouve des clairières jardinées où poussent souvent des sagoutiers. Les Baroi les cultivaient traditionnellement, d'abord pour leur subsistance mais aussi un peu pour la vente (Maher, 1961). Ils occupent un territoire d'environ 380 km^2 dont environ 50 % conviennent, à leur avis, à la culture du sagoutier (Ulijaszek et Poraituk, 1983a).

En 1980, l'effectif des Baroi s'élevait à environ 7 200 âmes pour une densité de 19 habitants/km^2 (Ulijaszek et Poraituk, 1983a). Leur économie

Tableau 26.1 | Variétés de palmiers producteurs de sagou reconnues par les Baroi.

	Noms locaux
Cultivés (*Metroxylon* spp., variétés à piquants)	kauapa, pakeava, opai, havea, aiameri, kaivei, pirika, kairi-kairi, avei, oalai
Cultivés et sauvages (*Metroxylon* spp., variétés sans piquants)	bauma, ikipa
Sauvages (*Metroxylon* spp., *Areca* spp., ou *Arenga saccharifera*)	moroa, barei, ainua, ekei, kau, aipo, kemau'uku, iada, ba'apa, koi

de subsistance reposait sur la culture du sagou et sur la pêche, avec pour activités secondaires, l'horticulture et l'arboriculture. En moyenne, le sagou fournissait 43 % des calories. La patate douce, le taro, le poisson, les noix de coco et divers autres aliments provenant de l'agriculture, de la chasse et de la cueillette fournissaient le reste (Ulijaszek et Poraituk, 1983b). L'amidon du sagoutier était extrait selon des techniques manuelles traditionnelles, qui ont été décrites ailleurs (Ulijaszek et Poraituk, 1981).

Pour la création d'une palmeraie de sagoutiers, les Baroi choisissent les semences dans les stocks existants, à savoir les drageons des palmiers récemment abattus. Le tableau 26.1 présente la liste des variétés de palmier sagou connues des Baroi. Il existe 12 variétés qui sont ou ont été cultivées et 10 qui ne l'ont jamais été. Les différentes variétés se distinguent par leurs épines, le type de feuilles, la longueur de leur tronc et la couleur du féculent fabriqué.

La densité des plantations et le nombre de variétés cultivées ont varié avec le temps (Ulijaszek, 1990 ; voir tableau 26.2).

Tableau 26.2 | Densité des palmeraies sagou et nombre de variétés cultivées dans des plantations de divers âges.

	Aire m²	Palmiers plantés	Densité des palmiers par ha	Nombre de cultivars	Noms locaux des cultivars les plus courants
Palmeraies plantées avant 1947	1 580	102	650	12	havea, pakeava, bauma
Palmeraies plantées après 1947	310	14	450	4	pakeava, opai, kauapa
	560	16	290	5	pakeava, opai, kauapa
	430	19	440	6	pakeava, opai, kauapa, havea
Palmeraies plantées à moins de 2 ans de la date de cette étude	1 820	36	200	1	kauapa
	510	11	220	3	kauapa
	420	9	220	2	kauapa

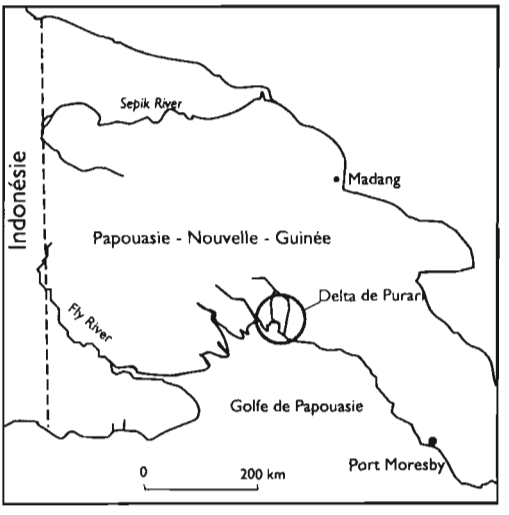


Figure 26.1
Carte de la Papouasie-Nouvelle-Guinée, hormis les îles de Nouvelle-Guinée, montrant la localisation du terrain d'étude.

Les plantations récemment créées ont une faible densité de palmiers, avec au plus trois cultivars dans chacune d'elles. Ces variétés, selon les Baroi, ont un rendement plus élevé et sont « plus faciles à cultiver » que la plupart des variétés qui ont été abandonnées récemment (Ulijaszek, 1990).

La plus grande part des opérations de fabrication de sagou ont lieu sur des emplacements de travail fixes, près des villages ; les palmiers sont abattus et dégrossis par les hommes puis flottés sur les rivières et les fleuves vers les villages. Sinon, des groupes de trois personnes, ou plus, construisent des camps de fabrication près des plantations, qui se sont pas toujours à proximité du village.

Méthodes

Nous avons effectué les enquêtes sur le temps consacré à la culture et à la fabrication de sagou au village de Koravake, pendant le mois de septembre 1980. Elles faisaient partie d'une étude plus importante sur l'alimentation et l'état nutritionnel des populations Baroi, dont les résultats ont été publiés par ailleurs (Ulijaszek et Poraituk, 1983b). La récolte et la transformation de sept sagoutiers ont été étudiées, et le temps consacré aux diverses opérations par les adultes et les jeunes hommes a été chronométré en continu pendant toute la durée de l'opération. Les activités, y compris le temps de déplacement, à pied ou en pirogue, ont été suivies depuis l'heure de départ du village jusqu'au retour. Les membres d'un groupe de travail partent presque toujours ensemble, et les deux investigateurs les accompagnaient en permanence. Si, pour une raison quelconque,

Figure 26.2 Fabrication du sagou chez les Boroi : frappe de la moelle du sagoutier

un équipier partait tard ou revenait plus tôt, on admettait que le temps mis pour rentrer au village était le même que celui des autres personnes étudiées ce jour-là.

Le temps consacré aux activités de fabrication du sagou a été évalué pour un groupe à la fois, et un jour à la fois. La durée de chaque opération a été relevée à la minute près, et les temps de repos supérieurs à une minute ont été exclus du temps de travail. Par contre, les pauses brèves (moins d'une minute) ont été incluses dans l'évaluation de tous les types d'opération. La technique de fabrication du sagou demandant à ce que les participants soient groupés (figure 26.2), il était possible de suivre avec précision plusieurs individus à la fois.

Les activités étrangères à la fabrication du sagou et au temps de déplacement sur le site n'ont pas été prises en compte. Une interview faite le lendemain permettait, pour chaque femme, d'établir l'emploi du temps des 24 heures précédentes. Les questions posées étaient : qu'avez-vous fait pendant le reste de la journée, après le retour de l'atelier de fabrication de sagou ? À quelle heure êtes-vous allée au lit ? À quelle heure vous-êtes-vous levée ? Qu'avez-vous fait ce matin ? Ce compte-rendu qualitatif, ainsi que l'heure approximative du lever et du coucher ont servi à établir un calendrier approximatif des activités de chaque femme pour le reste des 24 heures.

La totalité de la production journalière de sagou était pesée, et un petit échantillon prélevé pour être séché. La valeur énergétique du sagou traité a alors été calculée d'après les tables de composition alimentaire (Peters, 1957 ; USDHEW, 1972), après correction de la teneur en eau. L'énergie totale dépensée par individu lors de la fabrication a été calculée sur la base des

chiffres de dépense énergétique au cours des diverses étapes, fournis par Inaoka (1990). Le rendement énergétique (rapport de l'énergie dépensée à l'énergie obtenue) de chacun des sept groupes de travail a été calculé sur la base des estimations de la valeur énergétique de la totalité du sagou produit, et de la quantité d'énergie totale dépensée par chaque équipe lors de la fabrication.

L'énergie totale dépensée par chaque femme pendant la fabrication du sagou (ETD) a été évaluée d'après (1) le temps dévolu aux diverses tâches de fabrication du sagou, y compris les déplacements au site, (2) le coût énergétique de ces activités exprimé pour une femme adulte de Nouvelle-Guinée par kilogramme de poids corporel (Inaoka, 1990; Norgan *et al.*, 1974) et (3) le poids corporel.

L'intensité d'exécution d'une tâche peut être calculée en divisant la dépense d'énergie du sujet concerné lors du travail par son métabolisme basal (MB). Ce niveau d'activité d'une tâche peut varier considérablement: en général, une valeur supérieure à 6,0 environ est considérée comme l'indice d'un travail très intense (FAO/WHO/UNU, 1985). Le niveau d'activité de la fabrication du sagou correspond donc au rapport ETD/MB.

La dépense totale journalière d'énergie (DTJE) de toutes les femmes impliquées dans la fabrication du sagou a été déterminée en additionnant les valeurs de l'ETD, de l'énergie dépensée pour les activités étrangères à la fabrication du sagou menées pendant les heures de veille, et de la dépense d'énergie pendant le sommeil, (laquelle était considérée comme équivalant au taux de métabolisme basal). Le MB de chaque sujet a été calculé d'après son poids corporel en recourant à la formule de Schofield (1985) pour les femmes adultes de 18 à 30 ans. Le niveau d'activité physique (NAP) est une mesure de l'intensité de travail quotidienne moyenne. Il est indépendant de la corpulence et peut se calculer en divisant la DTJE par le BMR (James *et al.*, 1988); pour une femme, une valeur égale ou supérieure à 1,82 est l'indice d'un rendement élevé (FAO/OMS/UNU, 1985).

Résultats

Le tableau 26.3 indique le temps consacré par les hommes et les femmes des sept groupes aux opérations de transformation du sagou. Il y a une nette division du travail entre les sexes, les femmes consacrant en moyenne dix fois plus de temps que les hommes à cette activité.

La dépense et la production d'énergie des Baroi par équipe de travail sont détaillées pour chaque groupe dans le tableau 26.4. La moyenne horaire de l'énergie produite, à 29,2 MJ, est presque identique à celle des Sanio et des Abelam qui fabriquent aussi du sagou (Townsend, 1974; Lea,

Tableau 26.3 , Temps consacré (en min) par les hommes et les femmes aux différentes étapes de fabrication du sagou.

Groupe de travail (Femmes+Hommes)	1 (2 + 1)		2 (4 + 2)		3 (2 + 1)		4 (2 + 1)		5 (1 + 1)		6 (3 + 3)		7 (2 + 1)	
	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H	F	H
Pagayer en pirogue vers la plantation et retour	–	–	–	28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Marcher vers la plantation et retour	14	7	15	8	32	16	36	18	23	22	72	72	24	12
Abattre le palmier	–	4	–	5	–	5	–	8	–	12	–	5	–	7
Nettoyer le palmier abattu, enlever la couche extérieure	12	–	8	25	–	12	10	–	14	17	–	28	–	11
Désherber et nettoyer les environs	–	–	64	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Préparer les récipients pour le lavage du sagou	39	–	72	–	29	–	32	–	18	–	47	–	38	–
Enlever la moelle du palmier	78	–	196	–	92	–	66	–	164	–	139	92	236	–
Piler la moelle	183	–	332	–	184	–	135	–	102	–	306	–	211	–
Enlever la farine	75	–	148	–	142	–	91	–	87	–	248	–	126	–
Nettoyer et ranger	14	–	36	–	12	–	13	–	7	–	14	–	19	–
DUREE TOTALE	415	11	871	66	491	33	383	26	415	51	826	197	654	30

1964) mais cette valeur est plus que le double de celle des Gidra (Ohtsuka, 1990a). Toutefois, ce chiffre varie énormément, avec un coefficient de variation de 29 %. Le rendement énergétique moyen pour les sept équipes est de 23,3 - chiffre qui est supérieur à celui de l'agriculture en Papouasie-Nouvelle-Guinée, bien que le coefficient de variation de cette valeur soit élevé, atteignant 29 %. En comparaison, un rendement de 20,9 a été noté pour la seule culture de la patate douce chez les Tsembaga Maring (Bayliss-Smith, 1982) tandis que chez les Myanmin qui cultivent surtout le taro, on a relevé une valeur de 9,4 (Morren, 1977). Les forts rendements observés pour l'utilisation du sagou suggèrent que son usage comme aliment de base peut, chez les Baroi, être bénéfique à d'autres stratégies alimentaires moins efficaces.

Tableau 26.4 Étude de la dépense énergétique liée à la fabrication du sagou, par groupe de travail.

Groupe de travail	Durée du travail (heures)	Dépense énergétique totale (MJ)	Production énergétique totale (MJ)	Production énergétique par heure (MJ/h)	Rendement énergétique %
1	7,10	8,78	124,36	17,51	14,16
2	15,62	20,44	334,29	21,40	16,35
3	8,73	11,56	210,51	24,11	18,21
4	6,82	8,44	221,97	32,55	26,30
5	7,77	9,13	241,21	31,04	26,42
6	17,05	20,86	563,99	33,07	27,19
7	11,40	14,66	508,96	44,65	34,72
Moyenne	10,64	13,41	315,04	29,19	23,34
SD	3,88	4,99	151,82	8,38	6,78
Coefficient de variation (%)	36,5	37,2	48,2	28,7	29,1

Le tableau 26.5 montre le poids corporel, le temps consacré à la fabrication du sagou et la dépense énergétique des seize femmes impliquées dans ce processus. En moyenne, elles ont consacré 4,22 heures (entre 1,94 et 6,92) à la fabrication du sagou. Le niveau moyen d'activité physique (NAP) était de 2,15 tandis que le niveau d'activité lié à la fabrication du sagou était de 6,26. Une seule femme a consacré moins de 3 heures par jour à cette activité, et elle était la seule dont le NAP était inférieur à 1,82. Les 15 autres avaient des NAP supérieurs à 1,82. Ceci donne à penser que la charge de travail relative à la fabrication du sagou est lourde lorsque les femmes lui consacrent trois heures ou plus par jour.

L'énergie dépensée pour cette tâche représente environ la moitié de leur dépense totale, ce qui est beaucoup. Comme on peut s'en douter, c'est fonction du temps qui lui est consacré (figure 26.3). Ce qui surprend un peu, c'est qu'il n'existe aucun rapport, négatif ou positif, entre le temps passé à fabriquer le sagou et le NA de sa fabrication. On pourrait imaginer que les femmes qui consacrent moins de temps à la fabrication y participent plus intensément que les autres, mais tel n'est pas le cas. En fait, les femmes Baroi travaillent avec la même intensité, soit environ 6,3 BMR, quelle qu'en soit la durée.

Discussion

Chez les Baroi, la fabrication du sagou (figure 26.2) est rentable en termes d'énergie produite par rapport à l'énergie dépensée, mais elle implique un travail physique intense les jours où elle est entreprise. Le niveau d'activité relatif à la fabrication du sagou est élevé pour toutes les femmes étudiées, sauf une ; en outre, il ne varie pas en fonction du nombre d'heures que les

Tableau 26.5 | Niveau d'activité et énergie dépensée par rapport au temps consacré à la fabrication du sagou.

Groupe de travail		Poids corporel individuel (kg)	BMR (MJ/jour)	Durée totale (h)	Dépense énergétique (MJ)	Niveau d'activité[a]	DTJE (MJ/jour)	NAP
1	1	47,1	4,96	3,77	5,31	6,37	10,31	2,08
	2	40,8	4,57	3,15	3,17	6,17	8,96	1,96
2	1	46,2	4,90	3,34	3,95	6,18	9,56	1,95
	2	48,7	5,06	4,39	5,72	6,50	11,20	2,21
	3	51,6	5,24	4,85	6,69	6,52	12,14	2,32
	4	42,3	4,66	1,94	2,06	5,83	7,75	1,66
3	1	49,3	5,09	3,99	5,31	6,37	10,85	2,13
	2	54,1	5,39	4,19	5,87	6,34	11,67	2,17
4	1	43,1	4,71	3,14	3,81	6,30	9,19	1,95
	2	48,8	5,06	3,24	4,16	6,22	9,95	1,97
5	1	41,5	4,61	6,92	8,25	5,96	11,15	2,40
6	1	37,2	4,34	4,32	4,78	6,10	9,40	2,17
	2	44,6	4,80	4,37	5,32	6,02	10,39	2,16
	3	51,7	5,24	5,08	7,14	6,44	12,47	2,38
7	1	45,6	4,86	5,64	7,21	6,47	12,04	2,48
	2	48,9	5,07	5,24	6,88	6,30	12,00	2,37
Moyenne		46,3	4,91	4,22	5,35	6,26	10,56	2,15
SD		4,4	0,27	1,15	1,61	0,19	1,31	0,21
CV (%)		9,5	5,5	27,2	30,1	3,1	12,4	9,8

[a] L'intensité du travail de fabrication du sagou, exprimée comme l'énergie dépensée pour fabriquer le sagou, divisée par le BMR.

femmes lui consacrent. Au contraire, l'intensité du travail est maintenue jusqu'à épuisement du stock de palmiers à traiter, habituellement au bout de 3 et 5 heures.

Le niveau total de dépense d'énergie est élevé les jours de fabrication du sagou, mais il convient de relever que les femmes n'en font pas chaque jour. Celui-ci étant disponible toute l'année, sa fabrication se fait à la demande. La valeur sensiblement élevée de l'OIR moyen fait dire qu'en gros, un jour consacré à la fabrication du sagou permet de fournir en féculents une famille pendant cinq jours. (Ulijaszek et Poraituk, 1983a). En termes de temps consacré à la production d'aliments, la fabrication de sagou et la pêche occupent la première place, la chasse, la cueillette des noix de coco et le maraîchage étant secondaires (Ulijaszek et Poraituk, 1983a). Le mode de travail des Baroi

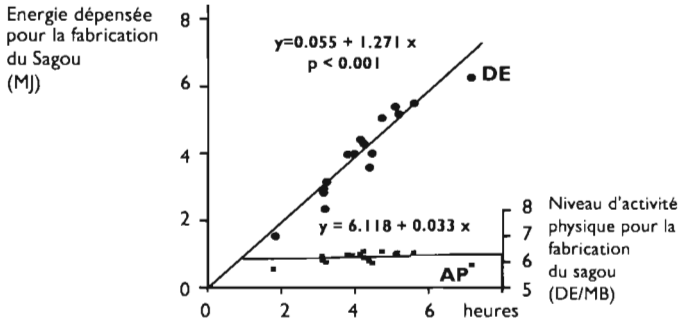


Figure 26.3 Niveau d'activité et dépense énergétique par rapport au temps consacré à la fabrication du sagou.

est celui d'une intense activité sporadique pendant une journée ou moins, suivie de plusieurs jours de moindre activité. Le rendement énergétique élevé lié à la fabrication du sagou permet dès lors de libérer du temps pour la collecte d'aliments moins rentables mais nutritivement importants. En conséquence, il se pourrait que pour la fabrication du sagou, le travail en vaille la peine, du moins pour les Baroi.

Remerciements

Nous tenons à remercier les populations du village de Koravake, dont l'aide et la compréhension ont été indispensables à la réalisation de la présente étude.

Références

Bayliss-Smith, T.P. (1982). *The Ecology of Agricultural Systems*, pp. 25–36 (Cambridge: Cambridge University Press)

FAO/WHO/UNU (1985). *Energy and Protein Requirements*. World Health Organization Technical Report Series 724 (Geneva: World Health Organization)

Inoaka, T (1990). Energy expenditure. In Ohtsuka, R et Suzuki, T. (eds) *Population Ecology of Human Survival*, pp,61-67 (Tokyo: University of Tokyo Press)

James, W.P.T., Ferro-Luzzi, A. et Waterlow, J.C. (1988). Definition of chronic energy deficiency in adults. *European Journal of Clinical Nutrition*, 42, 969–981

Lea, D.A.M. (1964). *Abelam Land and Subsistence*. PhD thesis, Australian National University, Canberra

Maher, R.F. (1961). *New Men of Papua* (Madison: University of Wisconsin Press)

Morren, G.E.B. (1977). From hunting to herding: pigs and the control of energy in montane New Guinea. In Bayliss-Smith, T.P. et Feachem, R.G. (eds) *Subsistence and Survival: Rural Ecology in the Pacific* (London: Academic Press)

Norgan, N.G., Ferro-Luzzi, A. et Durnin, J.V.G.A. (1974). The energy and nutrient intake and the energy expenditure of 204 New Guinean adults. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, **B 268**, 309–348

Ohtsuka, R. (1990a). Hunting productivity. In Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (eds) *Population Ecology of Human Survival*, pp. 41–52 (Tokyo : University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R. (1990b). Productivity of plant foods. In Ohtsuka, R. et Suzuki, T. (eds) *Population Ecology of Human Survival*, pp. 53–60 (Tokyo : University of Tokyo Press)

Ohtsuka, R. (1996). Changements alimentaires et nutritionnels chez les Gidra des plaines de Papouasie-Nouvelle-Guinée. *Chapitre 25 du présent ouvrage*, pp. 437–452

Peters, F.E. (1957). *Chemical Composition of South Pacific Foods*. South Pacific Commission Technical Paper 115 (Noumea, New Caledonia : South Pacific Commission)

Ruddle, K., Johnson, D., Townsend, P.K. et Rees, J.D. (1978). *Palm Sago. A Tropical Starch from Marginal Lands*, pp. 42–69 (Honolulu : University Press of Hawaii)

Schofield, W.N. (1985). Predicting basal metabolic rate : new standards and review of previous work. *Human Nutrition : Clinical Nutrition*, Supplement **1**, 5-41

Townsend, P.K. (1974). Sago production in a New Guinea economy. *Human Ecology*, 2, 217–236

Ulijaszek, S.J. (1990). Traditional methods of sago palm management in the Purari Delta of Papua New Guinea. Presented at Sago 1990, 4th International Sago Symposium, August, Kuching, East Malaysia

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1981). *The Sago Subsistence of the People of the Purari River Delta*. Purari River (Wabo) Hydroelectric Scheme Environmental Studies, Vol. 19. (Waigani, Papua New Guinea : Office of Environment and Conservation)

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1983a). Subsistence patterns and sago cultivation in the Purari delta. In Petr, T. (ed.) *The Purari. Tropical Environment of a High Rainfall River Basin*, pp. 577–588 (The Hague : Dr W. Junk)

Ulijaszek, S.J. et Poraituk, S.P. (1983b). Nutritional status of the people of the Purari delta. In Petr, T. (ed.) *The Purari. Tropical Environment of a High Rainfall River Basin*, pp. 551–564 (The Hague : Dr W. Junk)

USHDEW (1972). *Food Composition Table for Use in East Asia* (Rome : FAO)

RESSOURCES ALIMENTAIRES ET SURVIE CHEZ LES HAGAHAI de Papouasie-Nouvelle-Guinée

Carol JENKINS
et Katharine MILTON

Introduction

Dans ce chapitre se trouve résumé ce que l'on sait des ressources alimentaires et des conditions de survie chez les Hagahai, une petite population de chasseurs-horticulteurs forestiers de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Ce groupe est unique en raison de son isolement extrême, et du fait qu'il a été l'objet d'études anthropologiques et médicales continues depuis 1984, époque des premiers contacts prolongés avec l'extérieur. Jusque là, les tentatives de recensement des Hagahai avaient échoué. En 1984, apprenant que le gouvernement prévoyait de les contacter, une équipe de l'Institut de Recherches Médicales de Papouasie-Nouvelle-Guinée (PNGIMR) a accompagné les agents de recensement, dans le but d'examiner la croissance d'enfants nourris de façon complètement traditionnelle. Auparavant, toutes les populations étudiées par le PNGIMR étaient reliées à divers degrés à l'économie de marché, et avaient, au moins occasionnellement, commencé à consommer le riz et le poisson en conserve, qui sont la nourriture de base de la Papouasie-Nouvelle-Guinée moderne. Ainsi par exemple, les Gende (Bundi) et les Simbu du Nord ont vu leur croissance nettement améliorée par cette conversion à un régime modernisé (Harvey et Heywood, 1983 ; Zemel et Jenkins, 1989).

Des recherches antérieures chez les montagnards et les semi-montagnards ont toutes montré un fort retard de croissance, et une taille adulte réduite, en grande partie mis sur le compte d'un régime basé sur les tubercules, et déficient en protéines animales (Malcolm, 1970 ; Norgan *et al.*, 1974 ; Ferro-

Luzzi *et al.*, 1975). L'étude des Hagahai était l'occasion d'évaluer la croissance chez des horticulteurs chasseurs exempts de contacts, et vivant entièrement en autosubsistance, y compris, probablement, avec bon nombre de ressources sauvages, tant animales que végétales. Elle permettait aussi d'observer les interactions entre nutrition, infections et dynamique démographique au sein d'une population forestière. Les résultats montrent que les facteurs alimentaires seuls ne suffisent pas à rendre compte de l'état nutritionnel.

Contexte

Les Hagahai vivent sur la marge septentrionale des hauts-plateaux de Nouvelle-Guinée, tout-à-fait à l'extrémité ouest de la Chaîne Schrader, entre 300 et 1 800 m d'altitude. Il leur arrive de chasser jusqu'à 2 200 m. La région est couverte d'une forêt de montagne de basse altitude, entrecoupée de savanes d'origine anthropique, qu'on brûle pour la chasse, et de nombreuses rivières de taille variée. Les recherches archéologiques révèlent que des hommes ont vécu là depuis plus de 6 000 ans, utilisant les abris sous roche et les clairières de la même façon que de nos jours (Gorecki et Gillieson, 1989). La densité démographique est faible, inférieure à 1 habitant/km^2, et une large proportion (environ 60 %) de leur territoire reste le domaine de la forêt primaire. En 1990, les précipitations totales ont été de 2 968 mm, réparties en deux cycles d'alternance. La grande saison sèche dure trois mois (juin, juillet, août), et la petite saison est en décembre et janvier.

Les Hagahai ne sont pas de vrais montagnards, et la génétique démontre qu'ils sont issus des peuples de la côte nord et des Sepik (Bhatia *et al.*, 1996, sous presse). Leur langue n'a pas encore été convenablement étudiée ; on a avancé qu'elle pourrait être apparentée à la famille des peuples voisins, les Haruai et les Pinai (Comrie, 1986). Lors de la première visite de la mission du PNGIMR, les Hagahai paraissaient en mauvaise santé, et affirmaient avoir subi plusieurs épidémies récentes assorties d'une grande mortalité. L'état nutritionnel semblait médiocre, mais en l'absence de repères chronologiques connus, il était hasardeux d'assigner un âge précis aux enfants, et les études de croissance ont dû attendre que s'accumulent suffisamment de dates de naissance fiables. La diagnose sanitaire et nutritionnelle lors de ce premier contact a été décrite ailleurs (Jenkins, 1987).

Ces études, débutées en 1984, continuent toujours actuellement. Un suivi démographique a été commencé en 1985, et des prises de sang répétées tous les six mois ont permis de suivre les changements épidémiologiques. Des recherches sur la génétique, l'endocrinologie et l'immunologie se poursuivent. À ce jour, 32 missions y ont été effectuées, avec de nombreux collaborateurs (voir par exemple, Bhatia *et al.*, 1989 ; Crane, 1986 ; Jazwinska *et al.*, 1990 ;

Jenkins, Montgomery *et al.*, 1989 ; Yanagihara, Garruto *et al.*, 1990 ; Yanagihara, Jenkins *et al.*, 1990 ; Yanagihara *et al.*, 1991).

Méthodes

Des données sur le régime alimentaire ont été rassemblées par l'un des auteurs (CJ) durant sept années représentant au total 30 séjours d'une moyenne de deux semaines, à toute saison. Les plantes comestibles ont été collectées et identifiées par le *Department of Forestry* à Lae. La plupart de ces informations étaient tirées de l'observation directe et, jusqu'en 1990, d'entretiens répétés portant sur les disponibilités alimentaires du moment, avec cinq informateurs principaux. Entre mars 1990 et mai 1991, 151 rappels sur 24 heures concernant 37 couples mère-enfant ont été notés selon un rythme mensuel, grâce à des enquêteurs résidents. En juillet 1990, un recensement des porcs domestiques a été effectué auprès de 24 propriétaires. Ces renseignements ont été complétés par les données collectées par l'une d'entre nous (KM) au cours d'une enquête alimentaire de trois semaines menée en juillet 1988. Lors de ce passage, un groupe familial élargi a aussi été étudié en détail. Le nombre de jardins par famille a été décompté, et trois d'entre eux ont été mesurés, avec inventaire de leurs plantations. La fréquence et la densité de chacune des plantes cultivées ont été estimées grâce à des transects échantillonnés dans un jardin. Le poids de la récolte quotidienne du groupe familial élargi (constitué de 14 personnes en moyenne durant la période d'observation) a permis d'évaluer la part des produits du jardin dans le régime. Tous les gibiers capturés par cette famille pendant deux semaines ont aussi été pesés et déterminés. Une prime était aussi offerte en échange des crânes de tout animal pris, y compris les poissons. Ces crânes étaient collectés chaque semaine par KM, et identifiés par la suite par J.I. Menzies, du département de biologie de l'Université de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Ces informations directes ont été complétées par l'interrogatoire mené par CJ, de sept chasseurs, couvrant une période de 30 semaines en 1989-90. Le temps écoulé depuis la dernière visite servait d'unité de temps, mais ce rappel n'était pas tenté si le temps écoulé dépassait six semaines.

Les données démographiques ont été recueillies par des recensements bisannuels pour les années 1985 à 1988. Des aides de santé résidents en ont assuré l'enregistrement continu depuis 1988. Comme les chercheurs du PNGIMR, au cours de l'examen clinique bisannuel, palpaient systématiquement l'abdomen pour déterminer la taille de la rate, presque toutes les grossesses de plus de trois mois étaient repérées. Les données médicales incluent, outre cet examen, des études sérologiques et parasitologiques sur le sang et les selles. En outre, dix mensurations anthropométriques sont prises sur tous

les enfants à chaque visite; pour les adultes, après un examen détaillé la première fois, le poids, la circonférence du bras et les plis cutanés tricipital et sous-scapulaire sont notés à chaque visite. Depuis 1989, les enfants de moins de cinq ans sont mesurés chaque mois.

Les ressources alimentaires

Le jardinage

La plupart des familles élargies entretiennent trois ou quatre jardins à différents stades, allant des très anciens, dont les cultures sont presque épuisées, à de nouvelles parcelles tout juste nettoyées. Les trois jardins mesurés représentaient une surface de 3 200 m^2. Outre l'abattage des arbres, la construction de solides clôtures hautes de plus de deux mètres, pour empêcher l'intrusion des cochons sauvages, est certainement l'activité la plus pénible de l'horticulture Hagahai. Habituellement, plusieurs hommes y travaillent ensemble. Une fois clôturés, les jardins sont plantés à l'aide de machettes et de bâtons à fouir, sans retourner le sol. Les cultures principales sont les patates douces (*Ipomoea* sp.), les taro (*Colocasia* sp.), les ignames (*Dioscorea* sp.), le manioc (*Manihot* sp.) et les bananes (*Musa* sp.), entrecoupées de plantes de moindre importance, telles le *pitpit* (*Saccharum edule*), l'amaranthe et d'autres légumes verts et les haricots. Ce sont les patates douces qui ont la densité la plus élevée avec 0,4 plants par m^2 en moyenne; un plant compte 7 à 11 rejetons, enfouis dans le sol en une botte (D. Boyd, comm.pers.). Pour les autres cultures, la densité est plus faible, avec moins d'un plant par 10 m^2. La pesée des récoltes journalières durant deux semaines pour un groupe familial de 14 personnes a montré une ration quotidienne de patates douces d'environ 2 kg par jour et par femme adulte, et 3 kg par homme, en plus des bananes et des taros et autres tubercules. Certaines familles ne cultivent presque rien en dehors des plantes amylacées, et quelques unes ne font pas de jardins du tout, du moins pendant quelques années de suite. On continue à récolter les bananes dans les vieux jardins au moins un an après la fin des autres cultures. Tous les jardins sont plantés aux dépens de la forêt primaire, ou d'une très ancienne forêt secondaire. Les Hagahai affirment qu'autrefois ils étaient bien plus nombreux et que jardins et maisons s'étendaient dans de larges zones qui n'en montrent plus aucune trace. Parmi la population actuelle de 276 personnes (en septembre 1991), on dénombre 20 groupes désignés comme possesseurs de terre. Tant le système d'occupation de l'espace que celui de la parenté montrent un degré élevé de mobilité et de flexibilité.

L'élevage des porcs

Les porcs domestiqués jouent un rôle important dans les transactions sociales Hahagai. On s'en procure en grand nombre à la chasse, où les femelles sont abattues et les porcelets capturés et marqués. Tous les mâles sont castrés. Certains petits, après avoir été alimentés quelques mois par leur maîtresse, le temps de se familiariser complètement avec elle, sont ensuite lâchés dans un secteur de forêt où ils se nourrissent tout seuls. On pourra les appeler ou les piéger plus tard pour les manger. D'autres sont placés dans les jardins après la récolte. Les Hagahai régulent la population en abattant les truies gravides. La chair du fœtus est en effet considérée comme un mets délicat, surtout consommé par les femmes. En juillet 1990, 24 chefs de famille représentant un effectif total de 91 personnes, ont été questionnés confidentiellement sur leur cheptel, et ont déclaré 52 bêtes, ce qui représente une moyenne de 0,57 porc par personne. Comme de nombreux animaux sont élevés pour le compte d'autrui, et que d'autres sont dispersés en forêt, ce chiffre est très certainement sous-estimé.

La cueillette en forêt

Plus de 70 plantes comestibles, sous forme de feuilles, moelle, fruits ou noix, ont été identifiées dans le régime des Hagahai. Parfois, la distinction entre le sauvage et le domestique s'estompe, car les Hagahai plantent intentionnellement des espèces qui sont ordinairement simplement cueillies ailleurs. De plus, ils peuvent ramasser en forêt des ignames qui auraient pu jadis avoir été plantées par leurs ancêtres (voir Hladik et Dounias, Chapitre 14 du présent ouvrage). Plusieurs arbres porteurs de noix fournissent une forte contribution, en quantité et/ou en qualité, à la ration totale. L'un d'entre eux, *Pangium edule*, appelé localement *yimisi*, est un aliment ancien et important en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Barrau, 1965 ; Henty, 1982 ; Bonnemère, Chapitre 63 du présent ouvrage). De grandes quantités de noix de *Pangium* sont ramassées, grillées ou cuites à la vapeur, puis cassées ; les amandes sont empaquetées dans des feuilles et mises à tremper dans les rivières où on les laisse fermenter entre plusieurs jours et plus d'un mois. Au terme de ce processus, on obtient une sauce épaisse qui sent le fromage fort. Elle est stockée dans des tubes de bambou fermés par un bouchon de feuilles, et est hautement appréciée. Le *yimisi* est très nourrissant, car les analyses ont montré un contenu de 18 % de protéines et de 73 % de lipides. Le *pandanus marita* (*Pandanus conoideus*) est aussi très important. L'arbre peut être planté, ou les graines dispersées par les animaux. Son fruit est une source majeure d'huile végétale puisqu'il en contient plus de 90 % en poids, et il est disponible, à l'état mature, six mois par an. De l'arbre à pain (*Artocarpus utilis*), qui est

habituellement planté, on récolte en saison sèche les fruits, riches en protéines. Parmi les autres noix de valeur, on note le *wobimeh* (*Pometia pinnata*), le *weheseh* (*Semicarpus* sp.), et le *wudu* (*Inocarpus fegifera).* Les aliments amylacés de la forêt sont les ignames (*Dioscorea hispida*, *D. pentaphylla*), le *chama*, le palmier sagou (*Metroxylon* sp.), d'où on tire de la farine, au terme d'une longue préparation, et le *kumana* (*Caryota rumphiana*) qui est la moelle d'un palmier consommée crue. Alors que la forêt fournit en abondance graisses et protéines végétales, il est clair qu'elle n'est pas pour les Hagahai une source convenable de féculents, qui sont pour eux la «vraie nourriture».

La chasse

Hommes et femmes chassent. Les femmes assomment des petits mammifères tels que les bandicoots (*Nesocia bandicota*, rat marsupial insectivore et herbivore) et les rats, et ramassent grenouilles et insectes. Les hommes chassent le cochon sauvage, les marsupiaux, chauve-souris, lézards, serpents, casoars et bien d'autres oiseaux. Les rivières fournissent des anguilles et des poissons-chats. La chasse se fait à l'arc, au piège, avec les chiens, et, en saison sèche, de juin à août, grâce aux feux de brousse. De nombreuses espèces d'insectes, à l'état de larve, de nymphe ou d'adulte, comme les araignées, les papillons, les abeilles, les coléoptères et les sauterelles (Ramos-Elorduy, Chapitre 21 du présent ouvrage) sont aussi collectées. La larve la plus consommée lors du séjour de KM, celle de *Batocera*, comptait pour 37,8 % de la ration de protéines (intervalle : 30,8 à 42,1 % sur 6 observations), et 37,9 % de celle de lipides (32,3 à 42,8 %). Fait inhabituel pour un peuple de forêt, les Hagahai n'aiment pas le miel, considéré comme l'excrément des abeilles.

La chasse se pratique à l'improviste ou de façon programmée. Un homme peut chasser seul, ou en compagnie de plusieurs amis ; en saison sèche, de larges surfaces de savane sont brûlées de façon coopérative. Du fait de l'habitude, furtive et secrète, de consommer le gibier en forêt, il est extrêmement difficile d'estimer la consommation *per capita* en viande de chasse. L'interrogatoire discret de sept chasseurs connus pour être actifs, portant sur 30 semaines en 1989-90, indique qu'ils passent plusieurs heures par jour à chasser, avec une sortie tous les deux ou trois jours. Ces sept hommes ont déclaré avoir capturé 332 prises, dont 24 % de cochons, 23 % de lézards, 22 % d'oiseaux, 14 % de marsupiaux, 7 % d'anguilles et moins de 10 % pour les chauve-souris, bandicoots, serpents, poissons et batraciens. Avant l'apparition des missionnaires, peu de gens mangeaient du casoar, mais ils sont à présent rejoints par ceux qui ont abandonné cet interdit alimentaire.

Le partage est obligatoire, entre chasseurs, et avec le propriétaire du terrain et toute personne qui a vu la viande, de sorte que celle-ci est habituellement dissimulée pour n'être donnée qu'au groupe familial restreint. Pour la

même raison, et peut-être aussi pour s'épargner l'effort du portage, une proportion indéterminée de la viande est consommée en forêt. Les observations de CJ suggèrent que les femmes et les enfants peuvent être frustrés de ce partage, notamment parce qu'ils ne peuvent suivre les hommes à la chasse. Une distribution furtive de portions de viande est courante à la nuit tombée.

Pour connaître le poids des gibiers, afin d'en estimer la consommation potentielle, un groupe de quatre hommes d'une même famille élargie a été payé pour rapporter toutes ses prises pendant deux semaines. Cela a permis de peser des cochons d'âge et de taille variés, de chauve-souris, de plusieurs espèces de lézards, bandicoots et oiseaux. Le poids des marsupiaux a été relevé dans la littérature (Flannery, 1990). Ces données ont aussi été appliquées au calcul de ce que les chasseurs avaient déclaré avoir capturé dans leurs interviews, en tenant compte de 30 % de déchets inconsommables et d'une teneur en protéines de 20 %. On aboutit ainsi au chiffre de 1,09 kg de protéines animales utilisables par jour, pour le groupe des quatre chasseurs rétribués, qui nourrissaient en moyenne 14 personnes, dont le poids corporel total était de l'ordre de 600 kg. Sur la base d'un besoin journalier de 0,6 g de protéines par kilo de poids corporel, les exigences de ce groupes étaient de 360 g par jour (méthode dans Milton, 1984). On constate qu'ils en reçoivent trois fois plus. Les enquêtes faites par CJ par interview sur les sept autres hommes confirment cet excédent, puisqu'elles recensent 17,3 cochons tués par homme et par an, ce qui fournit 425 kg de protéines utilisables, avec en outre 54 kg supplémentaires provenant d'autres gibiers. Ces sept chasseurs nourrissaient 26 personnes dont le poids était de 1 035 kg. Si on admet que les 479 kg de protéines ont été distribués équitablement, le groupe a reçu le double de ses besoins, qui représentent 227 kg par an. En poursuivant le calcul grâce aux informations fournies par David Boyd, de l'Université de Californie à Davis (Boyd, comm.pers.), qui compte 10 cochons tués par an et par homme, et en utilisant le chiffre très raisonnable de 60 adultes et adolescents qui chassent, avec une moyenne de 25 kg par cochon, et 3,6 kg par an et par homme de protéines d'autre origine (valeur la plus basse de l'estimation faite par KM), on aboutit aussi à une satisfaction des besoins. La totalité de la communauté Hagahai représente 273 résidents, qui pesaient en tout 10 031 kg en 1990, et requéraient 2 197 kg de protéines, ce qui est bien couvert par l'estimation la plus basse de captures animales, soit 2 318 kg.

Alimentation et état nutritionnel

Bien que la population ait des apports suffisants en protéines animales, et, au moins potentiellement, suffisants en énergie, la malnutrition protéino-énergétique est un problème sérieux chez les moins de 5 ans. L'amaigrisse-

Tableau 27.1 Prévalence de la malnutrition sévère chez les enfants de moins de 5 ans dans les populations de la bordure nord des hautes-terres. (% des enfants par rapport aux Z-scores du standard NCHS).

Groupe ethnique et année	n	Poids pour taille < -2 Z-score	Poids pour l'âge < -3 Z-score	Taille pour l'âge <-3 Z-score
Hagahai (1988-89)	66	21	89	95
Pinai (1988)	36	8	31	50
Haruai (1986)	109	0	20	64
Kobon (1987)	70	4	36	53
Gainj (1984-85)	141	14	31	48
Gende (1982-84)	407	2	7	30

ment sévère, défini comme deux écarts-types au-dessous du standard NCHS de poids pour taille de l'OMS, affecte environ 16 % de ces enfants depuis 1984. Une enquête nutritionnelle comparative impliquant six groupes ethniques vivant en bordure des hautes-terres a montré qu'aucune population n'avait des taux aussi mauvais, même chez les Pinai et les Haruai, étroitement apparentés aux Hagahai sur le plan génétique (Tableau 27.1).

Une analyse des fréquences d'aliments donnés aux enfants, obtenues par rappel de 24 heures pour 151 journées sur un an, montre un schéma analogue à celui des parents. Le féculent le plus rencontré est la patate douce (74 %), suivi par la banane à cuire (69 %), et le taro (39 %). Le *Pandanus* occupe le premier rang parmi les noix et graines de la forêt, avec 34 %, suivi par le fruit à pain (20 %), et le *Pangium* (10 %).

C'est la viande de cochon qui est la plus consommée (18 %), suivie par celle des oiseaux (8 %), toutes les autres apparaissant à des fréquences très basses. Seuls 25 % des rappels journaliers comprenaient un féculent de base accompagné de légumes verts et de graisses animales ou végétales. Il s'ensuit que malgré des apports apparemment suffisants, et l'absence d'interdits alimentaires pour les enfants, beaucoup d'entre eux ne bénificient pas d'un régime suffisant pour leur éviter une malnutrition sévère.

D'autres facteurs étiologiques majeurs de cette malnutrition, tels que les infections, ont été considérés. Au moment de l'examen, 31 % des enfants étaient malades, 41 % l'avaient été au cours du mois précédent, et 22 % étaient à la fois malades actuellement et l'avaient été le mois précédent. Les recherches bisannuelles sur la transmission du paludisme effectuées depuis 1985 ont montré que la prévalence maximale s'observait chez les moins de cinq ans. Aucune différence entre les sexes n'a été notée concernant le paludisme ou les infections non spécifiques.

L'intervalle entre les naissances joue aussi un rôle dans l'étiologie de la malnutrition chez les Hagahai : plus l'intervalle précédent est court, plus celle-

ci est grande. Cette corrélation est hautement significative ($p<0,0001$ partout), sur 91 cas, pour tous les indices, le poids pour âge ($F=37,8$), la taille pour âge ($F=17,2$), et le poids pour taille ($F=36,8$). Cela est également vrai pour l'intervalle suivant. De plus, le sexe de l'enfant suivant influence le poids pour âge et la taille pour âge de l'enfant précédent ($n=119$, $F=2,9$, $p=0,03$).

La détermination de l'état nutritionnel des adultes est plus délicate. En 1985–86, une étude comparative du taux d'hémoglobine des adultes Haruai et Hagahai a révélé une proporrion plus grande d'anémies sévères et modérées chez ces derniers, dans les deux sexes mais nettement plus marquées chez les femmes (Jenkins, 1987). Depuis, probablement à cause de traitements anti-palustres plus fréquents, la prévalence globale des anémies a diminué. Des variations saisonnières de l'indice de masse corporelle des adultes (BMI), pondérées sur sept ans, révèlent clairement une baisse chez les femmes, et un gain chez les hommes, d'amplitude modérée, durant la saison sèche par rapport à la saison des pluies. Cela pourrait être dû aux feux de brousse qui, en saison sèche, procurent de la viande aux chasseurs.

Structure de la population et biais démographique

En 1985, il y avait 303 locuteurs Hagahai vivants, avec une mortalité infantile de 273 pour mille naissances; mi-91 l'effectif était de 295, avec une mortalité de 333 ‰. En sept ans, il y avait eu 78 naissances vivantes, et 82 décès. Pour mieux suivre l'évolution épidémiologique, le meilleur recensement est celui qui concerne les résidents restant plus de six mois par an. Ce nombre a décliné de 293 à 276 entre 1985 et 1991, surtout à cause d'une émigration. Le sex-ratio de cette population durant ces sept ans, était de l'ordre de 143 pour les résidents, et de 136 pour l'ensemble. Quel que soit le mode de calcul, ce rapport est fortement déséquilibré, et plus encore chez les moins de 5 ans. Bien que des grossesses précoces aient pu nous échapper, la palpation systématique de la rate chaque semestre pour les études paludométriques permettait de dépister la plupart des grossesses plus avancées, même non déclarées. Le suivi de toutes les naissances vivantes révèle une distorsion extraordinaire, de 160 en moyenne, en sept ans. Les raisons en sont obscures, et nous testons actuellement l'hypothèse d'une influence du virus de l'hépatite B. Cependant, ce sex-ratio augmente rapidement au cours des cinq premières années de vie, et valait 186 en 1991, chez les moins de cinq ans. Cette distorsion induit un déséquilibre démographique à l'âge de la reproduction. Actuellement, 34 hommes et 14 femmes adultes n'ont jamais été mariés. De plus, il faut retirer les veuves du nombre des épousables, en raison de la crainte de l'esprit du mari défunt. Nous faisons l'hypothèse que le mécanisme bioculturel par lequel la société Hagahai élimine sélective-

Tableau 27.2 , État nutritionnel des enfants Hagahai, par sexe, sur la période 1985-1991. (% des enfants par Z-score du standard NCHS, sur la moyenne des mensurations pour chaque enfant).

Années	Sexe	n	Poids pour taille < -2 Z-score	Poids pour l'âge <-3 Z-score	Taille pour l'âge <-3 Z-score
1984-85	M	10	20	100	100
	F	6	0	83	100
1986-87	M	14	14	93	100
	F	9	11	89	100
1988-89	M	41	19	85	95
	F	25	24	92	96
1990-91	M	25	8	92	96
	F	13	31	92	100

ment les filles, est passé d'un infanticide actif à l'infanticide passif, surtout par le biais de la malnutrition. Bien qu'ils reconnaissent faire disparaître des enfants, les Hagahai n'admettent pas de traitement différent entre les sexes. Pourtant, à tous les rangs de naissances, un garçon a de meilleures chances de survie qu'une fille. Chez les premiers-nés, 50 % des garçons avaient survécu contre seulement 11 % des filles. Pour des rangs plus élevés, la différence était moindre, 55 contre 42 %. Les raisons avancées par les Hagahai pour justifier cet infanticide sont la contrainte de l'allaitement, le nombre trop élevé d'enfants, les malformations, et l'excès de mortalité chez les enfants précédents. Il semble aussi qu'il soit pratiqué en cas de survenue de jumeaux, d'une grossesse illégitime, quand une femme doit s'occuper d'un bébé dont la mère est morte en couches, ou quand une fille naît avant que l'on soit assuré que deux garçons aient survécu. Le taux de mortalité maternel a été, depuis 1988, de 91 pour 1 000 naissances vivantes, et tous les orphelins sont morts, ou ont failli mourir et ont été recueillis par l'équipe de recherche.

Quand les missionnaires ont commencé à menacer les auteurs d'infanticide actif de sanctions pénales et spirituelles, la prévalence de la malnutrition sévère s'est beaucoup accrue chez les filles (tableau 27.2). En 1986-87, elle était, en poids pour taille, de 14 % chez les garçons et 11 % chez les filles ; elle est passée à respectivement 19 et 24 % au cours des deux années suivantes, et, les deux dernières années, elle n'affectait que 8 % des garçons mais 31 % des filles. Cette disparité n'apparaît pas aussi clairement dans les autres indicateurs de malnutrition qui sont liés à l'âge, et n'existe pas dans les cinq autres populations étudiées. De plus, comme les enfants Hagahai ne mon-

trent pas de différences liées au sexe pour les infections, il apparaît que cette malnutrition sévère affectant les filles résulte d'une volonté délibérée.

Nutrition et infection

Les Hagahai ont subi le scénario habituel d'épidémies dévastatrices consécutives à la rupture de l'isolement de populations jusque-là à l'écart. On a pu ainsi observer au cours de la décennie écoulée des épidémies d'oreillons, grippe, rubéole, rotavirus et autres (Jenkins, Dimitrakakis *et al.*, 1989). Dans presque tous les cas, il a été possible d'en faire remonter l'origine à un sujet qui était parti en visite à la ville ou dans un groupement voisin. Comme ailleurs en Papouasie-Nouvelle-Guinée, la pneumonie est la principale cause de mortalité chez les Hagahai. Elle s'associe le plus souvent à une grippe, qui constitue la maladie la plus nuisible au plan social. Pendant quatre semaines ou davantage en effet, les adultes sont incapables de travailler normalement, et la nourriture diminue. Si l'épidémie survient au moment de la préparation des jardins, ceux-ci restent en friches jusqu'à la guérison de tout le monde. C'est souvent alors que l'on tue des cochons, en offrande aux ancêtres, et pour alimenter les malades. Nous avons pu suivre durant les sept dernières années l'évolution des anticorps contre trois virus distincts de grippe, B, H1N1 et H3N2. En 1985, influenza B et H3N2 avaient déjà touché presque tout le monde, alors que H1N1 était absent ou à taux faible chez les personnes âgées et les moins de 10 ans. En 1986, H3N2 est revenu. À Noël 87, les anticorps contre les trois virus avaient un niveau élevé, et en 1988, ceux contre le H1N1 avaient baissé alors que les deux autres restaient, à tout âge, élevés.

La fréquence des maladies diarrhéiques a aussi augmenté. Le rassemblement croissant des Hagahai autour de la mission a provoqué une explosion des taux de coliformes dans l'eau de boisson, car ils préfèrent déféquer dans l'eau. Une forte éosinophilie sanguine (de l'ordre de 45 % chez l'adulte) témoigne d'une prévalence élevée des parasites intestinaux. L'interaction synergique entre la malnutrition et des défenses immunitaires affaiblies est bien connue. Des infections répétées entretiennent la malnutrition, à la fois directement par déplétion des protéines et de l'énergie, et indirectement, en affectant la capacité de travail, à la chasse ou au jardin. Bien que l'état nutritionnel des adultes soit fluctuant, surtout à cause des infections, ils récupèrent ensuite et reprennent du poids. Les enfants par contre, ont une très faible capacité de rattrapage de croissance, et sont victimes d'une sous-nutrition chronique, en partie liée à la conception qu'ont les adultes de l'insécurité alimentaire. Ce sont les petites filles qui ont le plus souffert de ces contraintes au cours de la décennie écoulée.

Conclusions

Les problèmes soulevés par notre étude quant à la nutrition, la capacité de survie et le développement de la communauté Hagahai, sont de même nature que dans les autres groupes vivant à l'écart dans la forêt. Nos données montrent que la seule observation de l'adéquation du régime alimentaire, peut ne pas révéler les mécanismes de la malnutrition. Bien que le régime des Hagahai apparaisse plus riche en protéines animales que celui de la plupart des populations du centre ou du bord du Plateau, la croissance des enfants est aussi médiocre qu'elle l'était chez les autres il y a 25 ans, avant la monétarisation. Avec l'accès aux soins médicaux modernes, ceux-ci ont vu leur effectif croître, ce qui n'est pas le cas chez les Hagahai, malgré une médicalisation adéquate au cours des cinq dernières années, et une fécondité normale. Il faut donc utiliser une approche interdisciplinaire, incluant un suivi démographique et épidémiologique, et, tout spécialement, l'ethnographie, pour expliquer les proflèmes aux quels sont confrontées ces populations, et développer des solutions qui les aideront à survivre. Là où la chasse joue un grand rôle, il se peut que le partage défavorise systématiquement les femmes. Une telle adaptation peut freiner la croissance démographique naturelle, mais au prix d'une mortalité maternelle et infantile élevées. Dans ce genre de sociétés, ni l'éducation nutritionnelle ni l'élargissement de l'assise des aliments de base ne peuvent avoir beaucoup d'effet. La connaissance des disponibilités alimentaires, de la valeur nutritionnelle du régime et des types de consommation n'ont pas une grande portée pour expliquer l'état nutritionnel, en l'absence d'une compréhension des mécanismes bioculturels qui contribuent à maintenir la population, surtout en période de stress majeur. De plus, tant que l'accès aux soins ne sera pas amélioré, et des mesures préventives adoptées, concernant le planning familial, la fourniture d'eau potable, l'hygiène et l'assainissement du milieu, les efforts consacrés à la préservation des forêts tropicales et de leurs ressources alimentaires n'auront guère d'effet durable sur la nutrition et la survie de leurs derniers habitants.

Remerciements

Nous souhaitons remercier Ray Sanders, du PNGIMR, pour avoir communiqué ses travaux inédits sur la grippe, David Boyd, pour ses commentaires et ses informations, Mike et Vicki Wasson, George Anian, John Chemsak, du département d'entomologie de l'Université de Californie à Berkeley, pour les identifications de larves, et les Laboratoires Palmer, de l'Université d'Alaska, pour les analyses alimentaires. Ce travail a été financé en partie par une bourse de recherche universitaire pour KM, de l'Université de Califor-

nie à Berkeley, et de subventions à CJ provenant de la National Geographic Society, de la Fondation L.S.B. Leakey, d'HEALTHCOM (USAID), et de l'UNICEF.

Références

Barrau, J. (1965). Witnesses of the past : Notes on some food plants of Oceania. *Ethnology*, 4, 282–294

Bhatia, K., Davies, R., Jazwinska, E., Jenkins, C., Koki, G. et Serjeantson, S. (1996, soumis). HLA-DR RFLP-typing in four Papua New Guinean populations. *American Journal of Physical Anthropology*

Bhatia, K., Jenkins, C., Prasad, M., Koki, G. et Lombange, J. (1989). Immunogenetic studies of two recently contacted populations from Papua New Guinea. *Human Biology*, 61, 45–64

Bonnemère, P. (1996). Un aliment du corps social chez les Ankave-Anga de Papouasie-Nouvelle-Guinée : le *Pangium edule*. *Chapitre 63 du présent ouvrage*, pp. 997–1012

Comrie, B. (1986). Haruai verb structure and language classification in the Upper Yuat. *Language and Linguistics in Melanesia*, 17, 140–160

Crane, G. (1986). Recent studies of Hyperreactive Malarious Splenomegaly (Tropical Splenomegaly Syndrome) in Papua New Guinea. *Papua New Guinea Medical Journal*, 29, 35–40

Ferro-Luzzi, A., Norgan, N. et Durnin, J.V.G.A. (1975). Food intake, its relationship to body weight and age, and its apparent nutritional adequacy in New Guinean children. *American Journal of Clinical Nutrition*, 28, 1443–1453

Flannery, T. (1990). *Mammals of New Guinea* (Carina, Queensland : Robert Brown and Associates)

Gorecki, P.P. et Gillieson, D. (1989). *A Crack in the Spine : Prehistory and Ecology of the Jimi-Yuat Valley, Papua New Guinea* (Townsville : James Cook University)

Harvey, P.W. et Heywood, P.F. (1983). *Nutrition and Growth in Simbu*. Research Report of the Simbu Land Use Project Volume 4. (Port Moresby : Institute of Applied Social and Economic Research)

Henty, E.E. (1982) Some nut-bearing plants in Papua New Guinea. In Bourke, R.M. et Kesavan, V. (eds) *Proceedings of the Second Papua New Guinea Food Crops Conference*, pp. 78-85 (Port Moresby : Department of Primary Industries)

Hladik, A. et Dounias, E. (1996). Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. *Chapitre 14 du présent ouvrage*, pp. 275–294

Jazwinska, E.C., Bhatia, K., Jenkins, C. et Serjeantson, S.W. (1990). HLA class II RFLP-typing in *Tinea imbricata* patients from Papua New Guinea. *Tissue Antigens*, 35, 99–100

Jenkins, C. (1987). Medical anthropology in the western Schrader Range, Papua New Guinea. *National Geographic Research*, 3, 412–430

Jenkins, C., Dimitrakakis, M., Cook, I., Sanders, R. et Stallman, N. (1989). Culture change and epidemiological patterns among the Hagahai, Papua New Guinea. *Human Ecology*,17, 27–57

Jenkins, C., Montgomery, J. et Michael, A. (1989). Penicillin resistant *S. pneumoniae* in children in remote areas of the fringe highlands of Papua New Guinea. *Papua New Guinea Medical Journal*, **32**, 185–188

Malcolm, L.A. (1970). Growth and development of the Bundi child of the New Guinea Highlands. *Human Biology*, **42**, 293–328

Milton, K. (1984). Protein and carbohydrate resources of the Maku Indians of Northwestern Amazonia. *American Anthropology*, **86**, 7–27

Norgan, N.G., Ferro-Luzzi, A. et Durnin, J.V.G.A. (1974). The energy and nutrient intake and the energy expenditure of 204 New Guinean adults. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, B, **268**, 309–348

Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale *Chapitre 21 du présent ouvrage*, pp. 371–382

Yanagihara, R., Garruto, R., Miller, M., Leon-Monzon, M., Libeski, P., Gajdusek, D.C., Jenkins, C., Sanders, R. et Alpers, M. (1990). Isolation of HTLV-I from members of a remote tribe in New Guinea. *New England Journal of Medecine*, **323**, 993

Yanagihara, R., Jenkins, C., Ajdukiewicz, A. et Lal, R. (1990). Serological discrimination of HTLV-I and II infection in Melanesia. *Lancet*, **337**, 617–618

Yanagihara, R., Jenkins, C., Alexander, S., Mora, C. et Garruto, R. (1990). Human T-lymphotropic Virus Type I infection in Papua New Guinea : high prevalence among the Hagahai confirmed by western analysis. *Journal of Infectious Diseases*, **162**, 649–654

Yanagihara, R., Nerurkar, V.R., Garruto, R., Miller, M., Leon-Monzon, M., Jenkins, C., Sanders, R., Liberski, P., Alpers, M. et Gajdusek, DC. (1991). Characterization of a variant of Human T-lymphotropic Virus Type I isolated from a healthy member of a remote, recently contacted group in Papua New Guinea. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **88**, 1446–1450

Zemel, B. et Jenkins, C. (1989). Dietary change and adolescent growth among the Bundi (Gende-speaking) people of Papua New Guinea. *American Journal of Human Biology*, **1**, 709–718

CONSOMMATION ALIMENTAIRE DANS TROIS POPULATIONS FORESTIÈRES de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola

Georgius J.A. KOPPERT, Edmond DOUNIAS, Alain FROMENT et Patrick PASQUET

Introduction

La forêt équatoriale est souvent décrite comme un environnement hostile à l'Homme (Barrau, 1986). Cependant, de nombreux sites archéologiques découverts en Afrique Centrale, particulièrement les cultures sangoenne et lupembienne, qui révèlent l'exploitation des ressources animales et végétales, montrent l'ancienneté de la présence humaine dans la région depuis plusieurs millénaires. Au Sud Cameroun, à Obobogo dans la banlieue de Yaoundé, un site paléolithique tardif, sous un niveau néolithique, a été daté à 6 000 ans BP (Maret, 1985). Les divers groupes pygmées et pygmoïdes éparpillés dans les forêts, du Cameroun au Burundi, en seraient les plus anciens habitants (Bahuchet, 1996, chapitre 5 du présent ouvrage). Divers groupes Bantous s'y sont installés plus récemment et ont dû adapter leurs activités. D'un point de vue biologique, les habitants de la forêt doivent utiliser leur environnement pour satisfaire leurs besoins nutritionnels quantitatifs et qualitatifs. Chaque groupe, guidé par sa culture et son histoire, a développé des stratégies spécifiques et fait des choix particuliers parmi les ressources alimentaires disponibles. Les besoins nutritionnels de ces populations, tout comme les ressources alimentaires disponibles varient selon les saisons, et il est ainsi possible que certains groupes ne couvrent pas leurs besoins à tout moment de l'année.

Afin d'étudier l'adaptabilité humaine à l'environnement tropical humide, une étude a été entreprise entre 1983 et 1986, dans la zone forestière littorale de l'arrondissement de Campo (sud-ouest Cameroun). Cette étude fait

partie d'un vaste programme de recherches sur l'anthropologie alimentaire des populations camerounaises qui couvre toute une série de zones écologiques et économiques au Cameroun. Ce projet pluridisciplinaire et international, inclut des études sur les aspects nutritionnels et métaboliques (consommation alimentaire, variations saisonnières de l'alimentation, de la dépense énergétique et de l'état nutritionnel), les aspects sanitaires (données cliniques et sérologiques...), des études ethnographiques (ethnobiologie, préférences culturelles, perceptions de la valeur nutritionnelle...) et des considérations écologiques (utilisations des sols, influences sur le mode de vie...).

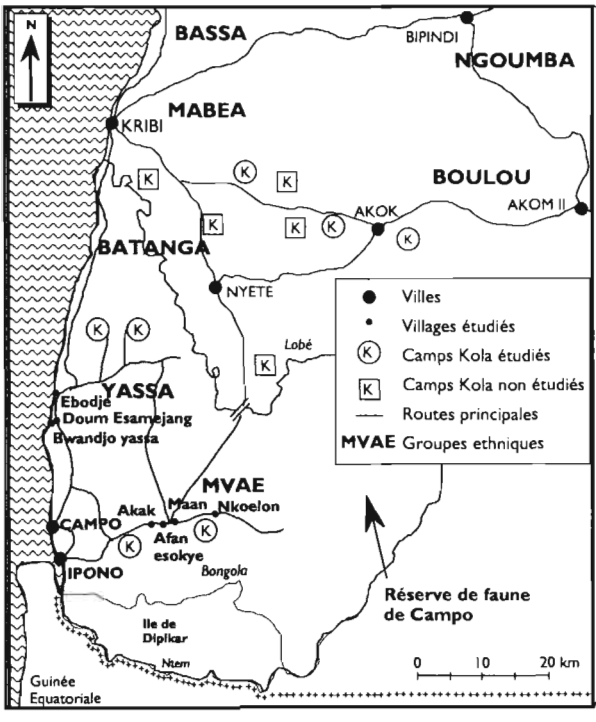
Dans la présente étude il s'agit de comparer – au sein du même écosystème forestier – trois populations qui ont choisi des stratégies de production différentes. Nous présentons ici les données, recueillies entre 1984 et 1985, sur la consommation alimentaire. D'autres contributions du présent ouvrage concernent la dépense énergétique, (Pasquet et Koppert, 1996, chapitre 29), les paramètres biomédicaux (Froment *et al.*, 1996, chapitre 33), et les aspects socioculturels (Garine, 1996, chapitre 54). Les résultats des autres études sur la consommation alimentaire entreprises dans le cadre du projet « Anthropologie alimentaire des populations camerounaises » sont publiés ailleurs (Koppert *et al.*, 1996 ; Rikong Adié *et al.* 1996 ; Sajo Nana *et al.*, 1996).

Les populations et leur environnement

L'arrondissement de Campo est situé dans le sud ouest du Cameroun (2° 30' N et 10° E), sur la côte atlantique, à la frontière avec la Guinée Équatoriale (figure 28.1). Le climat y est de type « équatorial à quatre saisons » avec une grande saison sèche bien marquée et une forte pluviométrie (moyenne de 2 500 mm et 145 jours de pluies entre 1976 et 1988). La température mensuelle moyenne est de 25,6 °C (maximum 28,9 °C ; minimum 22,3 °C).

Cette zone – aux conditions climatiques et phytogéographiques homogènes – est incluse dans une réserve forestière de faune. La population totale de l'arrondissement de Campo en 1990, qui inclut des allochtones travaillant sur les chantiers forestiers et à Campo-ville, était estimée, en 1990, à 4 300 personnes. La densité est faible – autour de 1,3 personnes par km^2. La majorité de la population est installée dans des villages sur les deux axes routiers, nord-sud qui longe la côte, et est-ouest qui suit la rivière Bongola. Trois populations autochtones habitent principalement cette zone, et font l'objet de cette étude :

- Les Yassa de la côte, qui pratiquent la pêche en mer et la culture du manioc ;
- Les Mvae, agriculteurs et chasseurs-piégeurs, dont une partie a quitté la forêt et s'est installée sur la côte ;



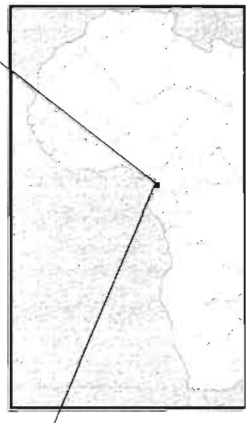


Figure 28.1
La région d'étude dans le sud-ouest du Cameroun et la localisation des groupes ethniques et des villages étudiés.

• Les Pygmées ou pygmoïdes Bakola, traditionnellement chasseurs-cueilleurs, dispersés dans la forêt. Les Bakola (Loung, 1987 ; 1996, chapitre 18 du présent ouvrage) pratiquent actuellement une agriculture rudimentaire, mais ils échangent également du gibier avec leurs voisins agriculteurs pour obtenir des féculents et des produits manufacturés.

Les Yassa vivent au Cameroun et en Guinée Équatoriale. Leur nombre est évalué à 800 au Cameroun. Dans l'arrondissement de Campo on estime la population Mvae à 2 000 personnes, mais ils ne se distinguent pas clairement des autres groupes Beti-Fang. Les Bakola sont moins de 300.

Yassa, Mvae et Bakola sont trois populations de langue bantoue. La langue Yassa est classifiée A30 par Guthrie (1967, 1970), dans le groupe Bubi-Benga, tandis que le Mvae appartient au groupe linguistique Beti-Fang (A70). Les Bakola sont classifiés A80 par Guthrie, dans le groupe Maka-Njem qui inclut les Ngoumba avec qui les Bakola ont migré vers l'ouest dans la seconde partie du dix-neuvième siècle.

Le ménage est l'unité de base socio-économique dans les trois communautés. Il est censé être autonome pour les besoins en nourriture et les be-

Tableau 28.1 | Échantillons et caractéristiques de l'enquête de consommation alimentaire.

Groupe ethnique	Production alimentaire	Nombre de familles	Nombre de jours d'enquête	Nombre de sujets	Nombre de préparations	Nombre de rations
Yassa	Pêche et agriculture	40	691	339	2 823	23 376
Mvae	Chasse et agriculture	40	877	432	4 102	35 832
Bakola	Cueillette et agriculture rudimentaire	33	379	238	2 015	10 884
TOTAL		113	1 947	1 009	8 940	70 092

soins matériels. À l'intérieur des ménages les hommes Yassa s'occupent de la pêche, les hommes Mvae de la capture du gibier (chasse et surtout piégeage) tandis que les femmes se consacrent à l'agriculture et aux travaux domestiques (Pasquet et Koppert, 1996, chapitre 29 du présent ouvrage). Chez les Bakola les hommes comme les femmes s'occupent de la chasse, de la cueillette et d'une agriculture rudimentaire basée sur le manioc.

Matériel et méthodes

L'enquête sur la consommation alimentaire a été effectuée sur un échantillon de 40 familles Yassa dans 2 villages, 40 familles Mvae (15 dans un village sur la côte et 25 dans 4 villages de la forêt), et 33 familles Bakola dans 8 campements. Un échantillon de ménages a été tiré au sort dans les grands villages

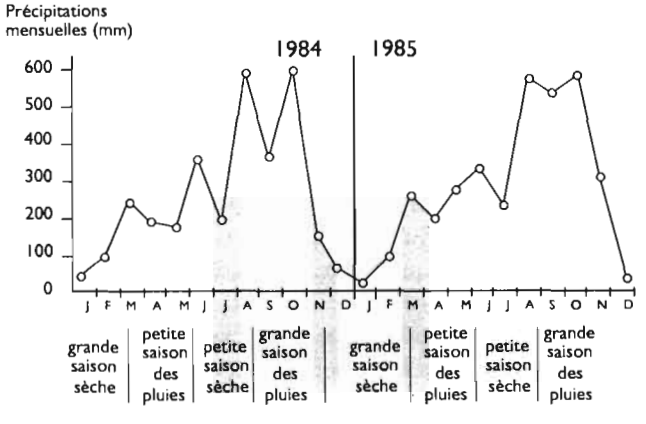


Figure 28.2 | Les trois périodes de l'enquête alimentaire (en grisé) en relation avec les variations saisonnières exprimées par les précipitations mensuelles en 1984 et 1985.

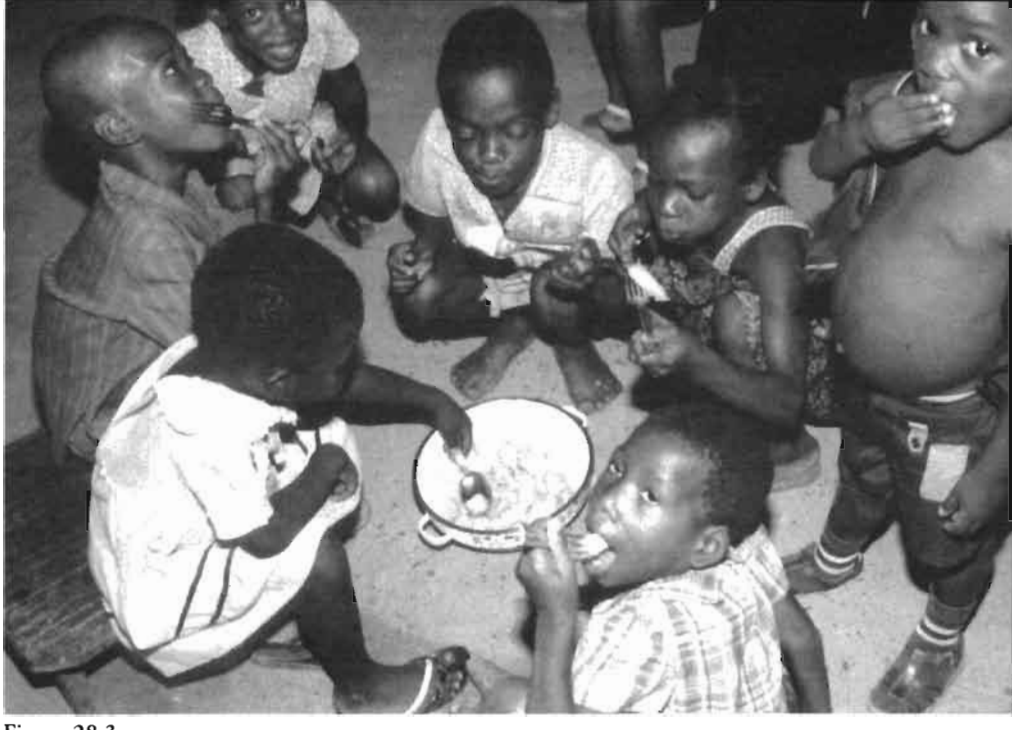


Figure 28.3
Partage d'un plat collectif par un groupe d'enfants mvae (Photo C.M. Hladik).

Yassa et le village Mvae de la côte ; tous les autres villages et campements ont été enquêtés dans leur ensemble. Des précisions sur les échantillons sont fournies dans le tableau 28.1.

Comme pour la plupart des enquêtes alimentaires dans des pays tropicaux, nous avons opté pour la méthode pondérale (Koppert, 1996 ; Koppert et Hladik, 1989). Un assistant local, muni d'une balance, était assigné à chacun des ménages. La taille des ménages variait entre 5 et 20 membres. Chaque ménage a été suivi au cours de trois passages de chacun sept jours, lors de trois saisons différentes : la petite saison sèche (juillet-août), la grande saison des pluies (novembre-décembre) et la petite saison des pluies (mars-avril) qui est également la saison de l'assolement des champs (figure 28.2).

Dans chaque foyer, les ingrédients utilisés, les plats préparés et les portions distribuées ont été pesés. Les restes après repas, et les plats reçus ou offerts ont été pris en compte dans l'enquête. La nourriture et les boissons prises hors repas ont été estimées par interrogatoire.

La composition du régime alimentaire a été calculée en utilisant des tables de composition alimentaire locales et internationales (Leung *et al.*, 1970 ; Bergeret et Masseyeff, 1958 ; Chatfield, 1964 ; Favier *et al.*, 1971 ; Laure, 1974 ; Pele et Leberre, 1966 ; Toury *et al.*, 1958). Des corrections pour la teneur en eau de certains aliments ont été faites (pour exemple : bâtons de manioc pour chacune des populations).

Tableau 28.2 | Catégories de consommateurs et coefficients de pondération estimés après dix itérations et leur comparaison avec la pondération basée sur les apports caloriques recommandés par la FAO (la categorie 7 – hommes 20-39 ans – est considérée comme le standard).

Catégorie	Classe d'âge	Yassa	Mvae	Kola	FAO %	FAO kcal
Enfants						
1	1-3	39 %	47 %	36 %	45 %	1 350
2	4-6	42 %	53 %	42 %	60 %	1 800
3	7-9	59 %	65 %	62 %	73 %	2 190
Garçons						
4	10-12	66 %	73 %	43 %	87 %	2 610
5	13-15	83 %	63 %	52 %	96 %	2 880
6	16-19	79 %	86 %	60 %	102 %	3 060
Hommes						
7	20-39	100 %	100 %	100 %	100 %	3 000
8	40-49	112 %	134 %	99 %	95 %	2 850
9	50+	115 %	111 %	98 %	86 %	2 580
Filles						
10	10-12	63 %	59 %	49 %	78 %	2 340
11	13-15	68 %	79 %	39 %	83 %	2 490
12	16-19	76 %	95 %	79 %	77 %	2 310
Femmes						
13	20-39	88 %	94 %	89 %	73 %	2 190
14	40-49	84 %	106 %	100 %	69 %	2 070
15	50+	80 %	115 %	91 %	63 %	1 890

Calcul de la ration individuelle

Les données de consommation alimentaire décrites dans la littérature concernent en général la « consommation *per capita* » (*cf.* par ex. Périssé, 1966) : la ration totale divisée par le nombre de consommateurs. Cette donnée n'est pas très instructive pour comparer différents groupes, puisque les besoins moyens d'une population varient en fonction de sa structure démographique, des caractéristiques anthropométriques des individus qui la composent et de leur mode de vie. Comme de nombreux autres groupes humains en Afrique, Yassa, Mvae et Bakola consomment en groupe la plupart des plats préparés (Garine, 1989 ; Koppert, 1996). Traditionnellement, les hommes adultes mangent seuls ou avec d'autres hommes, les femmes avec d'autres femmes et les petits enfants, et les enfants plus grands avec d'autres enfants de leur classe d'âge (figure 28.3) ; mais il est aussi possible que toute une famille mange dans le même plat.

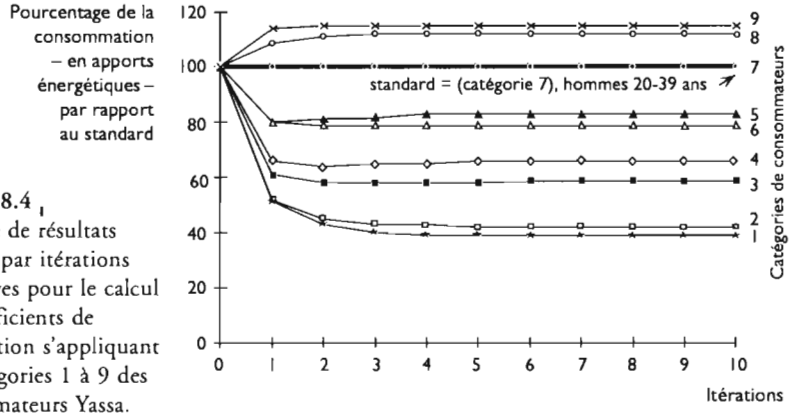


Figure 28.4
Exemple de résultats obtenus par itérations successives pour le calcul des coefficients de pondération s'appliquant aux catégories 1 à 9 des consommateurs Yassa.

Afin d'estimer la consommation individuelle, nous avons développé une méthode inspirée de l'idée de Cresta (Cresta, 1970) concernant la répartition intra-familiale de la nourriture et selon laquelle « la quantité de nourriture consommée en commun par un groupe d'individus est fonction de la composition en âge et en sexe de ce groupe ». Ainsi, la teneur énergétique de tous les plats pesés – cf. tableau 28.1 – a été calculée et utilisée afin d'estimer la répartition calorique entre les 15 catégories biologiques définies par la FAO (tableau 28.2) pour ses recommandations nutritionnelles (FAO/OMS, 1974).

La méthode de calcul est itérative. À la première itération, chaque plat est réparti à parts égales entre ses consommateurs, indépendamment de leur sexe et de leur âge. Les quantités moyennes ainsi obtenues pour chaque catégorie biologique sont exprimées en pourcentage de la ration de la catégorie hommes de 20 à 39 ans utilisée comme référence. Dès ce premier calcul on constate d'importantes disparités entre les quantités consommées par les différentes catégories d'individus (figure 28.4) et qui traduisent l'attribution différentielle des plats par la ménagère à chacun des groupes – on donne évidemment davantage de nourriture à un groupe de trois hommes qu'à un groupe de trois enfants. La deuxième itération consiste à préciser la part de chaque consommateur d'un groupe, en pondérant en fonction des rations moyennes obtenues par le premier calcul. Cette deuxième estimation ne sera différente que pour les groupes de consommateurs composés de membres de différentes catégories. Les nouveaux pourcentages calculés sont ensuite utilisés pour un troisième calcul et ainsi de suite. Avant dix itérations (six itérations chez les Yassa), un équilibre est atteint.

Résultats

Description du régime alimentaire – consommation individuelle moyenne

Le manioc (*Manihot esculenta*) est la nourriture de base pour les trois populations ; le poisson et la viande de chasse les principaux plats d'accompagnement. Le manioc est utilisé sous différentes formes. Le « bâton de manioc » (du manioc trempé et écrasé, emballé dans des feuilles et cuit à l'étuvée) est la forme la plus importante pour les trois groupes. Yassa et Bakola utilisent en outre souvent la farine de manioc, Mvae et Bakola le manioc doux cuit à l'étuvée. D'autres aliments féculents telles les ignames (*Dioscorea* spp.), le macabo (*Xanthosoma sagittifolium*), le plantain (*Musa paradisiaca*), le fruit de l'arbre à pain (*Artocarpus altilis*) et les bananes douces vertes (*Musa sapientum*) ne contribuent qu'à 10 à 15 % du total des aliments de base (figure 28.5A).

La figure 28.5C montre que l'essentiel de la nourriture d'origine animale est le poisson pour les populations de la côte et le gibier pour les populations de la forêt. Le total viande + poisson est élevé. Il varie entre 178 g par personne et par jour pour les Mvae de la côte et 218 g pour les Pygmées Bakola, les Yassa en consomment 194 g et les Mvae de la forêt 202 g. La consommation de produits carnés n'est pas seulement élevée, elle est également régulière et l'on mange poisson ou viande au moins deux jours sur trois. Ainsi, pendant la période d'enquête, les Yassa en préparaient 89 % des jours d'observation, les Mvae de la côte 70 %, les Mvae de la forêt 64 % et les Bakola 69 %.

Les légumes et fruits ne sont consommés en quantités significatives que par les Mvae (au total 65 g de légumes, dont 50 g de feuilles de manioc). Pour les Yassa, qui consomment seulement 14 g de légumes par jour, le plus fréquent est un condiment, le piment rouge (*Capsicum* spp.) : dont ils consomment 6 g par jour. Parmi les aliments lipidiques, la « pulpe de palme », extraite du péricarpe de la noix de palme (*Elaeis guineensis*) est de loin le plus représenté. On l'additionne aux plats de légumes et à ceux qui contiennent du poisson ou de la viande, surtout si ces derniers sont fumés. Les Mvae utilisent comme noix et graines surtout les arachides (*Arachis hypogea*) et les graines de concombre (*Cucumeropsis mannii*) ; les autres populations de petites quantités de graines de concombre. Cependant, leur consommation est faible et très saisonnière (juillet-août).

Partage des plats – Consommation par catégories de sexe et d'âge

Les résultats des estimations de la consommation par itérations successives traduisent à la fois ce que les femmes attribuent comme nourriture à un groupe de consommateurs par rapport à ses besoins et son rang social, et ce

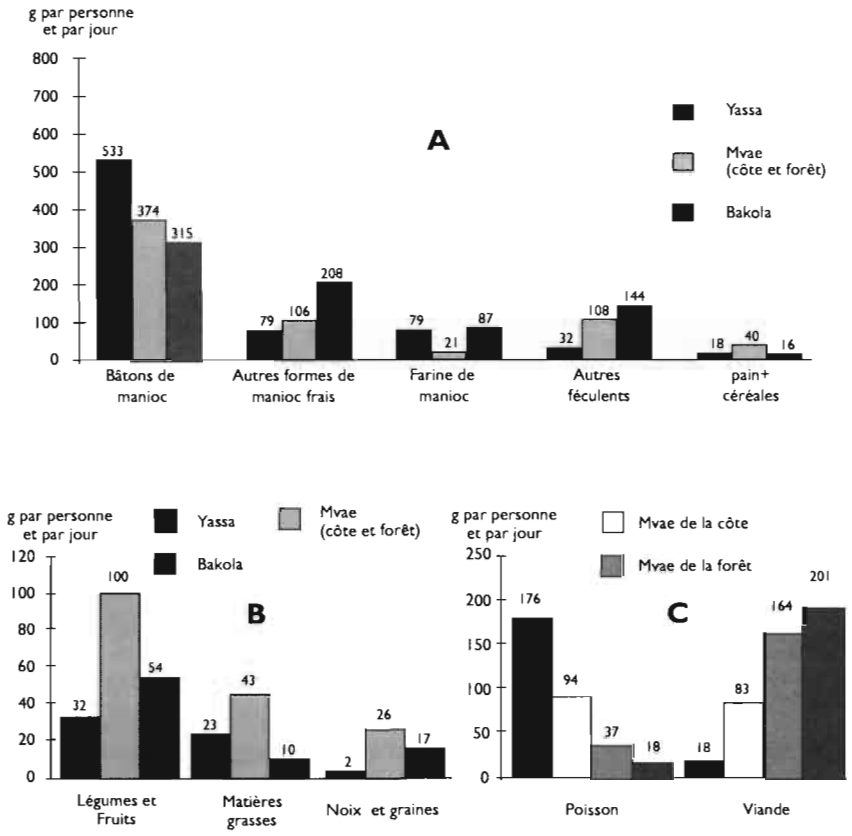


Figure 28.5
Consommation moyenne (en g par personne et par jour) chez les Yassa, Mvae et Bakola de (A) féculents, (B) d'aliments d'origine végétale et (C) d'origine animale (Mvae de la côte et de la forêt séparés). Moyenne des consommations individuelles des convives âgés d'au moins 1 an.

que ces catégories mangent effectivement, puisqu'il peut y avoir des restes, ou bien quelqu'un peut avoir demandé une deuxième portion. Les coefficients obtenus dans les trois populations sont comparés aux coefficients calculés d'après les apports recommandés de la FAO/OMS (1974) au tableau 28.2. Il est évident d'après ce tableau que dans toutes les populations la ration des enfants est inférieure à ce qu'elle devrait être selon la FAO, tandis que les hommes et les femmes adultes ont une ration supérieure à ce que l'on pouvait attendre.

L'inégalité alimentaire entre les différentes catégories biologiques n'est pas seulement quantitative ; elle est aussi qualitative. Nous avons calculé la distribution pondérale de certains types d'aliments entre les consommateurs des trois populations regroupés en 5 catégories de sexe et d'âge. Celle-ci est pré-

Tableau 28.3 | Consommation (en grammes par jour et par personne) par les Yassa, Mvae et Bakola pour des catégories de sexe et d'âge (moyenne des 3 passages, ± écart type de la moyenne).

	n=	Céréales	Féculents	Aliments lipidiques	Légumes et fruits	Viande	Poisson	Viande et poisson
Enfants 1-9 ans								
Yassa	111	18 ± 2	494 ± 14	14 ± 1	20 ± 3	7 ± 1	102 ± 4	109 ± 4
Mvae	111	31 ± 3	422 ± 15	34 ± 2	61 ± 4	78 ± 6	38 ± 3	116 ± 5
Bakola	47	11 ± 2	387 ± 18	9 ± 1	31 ± 5	112 ± 12	11 ± 2	124 ± 11
Garçons 10-19 ans								
Yassa	39	16 ± 4	752 ± 29	26 ± 4	39 ± 7	10 ± 3	168 ± 11	178 ± 11
Mvae	42	52 ±10	531 ± 21	45 ± 4	95 ± 11	97 ± 10	57 ± 5	155 ± 9
Bakola	23	14 ± 3	544 ± 49	18 ± 5	37 ± 7	119 ± 21	12 ± 3	131 ± 20
Filles 10-19 ans								
Yassa	38	15 ± 3	688 ± 30	25 ± 4	38 ± 12	16 ± 7	154 ± 8	170 ± 9
Mvae	57	37 ± 6	581 ± 27	54 ± 5	87 ± 8	129 ± 11	43 ± 8	172 ± 12
Bakola	18	6 ± 4	563 ± 50	20 ± 5	46 ± 11	114 ± 23	16 ± 3	130 ± 22
Hommes 20 ans et plus								
Yassa	62	17 ± 4	1012 ± 26	36 ± 3	37 ± 3	30 ± 5	265 ± 11	295 ± 11
Mvae	96	46 ± 5	774 ± 21	96 ± 8	121 ± 8	196 ± 11	75 ± 7	271 ± 11
Bakola	72	19 ± 4	965 ± 41	36 ± 4	60 ± 7	285 ± 24	21 ± 4	306 ± 24
Femmes 20 ans et plus								
Yassa	89	20 ± 3	808 ± 18	30 ± 2	39 ± 3	28 ± 5	218 ± 9	246 ± 8
Mvae	126	40 ± 4	691 ± 21	91 ± 7	125 ± 7	133 ± 8	83 ± 6	216 ± 7
Bakola	79	18 ± 3	856 ± 32	31 ± 3	71 ± 7	220 ± 17	20 ± 3	241 ± 17
Population totale								
Yassa	339	18 ± 1	723 ± 14	25 ± 1	32 ± 2	18 ± 2	176 ± 5	194 ± 5
Mvae	432	40 ± 2	611 ± 11	68 ± 3	100 ± 3	129 ± 5	62 ± 3	191 ± 5
Bakola	239	16 ± 2	744 ± 23	26 ± 2	54 ± 4	201 ± 11	18 ± 2	218 ± 11

sentée au tableau 28.3. Pour être plus instructives, ces données doivent être rapportées à la consommation en énergie, présentée dans le tableau 28.4. Ainsi, par exemple, les jeunes enfants Yassa mangent 109 g de poisson ou de viande pour une ration énergétique de 1 255 kcal (soit 87 g pour 1 000 kcal), tandis que les hommes adultes Yassa mangent 295 g de nourriture carnée pour 2 731 kcal (108 g pour 1 000 kcal). Nous pouvons donc exprimer la ration des enfants par le rapport 87/108 (soit 80 %) de ce qui serait attendu si tous les aliments étaient répartis équitablement. La figure 28.6 montre la variation de ce rapport entre les différentes catégories de consommateurs pour chacune des deux grandes composantes du régime : féculents d'une part, viande et poisson d'autre part. Celle-ci montre clairement que les femmes et les enfants sont défavorisés dans leur alimentation avec une ration carnée inférieure à la prévision dans toutes les populations, tandis que leur ration en féculents est relativement élevée.

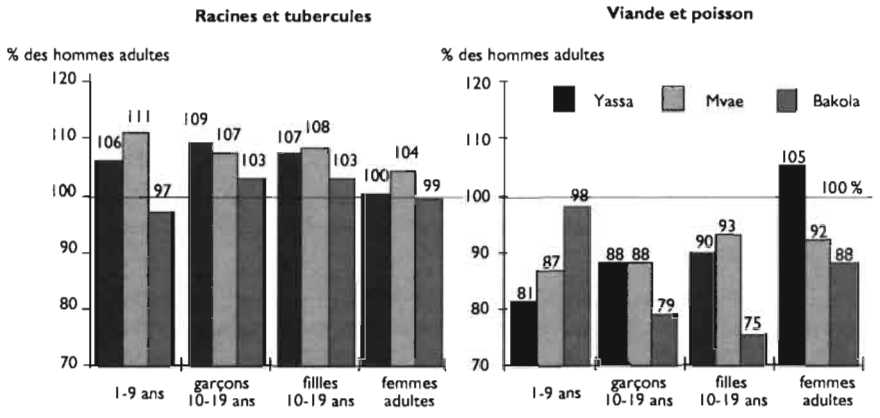


Figure 28.6
Consommation relative de racines et tubercules (gauche) et de viande et poisson (droite) dans la ration de différents groupes de sexe et d'âge (en pourcentage de celui de l'homme adulte) chez les Yassa, Mvae et Bakola.

Cette répartition inégale des aliments entre catégories de sexe et d'âge a évidemment une influence sur la valeur nutritionnelle du régime. La figure 28.7 montre la « densité protéique » (g par 1 000 kcal) du régime alimentaire selon la population et la catégorie de sexe et d'âge. Cette figure tient compte de l'ensemble des groupes d'aliments. On constate la ration faible en aliments de bonne qualité nutritionnelle allouée aux enfants Yassa et aux adolescents des trois populations.

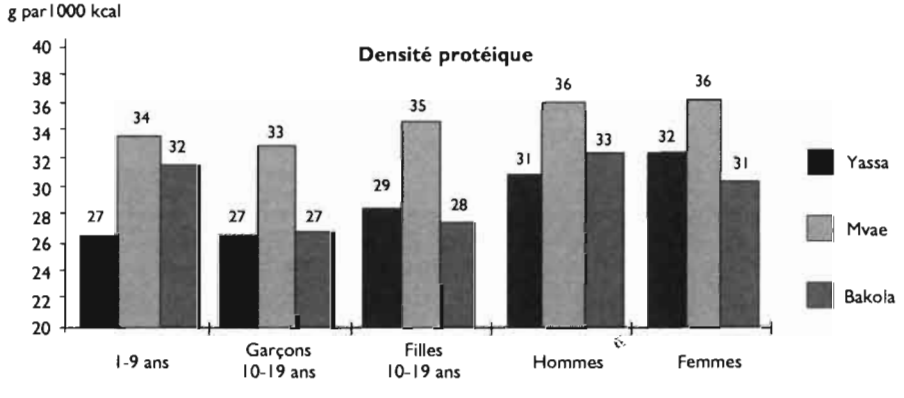


Figure 28.7
Densité protéique (en grammes pour 1 000 kcal) de la ration de différentes catégories de sexe et d'âge chez les Yassa, Mvae et Bakola.

Tableau 28.4. Consommation et couverture des besoins en énergie, et consommation en macronutriments (en g), pour les différentes catégories biologiques (moyenne ± écart type de la moyenne).

		Énergie			Macronutriments		
	n=	kcal	% DER[a]	% besoins[b]	Protéines	Lipides	Glucides
Enfants 1-9 ans							
Yassa	111	1 255 ± 30		92	33,3 ± 1,1	13,6 ± 0,6	247 ± 6
Mvae	111	1 204 ± 32		86	40,5 ± 1,7	24,9 ± 1,3	206 ± 6
Bakola	47	967 ± 40		85	30,5 ± 2,3	10,2 ± 1,0	186 ± 8
Garçons 10-19 ans							
Yassa	39	1 869 ± 60	142	86	49,7 ± 2,3	20,9 ± 1,6	366 ± 12
Mvae	42	1 569 ± 70	120	72	51,6 ± 3,2	33,3 ± 2,7	267 ± 10
Bakola	23	1 281 ± 97	101	61	34,3 ± 4,2	12,8 ± 1,7	255 ± 20
Filles 10-19 ans							
Yassa	38	1 739 ± 48	140	89	49,7 ± 2,9	19,9 ± 1,7	337 ± 11
Mvae	57	1 665 ± 67	131	83	58,0 ± 3,5	35,0 ± 2,3	282 ± 11
Bakola	18	1 335 ±118	117	74	36,7 ± 5,1	14,0 ± 2,5	264 ± 21
Hommes 20 ans et plus							
Yassa	62	2 731 ± 70	179	108	84,4 ± 2,8	32,2 ± 1,9	499 ± 12
Mvae	96	2 446 ± 66	158	102	88,4 ± 3,2	58,5 ± 3,1	388 ± 9
Bakola	72	2 351 ± 94	168	104	76,4 ± 4,6	27,8 ± 1,9	442 ± 19
Femmes 20 ans et plus							
Yassa	89	2 171 ± 42	172	103	70,2 ± 2,1	27,4 ± 1,3	398 ± 8
Mvae	126	2 112 ± 44	167	100	76,4 ± 2,4	52,2 ± 2,3	338 ± 7
Bakola	79	2 106 ± 79	180	108	64,2 ± 3,9	24,4 ± 1,8	402 ± 15

[a] DER : Dépense énergétique de repos calculée à partir de l'âge et du poids corporel d'après FAO/OMS/UNU (1986)

[b] en tenant compte de recommandations FAO/OMS/UNU (1986) en matière de besoins énergétiques : (1) enfants de 1 à 9 ans : par âge et par kg de poids corporel ; (2) adolescents 10-19 ans : sur la base d'une dépense énergétique « désirable » de 1,66 et 1,58 fois la dépense de repos chez les garçons et les filles respectivement ; (3) adultes : sur la base du niveau d'activité physique moyen effectivement observé, soit respectivement 1,66 et 1,65 DER chez les hommes et les femmes Yassa ,1,58 et 1,69 DER chez les hommes et les femmes Mvae (Pasquet et Koppert, 1996, chapitre 29 du présent ouvrage), 1,62 et 1,64 DER chez les hommes et les femmes Bakola (Koppert et Pasquet, estimations non publiées).

Énergie et nutriments

Le tableau 28.4 présente la consommation moyenne en énergie, protéines, lipides et glucides pour les différentes catégories biologiques. La consommation énergétique journalière individuelle moyenne est d'environ 1 800-1 900 kcal dans les trois populations : 1 890 pour les Yassa, 1 840 pour les Mvae et 1 820 pour les Bakola. La consommation protéique est de 50 à 60 g par jour : 51 g pour les Yassa, 57 g pour les Mvae et 56 g pour les Bakola. La consommation lipidique de 22 g chez les Yassa, 42 g chez les Mvae et 21 g chez les Bakola.

Tableau 28.5 Variation saisonnière de la consommation énergétique (kcal *per capita*) et des produits carnés (g *per capita*) de l'alimentation des Yassa, des Mvae et des Bakola.

	Yassa			Mvae			Bakola		
	n=	kcal	poisson et viande	n=	kcal	poisson et viande	n=	kcal	poisson et viande
Juillet-août	215	1 911 ± 51	185 ± 7	415	1 821 ± 39	180 ± 7	160	1 911 ± 69	231 ± 18
Nov.-déc.	222	1 892 ± 47	211 ± 8	271	1 864 ± 45	210 ± 8	131	1 690 ± 66	207 ± 11
Mars-avril	217	1 868 ± 48	183 ± 8	295	1 804 ± 40	178 ± 6	107	1 953 ± 86	236 ± 15
Niveau de signification		NS	*		NS	**		*	NS

** différence significative ($p<0,01$) ; * ($p<0,05$) ; NS = non significatif entre les saisons.

Si les besoins énergétiques sont couverts chez les adultes, ceci est loin d'être le cas chez les enfants, tout du moins au regard des recommandations actuelles des comités d'experts internationaux FAO/OMS/UNU. Cette faible consommation alimentaire des enfants va de pair avec une croissance ralentie par rapport au standard NCHS (Froment et Koppert, 1991).

Variations saisonnières de l'alimentation

Dans les populations forestières du sud Cameroun, la consommation alimentaire varie peu d'une saison à une autre (tableau 28.5). Ce qui contraste, par exemple, avec ce qu'on observe dans les populations de la partie sahélienne du pays où le cycle agricole est discontinu (Garine et Koppert, 1988 ; Koppert *et al.*, 1996). Seuls les Bakola montrent une diminution significative de la ration énergétique vers la fin de la saison des pluies, avec des apports en viande et poisson constants. En revanche, pour les Yassa comme pour les Mvae, celle-ci est une période d'abondance relative de produits d'origine animale.

Un régime équilibré ?

Dans toutes les populations, la nourriture de base est la principale source d'énergie tandis que poisson et viande sont les principales sources de protéines. On observe pourtant que les Mvae, avec leur plus forte consommation de légumes et d'aliments riches en lipides, ont une alimentation plus équilibrée que celle des Yassa ou des Bakola (figure 28.8).

Des régimes alimentaires basés sur les racines et tubercules, singulièrement le manioc, sont connus pour être pauvres en protéines et en autres macro et micronutriments. Cette pauvreté est corrigée dans ces populations par une consommation importante de protéines animales issues du poisson et du gibier, qui fournissent 88 % des protéines des Yassa, 70 % de celles des Mvae et 78 % de celles des Bakola.

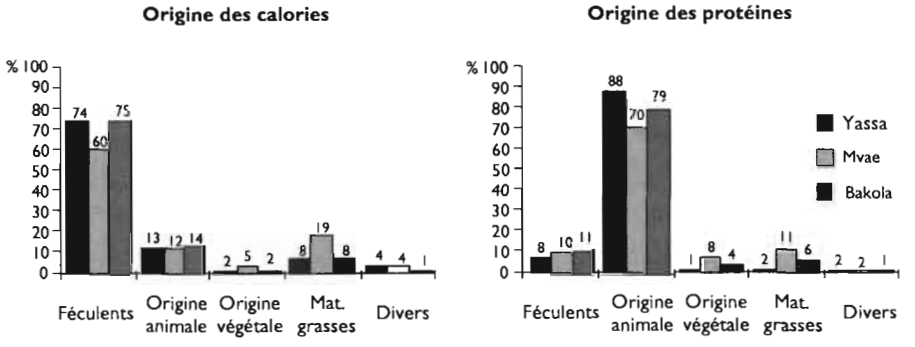


Figure 28.8
Contribution des groupes d'aliments à la teneur en kcal (à gauche) et en protéines (à droite) du régime chez les Yassa, Mvae et Bakola.

De la nourriture sauvage, cultivée et importée

La nourriture peut également être classifiée par son mode d'obtention : cueillette, importation, production locale, pêche et/ou chasse (figure 28.9). Les trois populations sont encore largement autosuffisantes en matière de production alimentaire : plus de 80 % de l'énergie alimentaire est fournie par la production locale, 3 à 5 % provient de l'extérieur de la zone et 12 à 15 % vient de la pêche et de la chasse (*cf.* également Garine, 1996, chapitre 54 du présent ouvrage).

Pêche et chasse fournissent la majeure partie des protéines du régime. Par contre, la part des ressources de cueillette pour la nourriture végétale est très faible, même pour les pygmées Bakola. Les produits de ramassage sont des champignons (environ 5 g par jour pour les Yassa et Mvae, 3 g pour les

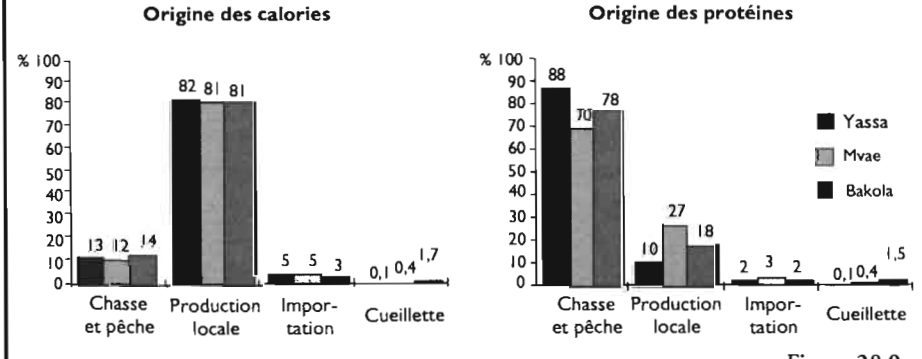


Figure 28.9
Contribution des aliments, selon leur mode d'acquisition, à la teneur énergétique et protéique du régime des Yassa, des Mvae et des Bakola.

Figure 28.10
Pesée de la consommation alimentaire par un enquêteur local dans un campement temporaire de Pygmées Bakola (Photo E. Dounias).

Bakola), quelques ignames sauvages (moins de 1 % de la nourriture de base des Bakola) et quelques noix et graines (*Irvingia gabonensis, Panda oleosa* et *Poga oleosa*; les deux dernières consommés uniquement par les Bakola). Aucune feuille ou légume sauvages ne sont utilisés de façon régulière. Des variations saisonnières sont importantes dans ce domaine: par exemple, les amandes de mangue sauvage (*Irvingia gabonensis*) sont présentes dans 3-5 % des plats en juillet-août et absentes pendant le reste de l'année.

Une des raisons de la sous-exploitation des ressources de la forêt pourrait résider dans l'emploi du temps chargé des femmes et leur charge de travail élevée. Celles-ci consacrent beaucoup de temps aux activités ménagères et agricoles (*cf.* Pasquet et Koppert, 1996, chapitre 29 du présent ouvrage) et, pour avoir une influence significative sur l'alimentation, les produits sauvages devraient être ramassés régulièrement, sinon de façon journalière. Pour que cela soit possible, ces aliments sauvages doivent être présents en grandes quantités dans des territoires bien délimités et situés pas trop loin du village ou du campement. Les hommes Mvae et Bakola utilisent en fait davantage d'aliments sauvages lorsqu'ils partent à la chasse et sillonnent la forêt à la recherche de gibier. Dans ce but ils retiennent les sites où ils trouvent des aliments intéressants.

Tableau 28.6 Comparaison du contenu énergétique et de la qualité protéique de l'alimentation des Yassa, des Mvae et des Bakola avec d'autres populations forestières africaines. (Sources : Périssé, 1966 ; Pondi *et al.*, 1989).

	per capita kcal	Protéines totales (g)	Protéines par 1 000 kcal (g)	% des protéines d'origine animale
Cette étude :				
Yassa	1 891	51	27	88
Mvae	1 839	57	31	70
Bakola	1 816	56	31	78
Autres populations camerounaises :				
Douala	1 719	55	32	57
Evodoula	1 634	40	25	27
Batouri	1 611	31	19	32
Autres populations africaines :				
République Centrafricaine	2 224	42	19	38
Côte d'Ivoire	2 165	55	34	25
Congo	2 043	46	22	43
Togo	2 031	41	20	20
Gabon	1 989	69	35	59
Ouganda	1 826	39	22	9
Nigeria	1 785	46	26	4

Les données de Périssé ont été agrégées afin d'obtenir les valeurs moyenne pour chaque pays.

En fait, les produits de la forêt sont utilisés en petites quantités, car ils servent davantage comme condiments que comme aliments. Ils sont aussi peu importants caloriquement que du point de vue protéique. L'écart entre ce que les populations connaissent comme produits végétaux comestibles et ce qu'elles utilisent effectivement témoigne du changement récent vers la commodité et la sécurité que procurent les produits cultivés, loin de l'incertitude et des difficultés que représente la cueillette des produits sauvages.

Comparaison avec d'autres populations forestières d'Afrique tropicale

Le tableau 28.6 présente des données comparatives sur l'alimentation de populations camerounaises et d'autres pays d'Afrique en zone forestière humide. On constate que la consommation calorique des Yassa, Mvae et Bakola se situe dans la moyenne, mais que leur consommation protéique est élevée, seulement dépassée par celle des populations rurales de la Côte d'Ivoire et du Gabon. Si on compare nos chiffres avec ceux des populations rurales camerounaises étudiées dans les années cinquante à Evodoula et à Batouri,

on constate que la consommation actuelle en énergie et en protéines est beaucoup plus importante. La comparaison en termes de « densité protéique » (g par 1 000 kcal) et de proportion de protéines d'origine animale montre que celles-ci sont exceptionnellement élevées dans les populations camerounaises étudiées ici.

Conclusions

Le régime alimentaire des trois populations côtières et forestières du Cameroun est proche des recommandations pour les adultes (FAO/OMS/UNU, 1986) et caractérisé par une très forte consommation de denrées d'origine animale. Les variations saisonnières observées sont significatives uniquement dans le cas des Bakola, à la fin de la grande saison des pluies (environ 250 kcal de moins *per capita* que pendant les autres périodes).

La répartition intra-familiale de la nourriture n'est pas équitable, les hommes reçoivent relativement plus de produits carnés et moins de féculents. Le contraire est vrai pour les enfants, les femmes et les adolescents des deux sexes, qui ont particulièrement besoin d'apports de bonne qualité pour assurer correctement la croissance, la grossesse et la lactation.

Le régime alimentaire est basé sur le manioc et le poisson ou la viande, avec un déficit en aliments végétaux, surtout chez les Yassa. Les trois populations ont actuellement une alimentation raisonnablement riche en énergie avec des protéines de haute qualité, mais le devenir de la région peut compromettre cette alimentation. En fait, l'avenir des activités de pêche des Yassa semble mieux assuré que celui des activités de chasse des Mvae et Bakola. L'exploitation forestière, la croissance démographique et l'exportation du gibier vers les villes et les projets agro-industriels, peuvent facilement et rapidement diminuer la densité du gibier dans cette forêt qui est d'ailleurs officiellement décrétée une réserve de faune.

La protection effective de la forêt, en tant qu'habitat du gibier essentiel pour l'alimentation des Mvae et des Bakola, est importante pour éviter que ces populations ne se retrouvent avec un régime réduit de 80 % de ses protéines. La faible consommation de produits végétaux provenant des champs et de la forêt autres que les féculents fait qu'aucun aliment d'origine végétale actuellement consommé ne peut remplacer le gibier comme source de protéines. Il est important que ces populations développent l'utilisation d'une gamme plus étendue d'aliments ramassés et cultivés. L'augmentation de la disponibilité de poisson de mer frais ou fumé dans toute la région est recommandée comme autre voie pour assurer la pérennité d'un approvisionnement alimentaire de qualité.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Ministère de la Recherche Scientifique et Technique du Cameroun (Institut des Sciences Humaines ; Centre de Nutrition de l'IMPM – Yaoundé), la commission des Communautés Européennes (Programme STD), l'ORSTOM (Paris et Yaoundé) et le CNRS (Paris) qui ont contribué au financement du travail sur le terrain de Campo.

Bibliographie

Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119

Barrau, J. (1986). Les Hommes et les forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Série A, Zoologie, **132**, 289-296

Bergeret, B. et Masseyeff, R. (1958). Composition chimique de quelques aliments peu connus du Cameroun. *Qual. Plant. et Mat. Vég.* **3-4**, 202–209

Chatfield, Ch. (1964). *Table de compositions des aliments (minéraux et vitamines) pour l'usage international.* (Rome : Études de la FAO)

Cresta, M. (1970). Méthodes nouvelles d'estimation de la consommation alimentaire par classe d'âge à partie des données familiales globales. *Bulletin de Nutrition*, **8**, 41-53

FAO/OMS (1974). *Manuel sur les besoins nutritionnels de l'Homme*. Série monographies n° 61 (Geneva : OMS)

FAO/OMS/UNU (1986). *Besoins énergétiques et besoins en protéines. Rapport d'une consultation conjointe d'experts FAO/OMS/UNU*. Série de Rapports techniques 724 (Geneve : OMS)

Favier, J.-C., Chevassus-Agnès, S. et Gallon G. (1971). La technologie traditionnelle du manioc au Cameroun : Influence sur la valeur nutritive. *Annales de la Nutrition et de l'Alimentation.* **25**, 1–59

Froment, A., Koppert, G.J.A. et Loung, J-F. (1996). Bien manger, vivre bien: état nutritionnel et santé des populations forestières du Cameroun. *Chapitre 33 du présent ouvrage*, pp. 559–568

Froment, A. et Koppert, G. (1991). Une évaluation biologique du développement économique est-elle possible ? *Cahier Sciences Humaines* **27**, 193–204

Garine, I. de (1989). Organisation des repas, valeur attribuée aux aliments et structures socio-économiques. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. and Garine, I. de (eds), *Se nourrir en forêt équatoriale*, pp. 78-82 (Paris : UNESCO/CNRS)

Garine, I. de (1996). Préférences alimentaires et ressources de la forêt camerounaise. *Chapitre 54 du présent ouvrage*, pp. 857–874

Garine, I. de et Koppert, G. (1988). Coping with seasonal fluctuations in food supply among savanna populations: the Massa and Mussey of Chad and Cameroon. In Garine, I. de and Harrison, G.A. (eds), *Coping with uncertainty in food supply*, pp. 210-259 (Oxford : Clarendon Press)

Guthrie M. (1967-1970). *Comparative Bantu: An introduction to the comparative linguistics and prehistory of the Bantu languages* (London: Gregg Press Ltd)

Hudson G.J., (1995). Food intake in a West African village. Estimation of food intake from a shared bowl. *British Journal of Nutrition*, 73, 551-569

James, W.P.T. et Schofield, E.C. (1990). *Human energy requirements. A manual for planners and nutritionists*, (Oxford: Oxford Medical Publications)

Koppert, G.J.A., (1996). Méthodologie de l'enquête alimentaire. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp 89-98 (Paris : l'Harmattan-ORSTOM)

Koppert, G.J.A. Rikong Adié, H., Gwangwa'a, S., Sajo Nana, E., Matze, M., Pasquet, P., Froment, A. et Garine, I. de (1996). La consommation alimentaire dans différentes zones écologiques et économiques du Cameroun In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 237-254. (Paris : l'Harmattan-ORSTOM).

Koppert, G. et Hladik, C.M. (1989). Mesure de la consommation alimentaire. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. and Garine, I. de (eds), *Se nourrir en forêt équatoriale*, pp. 59-63 (Paris : UNESCO/CNRS)

Laure J. (1974). *Valeur nutritionnelle des produits de la pêche, conservés artisanalement au Cameroun*. (Paris : Orstom)

Leung, W.T.W., Busson, F. et Jardin, C. (1970). *Table de composition des aliments à l'usage de l'Afrique*. (Rome : FAO)

Loung, J-F. (1987). Le nom authentique du groupe Pygmée de la région côtière camerounaise. *Revue de Géographie du Cameroun*, 7, 81-94

Loung, J.-F. (1996). Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de la forêt équatoriale. *Chapitre 18 du présent ouvrage*, pp. 325–335

Maret, P. de (1985). Recent archaeological research and dates from Central Africa. *Journal of African History*, 26, 129–148

Pasquet, P. et Koppert, G.J.A. (1996). Budget-temps et dépense énergétique chez les essarteurs forestiers du Cameroun. *Chapitre 29 du présent ouvrage*, pp. 497–510

Pele, J. et Leberre, S. (1966). Les aliments d'origine végétale au Cameroun. (Yaoundé : Centre Orstom)

Périssé, J. (1966). *L'alimentation en Afrique intertropicale. Etude critique à partir des enquêtes de consommation* (Rome : Division de la Nutrition, FAO)

Pondi, O., Rikong Adié, H., Koppert, G. et Sajo Nana E. (1989). *Le rôle de la femme dans l'alimentation, la nutrition et la production agricole* (Yaoundé : Centre de Nutrition)

Rikong Adié, H., Sajo Nana, E., Koppert, G. et Pondi Njiki, O. (1996). Alimentation et état nutritionnel en zone rurale, exemple d'une zone cacaoyère : Evodoula. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique*

intertropicale : du biologique au social, pp 301-316 (Paris : l'Harmattan-ORSTOM)

Sajo Nana, E., Koppert, G., Rikong, H., Froment, A., Joseph, A. et V. Soest, M. (1996). Alimentation et état nutritionnel dans les zones urbaines : l'exemple de Mbandjock. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoi, Ch. et Loung, J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp 327-342 (Paris : l'Harmattan-ORSTOM).

Toury, J., Lunven, Giorgi, R. et Jaquisson, M. (1958). Analyse de quelques plantes entrant dans l'alimentation des populations de l'Afrique Orientale Française. *Qual. Plant. et Mat. Vég.* 3-4, 256–261

BUDGET-TEMPS ET DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE
chez les essarteurs forestiers du Cameroun

Patrick PASQUET et Georgius J.A. KOPPERT

Introduction

La connaissance des besoins nutritionnels et de leurs variations, en relation avec les dynamiques démographiques et socio-économiques, est fondamentale pour l'élaboration des politiques de développement. Les études de populations ont été encouragées par la dernière consultation d'experts (FAO/OMS/UNU, 1986) dans le but de vérifier, pour des situations sociales et économiques différentes, la validité des estimations en matière de besoins nutritionnels, notamment en énergie.

De telles recherches concourent, en outre, à la définition de ces besoins et, à terme, à la détermination des allocations quotidiennes en nutriments. Ainsi, l'étude de groupes humains vivant en économie de subsistance revêt un interêt particulier, lorsqu'il s'agit d'éclairer les limites de l'adaptabilité nutritionnelle. Dans ces économies, l'activité physique représente la composante principale de la dépense énergétique habituelle et c'est à travers cette activité que s'expriment les principales « réponses adaptatives » aux contraintes nutritionnelles : réponses à la disette (Ferro-Luzzi, 1988) ou à l'augmentation des besoins biologiques, notamment en relation avec la reproduction (Pagezy, 1996).

Les données sur les activités et la dépense énergétique quotidienne sont fragmentaires dans les populations africaines vivant en forêt humide et tout particulièrement pour les 3 millions d'individus qui dépendent étroitement du système forestier : chasseurs-cueilleurs et essarteurs (Commission Euro-

péenne, 1994). Au Cameroun, avant 1983, aucune étude de bilan énergétique n'avait été entreprise dans ces populations, de sorte que peu d'indicateurs des besoins énergétiques étaient disponibles[1].

Ce chapitre présente les données, recueillies à partir de 1984, sur la gestion du temps et la dépense énergétique des adultes dans deux communautés d'essarteurs vivant en forêt littorale dans la région de Campo (Sud-Ouest Cameroun) : les pêcheurs maritimes et agriculteurs de manioc Yassa et les agriculteurs-piégeurs Mvae.

Méthodes

Les populations concernées par cette étude, leur situation écologique, leurs systèmes de subsistance, leur consommation alimentaire et leur état nutritionnel, sont décrits en détail dans divers chapitres du présent ouvrage, notamment par Koppert *et al.* (chapitre 28), Froment *et al.* (chapitre 33) et Garine (chapitre 54).

Les données sur l'emploi du temps (budget-temps) et la dépense énergétique ont été collectées entre juillet 1984 et avril 1986 sur un échantillon total de 200 adultes – 98 hommes et 102 femmes âgés de 21 à 72 ans, répartis dans les deux communautés – sur trois passages saisonniers. Les femmes enceintes et allaitantes ont été exclues de notre échantillon. Le tableau 29.1 présente les caractéristiques physiques des sujets.

Activités

Les activités quotidiennes ont été minutées, du réveil au coucher, par des observateurs locaux se relayant à mi-journée. Chaque activité était reportée en clair sur des cahiers qui comportaient, en outre, des renseignements sur la posture du sujet, son rythme de marche, et sur la charge portée. La période d'observation couvrait 7 jours consécutifs chez les femmes et 3 jours (dimanche inclus) chez les hommes. Afin d'appréhender la variabilité saisonnière des activités et de la dépense énergétique, les observations ont été répétées trois fois : en petite saison sèche, à la fin de la grande saison des pluies et à la fin de grande saison sèche (excepté pour les hommes Mvae observés uniquement en grande saison sèche).

(1) Signalons, toutefois, le travail de Leplaideur (1978) sur les temps de travail agricole des planteurs de Cacao du sud Cameroun et de celui de Tissandier (1969), en milieu plus traditionnel à la charnière de la forêt et de la savane.

Tableau 29.1 | Âge et caractéristiques physiques des sujets participant à l'étude de l'emploi du temps (moyenne ± écart-type).

	Yassa		Mvae	
	Femmes	Hommes	Femmes	Hommes
n =	22	23	21	14
Âge (années)	46,5 ± 10,3	36,9 ± 10,3	46,3 ± 8,9	53,4 ± 10,4
Stature (cm)	153,6 ± 6,5	165,6 ± 6,0	155,6 ± 6,5	164,7 ± 5,1
Poids (kg)	51,9 ± 8,4	61,9 ± 6,9	52,4 ± 4,5	58,7 ± 8,2
IMC[1] (kg/m²)	21,9 ± 2,7	22,6 ± 1,8	22,1 ± 3,0	21,6 ± 2,5

[1] Indice de masse corporelle ou de Quételet (poids/stature²)

Dépense énergétique

La méthode utilisée pour estimer la dépense énergétique habituelle est la classique « méthode factorielle » qui lie les données de l'emploi du temps à des mesures du coût énergétique des différentes activités (Passmore et Durnin, 1955 ; Pasquet, 1994). Le coût métabolique des activités les plus représentatives a été mesuré, par calorimétrie indirecte, sur des échantillons aléatoires d'hommes et de femmes appartenant aux deux communautés, en utilisant la technique du sac de Douglas (les caractéristiques physiques des sujets sont présentées dans le tableau 29.2). Les gaz expirés étaient recueillis dans des sacs en polyvinyle de 150 l durant des séances de mesure, d'une durée de 5 à 15 minutes en fonction de l'intensité de l'activité considérée. Pour chaque activité, les mesures étaient effectuées deux fois (quatre fois pour les mesures au repos). Les prélèvements étaient subséquemment analysés par une chaîne de mesure portative comprenant un gazomètre pour la mesure du volume expiré et un analyseur paramagnétique pour la mesure de la teneur en oxygène. Le coût énergétique par minute a été déterminé en accordant un équivalent calorique à

Tableau 29.2 | Âge et caractéristiques physiques (moyenne ± écart-type) des sujets participant à l'étude calorimétrique.

	Femmes	Hommes
n =	59 (26)	79 (22)
Âge (années)	44,7 ± 12,0	38,5 ± 13,1
Stature (cm)	156,2 ± 5,3	164,2 ± 6,4
Poids (kg)	54,1 ± 8,1	60,3 ± 7,2
IMC [1] (kg/m²)	22,1 ± 3,0	22,3 ± 1,8

( ) dont participant à l'enquête budget-temps ; [1] Indice de masse corporelle (poids/stature²)

Figure 29.1
Parmi les activités des Yassa, la fabrication d'une nouvelle pirogue pour la pêche en mer occasionne la plus importante dépense énergétique que nous ayons mesurée à l'aide du sac de Douglas (photo C.M. Hladik).

chaque litre d'oxygène consommé, estimé à partir de la formule de Durnin et Passmore (1967). La valeur retenue correspond à la moyenne des valeurs observées, excepté pour les mesures au repos pour lesquelles a été retenue la valeur énergétique la plus basse ou la moyenne des valeurs les plus basses lorsque leurs différences n'excédaient pas 5 %. La dépense énergétique liée aux autres activités recensées, dont le coût métabolique n'avait pas été mesuré, a été estimée à l'aide de données et de tables de la littérature (Passmore et Durnin, 1955 ; FAO/OMS/UNU, 1986 ; James et Schofield, 1990 ; Durnin et Passmore, 1967 ; Norgan *et al.*, 1974 ; Brun *et al.*, 1981 ; Bleiberg *et al.*, 1980, 1981 ; Brun *et al.*, 1979 ; Dufour, 1984 ; Lawrence *et al.*, 1985 ; Montgomery et Johnson, 1977). De même, le métabolisme basal théorique de chaque sujet de l'étude a été estimé, compte tenu de son âge, de son poids et de sa stature, en utilisant des formules de prédiction (Schofield, 1985).

La dépense énergétique sur 24 heures a été calculée en intégrant l'ensemble des coûts énergétiques unitaires des activités sur la période d'éveil et sur la période de sommeil. La dépense énergétique durant le sommeil a été calculée en utilisant la valeur du métabolisme basal.

Tableau 29.3 | Coût énergétique moyen (CE[1]) des activités les plus représentatives.

Activité	Femmes nombre de sujets	Femmes CE[4]	Hommes nombre de sujets	Hommes CE
Repos allongé :				
– en conditions basales[2]	53	1,02	68	1,00
– en journée	12	1,21	6	1,10
Assis	55	1,16	52	1,16
Debout	34	1,20	42	1,26
Marche (allure habituelle)	18	2,60*	17	2,62*
Marche avec charge[3]	19	3,56*		
Désherbage à la machette	16	3,90*		
Défrichage à la machette			19	4,36**
Débitage de bois de chauffage	13	3,52*		
Plantation des boutures de manioc	11	3,81*		
Sarclage du manioc	18	3,78*		
Récolte du manioc	11	3,51*		
Epluchage du manioc roui	8	1,86		
Ecrasage du manioc à la pierre	16	2,46		
Pilage du manioc	10	2,67*		
Tamisage du manioc	11	2,20		
Emballage des « bâtons » de manioc	6	1,77		
Pagayer (faible intensité)			9	3,32*
Pagayer (forte intensité)			15	4,30**
Pose d'un filet de pêche			7	2,53*
Dépose d'un filet de pêche			14	3,54*
Entretien du matériel de pêche			7	1,86
Construction d'une pirogue			10	4,77**

[1] exprimé en multiple du métabolisme de base prédit, d'après Schofield (1985).
[2] mesure sujet immobile et détendu, le matin au reveil, après 11–12 heures de jeûne, à une température comprise entre 25 et 29°C.
[3] 30 kg : charge moyenne habituelle observée.
[4] Classification FAO/OMS/UNU (1986) des activités : ( ) légère, (*) modérée, (**) intense.

Résultats

Coût énergétique des principales activités

Le tableau 29.3 présente les coûts énergétiques des principales activités recensées pour les hommes et les femmes dans les différentes populations, exprimés en multiple du métabolisme de base. Le coût énergétique du repos allongé, mesuré dans des conditions basales est équivalent, en moyenne, à la valeur du métabolisme de base prédit à partir des formules de Schofield (1985). Si l'on se réfère à la classification FAO/OMS/UNU de 1986, les activités quotidiennes peuvent êtres classées de légères (CE<2,5) à modérées (2,5<CE<4). Chez les femmes on ne recense aucune activité intense.

Tableau 29.4 | Dépense énergétique habituelle (DE en MJ). Niveau d'activité physique (NAP en multiple du métabolisme de base prédit) et temps consacré aux activités quotidiennes (en minutes) en fonction de la saison.

YASSA	Petite s. sèche (juil.-août)		Saison des pluies (nov-déc)		Saison sèche (mars-avr)		Petite s. sèche (juil.-août)		Saison des pluies (nov-déc)		Saison sèche (mars-avr)	
	Femmes						Hommes					
n	13		19		14		13		17		15	
	Durée	NAP	Durée	NAP	Durée	NAP	Durée	NAP	Durée	NAP	Durée	NAP
Sommeil	598	1,0	581	1,0	575	1,0	537	1,0	489	1,0	505	1,0
Education - soins aux enfants	7	2,1	23	2,1	13	2,0	11	1,9	10	1,8	12	1,9
Activités ménagères	484	2,1	429	2,1	410	2,1	28	2,6	49	2,6	62	2,5
Construction	0	-	0	-	0	-	115	2,9	3	3,4	20***	2,9
Activités agricoles	75	2,8	71	3,1	127***	2,9(***)	28	2,7	38	2,7	64	2,8
Pêche	8	2,5	25	2,2	19	2,1	131	2,4	240	2,4	195**	2,6
Chasse	0	0	0	0	0	-	20	2,7	17	2,9	2	3,1
Besoins personnels	190	1,7	210	1,6	189	1,7	302	1,6	310	1,7	341	1,6
Activités sociales	77	2,0	100	1,9	106	2,0	268	1,8	283	1,7	239	1,8
NAP (24 heures)[1]	1,63 ± 0,06		1,64 ± 0,08		1,68 ± 0,06		1,63 ± 0,14		1,66 ± 0,16		1,69 ± 0,16	
DE[1]	8,75 ± 0,61		8,66 ± 0,75		8,91 ± 0,79		11,15 ± 1,42		11,24 ± 1,25		11,30 ± 1,47	
MVAE	Femmes										Hommes	
n	14		16		14						14	
Sommeil	617	1,0	625	1,0	604	1,0					607	1,0
Education-soins aux enfants	6	2,1	19	2,0	14	2,0					20	1,5
Activités ménagères	368	2,1	343	2,2	265**	2,1					68	2,5
Construction	0	0	0								31	2,8
Activités agricoles	187	2,7	87	2,9	265***	3,0(**)					138	2,9
Pêche	18	2,1	55	2,1	30*	2,3					16	2,0
Chasse	31	2,8	3	2,9	5	2,8					65	2,5
Besoins personnels	160	1,7	220	1,7	189**	1,7					401	1,5
Activités sociales	70	2,1	87	2,1	68	1,9(*)					109	1,8
NAP (24 heures)[1]	1,66 ± 0,07		1,64 ± 0,06		1,76 ± 0,07 ***						1,55 ± 0,14	
DE[1]	8,95 ± 0,53		8,84 ± 0,50		9,28 ± 0,53						9,50 ± 1,06	

Comparaisons inter-saisonnières ANOVA : * $p<0,05$ ** $p<0,01$ *** $p<0,001$. [1] moyenne ± écart-type

Variations saisonnières

Le tableau 29.4 présente les variations saisonnières des activités et de la dépense énergétique. Les activités sont classées en 9 grandes catégories. Le temps consacré au repos et aux déplacements est inclus dans le temps alloué à la catégorie principale correspondante. La période de sommeil s'entend sommeil diurne compris. Les activités ménagères concernent les tâches ménagères proprement dites (entretien de la maison, tâches culinaires et les travaux s'y rapportant) et l'artisanat domestique. Les activités agricoles incluent la culture, la récolte, l'élevage et la cueillette. La pêche inclut les activités de pêche en mer ou en rivière, le traitement de la production de pêche, la fabrication et l'entretien du matériel. Les besoins personnels incluent le temps consacré aux repas, à l'hygiène corporelle et aux repos de longue durée ainsi qu'à toute autre activité discrétionnaire individuelle. Les activités sociales concernent le temps consacré au marché, aux activités commerciales et religieuses, aux visites et à toute autre activité discrétionnaire d'ordre social.

On n'observe pas de différences saisonnières du niveau d'activité physique et de la dépense énergétique chez les pêcheurs côtiers Yassa, hommes et femmes. Cependant, chez ces dernières, le temps alloué aux tâches agricoles est significativement augmenté en saison sèche (période de la plantation du manioc), principalement aux dépens des activités ménagères.

Dans la population masculine Yassa on observe une diminution du temps passé à la pêche pendant la petite saison sèche, période où les conditions de mer sont défavorables et où seule une minorité pêche en haute mer. Le temps libre est alors consacré aux activités de construction et d'entretien de l'habitat. Sur une année, le temps passé en mer représente moins de la moitié du temps dévolu aux autres activités liées à la pêche.

Des variations saisonnières du type d'activité et du niveau global d'activité physique s'observent chez les femmes dans la population des agriculteurs-piégeurs Mvae. Le niveau d'activité est significativement augmenté à la fin de la saison sèche, en raison, notamment, d'un accroissement des tâches agricoles à coût énergétique élevé. Cependant, la dépense énergétique journalière totale ne varie pas significativement d'une saison à l'autre. Ceci s'explique par la fluctuation saisonnière du poids corporel de ces femmes qui diminue, en moyenne, de 2,3 kg à la fin de la saison sèche (Froment *et al.*, 1996, chapitre 33 du présent ouvrage) car le poids corporel intervient dans l'estimation du métabolisme de base et, par extension, dans le calcul de la dépense énergétique totale.

Les hommes Mvae ont été observés uniquement en saison sèche, période durant laquelle la part des activités cynégétiques – notamment de piégeage – est réduite. Quelques observations effectuées sur 3 sujets durant 3 journées

consécutives en période de piégeage (saison des pluies) montrent cependant un niveau d'activité physique quotidien sensiblement plus élevé (1,88 contre 1,55 les jours sans activité de chasse). Cette augmentation est à mettre en relation, pour l'essentiel, avec les longues distances parcourues (de 7 à plus de 15 km) pour atteindre les lignes de pièges.

Division sexuelle des activités

Dans les populations forestières, l'essentiel des activités agricoles de subsistance incombe aux femmes et se surajoute aux tâches ménagères et familiales. Les hommes s'impliquent principalement dans les activités de chasse et de production de vin de palme. Ils interviennent également dans certaines tâches agricoles à caractère saisonnier comme le défrichage des jardins de case et des champs chez les Mvae. Le temps alloué aux activités productives (agriculture, pêche et chasse) diffère en fonction du sexe et de la population. Sur une année, ces activités représentent respectivement 34 et 12 heures par semaine (4,8 et 1,7 heures par jour) chez les hommes et les femmes Yassa ($p<0,001$). Les femmes Mvae y consacrent, quant à elles, quelque 25 heures par semaine (3,6 heures par jour). Durant la saison sèche, période pour laquelle nous disposons, chez les Mvae, des données sur l'emploi du temps des deux sexes, l'ensemble des activités de production représente respectivement 26 et 35 heures par semaine (3,6 et 4 heures par jour) chez les femmes et les hommes ($p<0,05$). Ces mêmes activités occupent pendant 6,3 heures par jour (dont plus de 4 heures pour les activités de piégeage) les trois piégeurs observés en saison des pluies.

Les femmes Mvae consacrent significativement plus de temps ($p<0,001$) à l'agriculture que les femmes Yassa. Les raisons en sont un plus grand éloignement des champs et une agriculture plus diversifiée (*cf.* Dounias, 1993). Outre le manioc – produit vivrier quasi unique chez les Yassa – les Mvae cultivent notamment macabo, plantain et taro, qui réclament plus de soins. Il est intéressant de noter la part importante du temps de travail consacré par les femmes des deux communautés à la confection des « bâtons » de manioc : 11 heures par semaine chez les Yassa et 6 heures par semaine chez les Mvae.

Une différence importante dans la gestion du temps des hommes et des femmes des populations forestières du sud Cameroun réside dans le rapport entre le temps consacré au travail et le temps consacré aux activités discrétionnaires et aux loisirs. Ainsi les activités hors travail (globalement, les occupations à caractère social et en relation avec la satisfaction des besoins personnels) sont deux fois plus représentées dans l'emploi du temps des hommes, soit près de 60 % du temps d'éveil contre 28 % pour les femmes (53 % contre 23 % si l'on ne considère que les seules activités discrétionnaires).

Discussion

Dans les populations forestières du sud Cameroun, le coût énergétique, chez les femmes, des activités liées à l'acquisition de nourriture (planter, sarcler ou récolter) est comparable aux valeurs rapportées dans la littérature chez les cultivateurs de manioc : indiens Tukanoa de Colombie (Dufour, 1984) et Machiguenga du Pérou (Montgomery et Johnson, 1977). Il en va de même des niveaux d'activité physique et de la dépense énergétique habituels (tableau 29.6) que l'on peut qualifier de « modérés » selon la classification FAO/OMS/UNU. Ceci n'est pas nécessairement la règle générale, pour les hommes notamment ; ainsi, chez les Machiguenga qui vivent dans un environnement particulièrement contraignant, les hommes qui se chargent de l'essentiel des tâches de production alimentaire (agriculture et prédation) ont une dépense énergétique élevée comparativement aux groupes forestiers camerounais (tableau 29.6). Quant à la division sexuelle des tâches productives, elle suit globalement, chez les Yassa et les Mvae, les modalités observées dans de nombreux autres groupes d'agriculteurs itinérants, notamment en forêt amazonienne (Dufour, 1984 ; Beckerman, 1987).

Les changements socio-économiques qui s'opèrent dans la plupart des groupes d'agriculteurs vivant en économie de subsistance vont dans le sens de l'adoption de la production agricole de rente et l'abandon des activités de chasse. Ceci est particulièrement vrai des populations forestières au Cameroun. Les raisons en sont la réduction des surfaces cultivables, liée à l'expansion de l'habitat le long des routes, et la monétarisation croissante de la société. Nous avons comparé, en termes de temps de travail productif et de dépense énergétique, les populations de la présente étude à des groupes de planteurs de cacao du sud-ouest et du centre Cameroun, à partir de données issues de la littérature. On constate dans un certain nombre de cas que le passage à l'agriculture de rente s'accompagne – en particulier chez la femme – d'une dépense énergétique plus élevée (Rikong *et al.,* 1996) et d'une augmentation du temps de travail productif (Leplaideur, 1978), ce qui corrobore des observations faites ailleurs, notamment dans des populations amazoniennes (Behrens, 1989). Cependant, d'autres études effectuées au Cameroun (Tissandier, 1969 ; Koopman Henn, 1989), ont montré que la culture du cacao n'était pas toujours nécessairement associée à des niveaux élevés d'activité (tableau 29.6).

Quoiqu'il en soit, les valeurs de la dépense énergétique en milieu agricole au sud Cameroun sont très inférieures à celles observées dans certaines économies de cultures de rente intensives : plantations de canne à sucre et rizières aux Philippines (de Guzman *et al.*, 1974 ; de Guzman, 1981), fer-

Tableau 29.6 [1] Dépense énergétique quotidienne (DE, en MJ) et niveaux d'activité (NAP, en multiple du métabolisme de base prédit en milieu rural (pays en développement).

	Femmes		Hommes		
	DE	NAP	DE	NAP	Auteur(s)
Economies de subsistance (forêt)					
Agriculteurs/PêcheursYassa (Cameroun)	8,77	1,65*	11,24	1,67	*Présente étude*
Agriculteurs/ Piègeurs Mvae (Cameroun)	9,02	1,69*			« «
Machiguenga (Pérou)	8,05	1,72*	13,40	2,11**	Montgomery *et al.*, 1977
Tukanoa (Colombie)	8,92	1,71*	12,05		Dufour , 1984 ; 1992
Aché (Paraguay)	11,0	1,88**	13,93	2,15**	Leonard et Robertson, 1992
Economies de subsistance (Montagnes)					
Koma (Cameroun) moyenne annuelle	9,27	1,80**	11,20	1,81*	Pasquet *et al.*, 1996
« «, fin des récoltes	8,93	1,73*	10,70	1,75*	« «
« «, saison sèche	8,88	1,71*	10,62	1,70*	« «
« «, saison des pluies	10,00	1,94**	12,15	2,00**	« «
Duupa (Cameroun), moyenne annuelle	9,11	1,78**	11,00	1,77*	« «
« «, fin des récoltes	9,16	1,79**	10,77	1,72*	« «
« «, saison sèche	8,53	1,64*	10,27	1,67	« «
« «, saison des pluies	9,63	1,90**	11,94	1,92**	« «
Tamang (Népal)	9,97	1,92**			Panter -Brick, 1993
Lufa (Nouvelle Guinée)	9,40	1,82**	10,75	1,64	Norgan *et al.*, 1974
Economies de subsistance (autres écosystèmes)					
Kaul (Nouvelle Guinée)	7,65	1,57	9,82	1,56	Norgan *et al.*, 1974
Savaii (Samoa Occidentales)	9,50	1,60*	12,16	1,60	Pearson, 1990
Haute volta, saison des pluies	11,12	2,14**	14,50	2,23**	Brun *et al*, 1979 ; Bleiberg *et al.*, 1980
« «, saison sèche	8,93	1,71*	10,10	1,55	« «
« «, fin des récoltes	8,10	1,54			Bleiberg *et al.*, 1981
Guatémala	8,20	1,62*			Schutz *et al.*, 1980
Inde du Sud	8,23	1,53	9,56	1,56	Edmundson et Edmundson, 1989
Ethiopie	7,94	1,47			Ferro-Luzzi *et al.*, 1990
Chasseurs cueilleurs !Kung (Botswana)	7,41	1,51	9,12	1,71*	Leonard et Robertson, 1992
Chasseurs Inuit Igloolik (Canada)	9,87	1,79**	12,61	1,82*	Shephard, 1974
« «, journées de chasse			13,35	2,22**	« «
Pasteurs Evenki/ pêcheurs Keto (Sibérie)	8,60	1,59	11,80	1,77*	Katzmarzyk *et al.*, 1994
Economies de cultures de rente					
Riziculture (Philippines)			13,80	2,25**	de Guzman, *et al.*, 1974
Coupeurs de canne à sucre (Philippines)			12,70	2,02**	de Guzman, 1981
Ouvriers agricoles (Iran)			13,60	2,10**	Brun *et al.* ,1979
Birmanie, mousson			16,06	2,49**	Tin-May-Than et Ba-Aye, 1985
« «, récoltes			12,30	1,92**	« «
« «, été			9,33	1,45	« «
Ouvriers agricoles (Guatémala)			15,50	2,32**	Viteri *et al.*, 1971
Planteurs de cacao Eton (Cameroun)	10,33	1,77**			Rikong *et al.*, 1996
Planteurs de café (Grassfields, Cameroun)	10,45	1,76*	11,03	1,67	Gwangwa'a *et al.*,1996

Échelle d'intensité de l'activité quotidienne (FAO/OMS/UNU, 1986) : essentiellement () légère, (*) modérée, (**) intense [1] Modifié d'après Ferro Luzzi, 1988

mes iraniennes et guatemaltèques (Brun *et al.*, 1979 ; Viteri *et al.*, 1971) et rizières en Birmanie (Tin-May-Than et Ba-Aye, 1985).

Les variations saisonnières de la dépense énergétique sont peu importantes, sauf chez les femmes Mvae au début de la saison des cultures. Elles sont surtout d'une amplitude moindre que dans des populations vivant dans des milieux à courte saison des pluies : Koma et Duupa du nord Cameroun (Pasquet *et al.*, 1996), Mossi du Burkina Faso (Haute Volta) (Bleiberg *et al.*, 1980, 1981 ; Brun *et al.*, 1981) ou riziculteurs de Birmanie (Tin-May-Than et Ba-Aye, 1985).

Il ressort de cette étude que les besoins énergétiques des adultes en milieu forestier sont inférieurs aux besoins moyens des populations rurales des pays en développement. Il ressort également que la charge de travail des femmes est dans toutes les populations proportionnellement supérieure à celles des hommes. Selon la classification FAO/OMS/UNU, l'activité physique habituelle est, en milieu forestier, de type « modérée » à « intense » chez les femmes, « légère » à « modérée » chez les hommes.

La comparaison avec les données de la littérature mondiale sur les économies de subsistance montre une certaine cohérence quant aux niveaux moyens d'activité. Il reste néanmoins indispensable de considérer les contextes locaux, microécologiques et socioculturels pour estimer les besoins énergétiques de cette catégorie de populations.

Remerciements

Nous remercions le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique du Cameroun, l'ORSTOM et le CNRS, grâce au financement et à la contribution desquels cette étude a pu être menée à bien.

Références

Beckerman, S. (1987). Swidden in Amazonia and the Amazon Rim. In Turner, B.L. et Brush, S.B. (eds) *Comparative farming systems*, pp. 55–94 (New York, London : Guilford Press)

Behrens, C.A. (1989). The scientific basis for Shipibo soil classification and land use : changes in soil-plant associations with cash-cropping. *American Anthropologist*, 91, 83–100

Bleiberg, F.M., Brun, T.A., Goihman, S. et Gouba, E. (1980). Duration of activities and energy expenditure of female farmers in dry and rainy seasons in Upper-Volta. *British Journal of Nutrition*, 43, 71–82

Bleiberg, F.M., Brun, T.A., Goihman, S. et Lippman, D. (1981). Food intake and energy expenditure of male and female farmers from Upper-Volta. *British Journal of Nutrition*, 45, 505–515

Brun, T., Bleiberg, F. et Goihman, S. (1981). Energy expenditure of male farmers in dry and rainy seasons in Upper-Volta. *British Journal of Nutrition*, 45, 67–75

Brun, T.A., Geissler, C.A., Mirbagheri, I., Hormozdiary, H., Bastani, J. et Hedayat, H. (1979). The energy expenditure of Iranian agricultural workers. *American Journal of Clinical Nutrition*, 32, 2154–2161

Commission Européenne (1994). *Situation des populations indigènes des forêts denses et humides*. (Luxembourg : Office des publications officielles des Communautés Européennes)

de Guzman, P. E. (1981). Cité par Ferro-Luzzi A., 1988

de Guzman, P.E., Dominguez, S.R., Kalaw, J.M., Basconcillo, R.O et Santos, V.F. (1974). A study of the energy expenditure, dietary intake and pattern of daily activity among various groups. I. Laguna rice farmers. *The Philippine Journal of Science*, 103, 53–65

Dounias, E. (1993). *Dynamique et gestion différentielles du système de production à dominante agricole des Mvae du sud Cameroun forestier.* Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Doctorat

Dufour, D.L. (1984). The time and energy expenditure of indigenous women horticulturalists in the Northwest Amazon. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 37–46

Dufour, D.L. (1992). Nutritional ecology in the tropical rain forest of Amazonia. *American Journal of Human Biology*, 4, 197–207

Durnin, J.V.G.A. et Passmore, R. (1967). *Energy, work and leasure*. London, Heinemann Educational Books

Edmundson, W.C. et Edmundson, S.A. (1988). Food intake and work allocation of male and female farmers in an impoverished Indian village. *British Journal of Nutrition*, 60, 433–439

FAO/OMS/UNU (1986). *Besoins énergétiques et besoins en protéines. Rapport d'une consultation conjointe d'experts FAO/OMS/UNU*. Série de Rapports Techniques 724 (Genève : OMS)

Ferro-Luzzi, A. (1988). Marginal energy malnutrition : some speculations on energy sparing mechanisms. In Collins, K.J. et Roberts, D.F. (eds) *Capacity for Work in the Tropics*, pp. 141–164 (Cambridge : Cambridge University Press)

Ferro-Luzzi, A., Scaccini, C., Taffese, S., Aberra, B. et Demeke, T. (1990). Seasonal energy deficiency in Ethiopian rural women. *European Journal of Clinical Nutrition*, 44, Suppl. 1, 7–18

Froment, A., Koppert, G.J.A. et Loung, J-F. (1996). Bien manger, vivre bien: état nutritionnel et santé des populations forestières du Cameroun. *Chapitre 33 du présent ouvrage*, pp. 559–568

Garine, I. de (1996). Préférences alimentaires et ressources de la forêt camerounaise. *Chapitre 54 du présent ouvrage*, pp. 857–874

Gwangwa'a, S., Koppert, G.J.A, Rikong Adié, H., Garba, M.-Th., Kombou, M., Sajo Nana, E., Mba Mézoui, C., Metz, N., Venema, N., Nzouango, D. et Froment, A. (1996). Habitudes alimentaires et état nutritionnel de la population d'Awing dans la province du Nord-Ouest, Cameroun. In Froment A., Garine

I. de, Loung J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 317–326. (Paris : l'Harmattan-ORSTOM).

James, W.P.T. et Schofield, E.C. (1990). *Human Energy Requirements* (Oxford : Oxford University Press)

Katzmartzyk, P.T., Leonard, W.R., Crawford, M.H. et Sukernik, R.I. (1994). Resting metabolic rate and daily energy expenditure among two indigenous Siberian populations. *American Journal of Human Biology*, 6, 719–730

Koopman Henn J. (1989). Food policy, food production and the family farm in Cameroon. In *Colloque sur l'économie politique du Cameroun - perspectives historiques*, P. Geschiere et P. Konings (eds), Research Reports No. 53/1989, pp. 531–555 (Leiden : African Studies Center)

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Lange-Andersen, K. (1971). The effect of altitude variation on the physical performance capacity of Ethiopian men. In Vorster R. (ed.)*Human Biology and environmental changes.*, pp 154–153 (Malawi : PBI)

Lawrence, M., Singh, J., Lawrence, F. et Whitehead, R.G. (1985). The energy cost of common daily activities in African women : increased expenditure in pregnancy ? *American Journal of Clinical Nutrition*, 42, 753–763

Leonard, W.R. et Robertson, M.L. (1992). Nutritional requirements and human evolution : a bioenergetics model. *American Journal of Human Biology*, 4, 179–195

Leplaideur, A. (1978). *Les travaux agricoles chez les paysans du Centre-Sud Cameroun : Les techniques utilisées et les temps nécessaires*. Internal Report. Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières (Paris : IRAT)

Montgomery, E. et Johnson, A. (1977). Machiguenga energy expenditure. *Ecology of Food and Nutrition* 1977, 6, 97–105

Norgan, N.G., Ferro-Luzzi, A. et Durnin, J.V.G.A. (1974). The energy and nutrient intake and the energy expenditure of 204 New Guinean adults. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, B, 268, 309–348

Pagezy, H. (1996). Aspects psychoculturels de l'exploitation des ressources naturelles dans la région du lac Tumba (Zaïre). In Froment A., Garine I. de, Loung J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 447–458. (Paris : l'Harmattan-ORSTOM)

Panter-Brick, C. (1993). Seasonality of energy expenditure during pregnancy and lactation for rural Nepali women. *American Journal of Clinical Nutrition*, 5, 620–628

Pasquet, P. (1994). Activités et bilan d'énergie en anthropologie et en écologie nutritionnelles : aspects méthodologiques. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, nlle série, 6, 29–62

Pasquet, P., Koppert, G.J.A. et Matze, M. (1996). Activités et dépense énergétique dans des économies de subsistance en milieu forestier et en milieu de savane montagneuse au Cameroun. In Froment A., Garine I. de, Loung J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 289–300. (Paris : l'Harmattan-ORSTOM)

Passmore, R. et Durnin, J.V.G.A. (1955). Human energy expenditure. *Physiological Reviews*, 35, 801–840

Pearson, J.D. (1990). Estimation of energy expenditure in Western Samoa, American Samoa, and Honolulu by recall interviews and direct observation. *American Journal of Human Biology*, 2, 313–326

Rikong Adié, H., Sajo Nana, E., Koppert, G.J.A. et Pondi Njiki, O. (1996) Alimentation et état nutritionnel en zone rurale, exemple d'une zone cacaoyère : Evodoula. In Froment A., Garine I. de, Loung J.F. (eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*, pp. 301–316. (Paris : l'Harmattan-ORSTOM)

Schofield, W.N. (1985). Predicting basal metabolic rate, new standards and review of previous work. *Human Nutrition : Clinical Nutrition*, 39 C, Suppl.1, 5–41

Schutz, Y., Lechtig, A. et Bradfield, R.B. (1980). Energy expenditures and food intakes of lactating women in Guatemala. *American Journal of Clinical Nutrition*, 33, 892–903

Shephard, R.J. (1974). Work physiology and activity patterns of circumpolar Eskimos and Ainu. *Human Biology*, 46, 263–294

Tin-May-Than et Ba-Aye (1985). Energy intake and energy output of Burmese farmers at different seasons. *Human Nutrition : Clinical Nutrition*, 39 C, 7–15

Tissandier, J. (1969). *Zengoaga, étude d'un village camerounais et de son terroir au contact forêt-savane*. (Paris-La Haye : Mouton)

Viteri, F.E., Torun, B. Garcia, J.C. et Herrera, E. (1971). Determining energy costs of agricultural activities by respirometer and energy balance techniques. *American Journal of Clinical Nutrition*, 24, 1418–1430

LES CONSÉQUENCES BIOCULTURELLES DE LA CONSOMMATION DU MANIOC (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l'Homme

Fatimah Linda Collier JACKSON

Introduction

Le manioc, *Manihot esculenta*, est un arbuste tropical d'Amérique du Sud qui semble avoir été introduit pour la première fois en Afrique centrale vers l'an 1600. Environ 20 générations (pendant 400 ans) d'Africains du Centre et de l'Ouest et peut-être 15 générations (pendant 300 ans) d'Africains de l'Est, tout au plus, ont été exposées à sa consommation. Selon Jones (1959), des cultivars de manioc furent amenés par des Portugais en Afrique équatoriale au cours de leurs activités esclavagistes dans la région. La plante avait été généralement bien acceptée par les groupes indigènes comme source de glucides et comme légume vert et sa propagation neutre en avait facilité la diffusion rapide des régions côtières vers l'intérieur du continent.

Quand le manioc arriva en Afrique tropicale, il fut, au départ, introduit sans la technologie développée par les Amérindiens pour détoxiquer la plante et la rendre propre à la consommation (voir Dufour et Wilson, 1996, chapitre 55 du présent ouvrage). En fait, il y eut un long intervalle entre le moment où les Africains reçurent la plante et leur contact avec les différentes techniques sud-américaines de détoxication. Donc, la diversité des techniques de préparation des aliments développées ultérieurement en Afrique reflète les efforts culinaires visant à rendre les racines et les feuilles acceptables aux goûts locaux. Là où le manioc fut accepté, il prit souvent la place, tant culturelle qu'alimentaire, de l'igname (*Dioscorea* spp.) et d'autres tubercules (Jackson *et al.*, 1992). Puisque les tubercules étaient déjà utilisés, il n'y eut guère de préjugés contre le manioc. De plus, il s'avéra être supérieur sur le plan agricole, extrêmement résistant à la sécheresse, adapté aux sols pauvres,

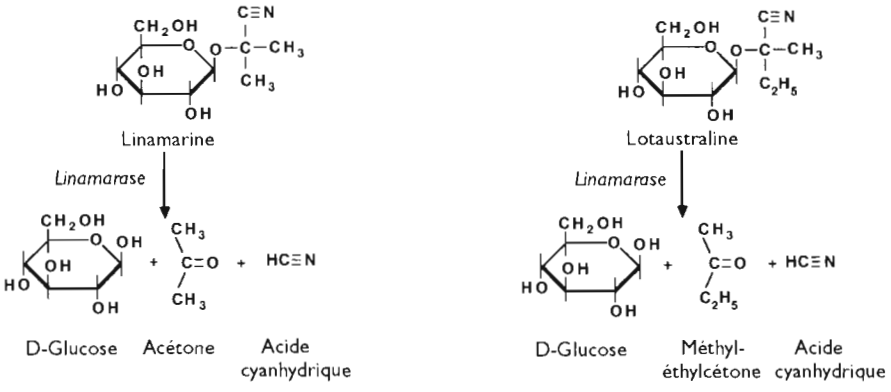


Figure 30.1
Structure chimique de la linamarine et de la lotaustraline, les glucosides cyanogéniques du manioc, et structure de leurs intermédiaires cyanhydriques instables.

généralement insensible à beaucoup d'insectes nuisibles, et il constitue un excellent apport de glucides. Dans le passé, comme à présent, un apport énergétique suffisant continue à faire problème dans la plus grande partie de l'Afrique tropicale humide, et le manioc joue un rôle important à cet égard.

L'importance évolutive principale du manioc sur le plan médical et biologique provient de la présence endogène de cyanure (sous la forme de glucosides cyanogéniques tels que la linamarine et la lotaustraline et leurs cyanhydrines intermédiaires instables : figure 30.1) dans toutes les parties de la plante (Montgomery, 1979 ; Conn, 1980 ; Poulton, 1983).

Une fois ingérés, ces glucosides cyanogéniques sont hydrolysés dans le duodénum en présence de sels biliaires. Là, le cyanure (sous forme de HCN) est rapidement absorbé et passe dans le sang. Sa présence peut induire une gradation de niveaux de toxicité, allant de concentrations aiguës et fatales jusqu'à des effets aigus et sub-létaux variant, selon le niveau ingéré, les caractéristiques chimiques et physiques des aliments consommés, avec le statut nutritionnel antérieur et d'autres caractéristiques du sujet (figure 30.2).

À des taux élevés de cyanure, la mort peut résulter de l'inhibition de systèmes d'enzymes contenant de la métalloporphyrine, par exemple la cytochrome-oxydase, qui produit une anoxie cytotoxique généralisée (Solomonson, 1981). Des taux plus faibles sont détoxiqués par plusieurs voies, le plus souvent par action de la rhodénase (thiosulfate-sulfure-transférase), processus au cours duquel le thiocyanate (SCN) est le métabolite intermédiaire le plus important. La production de thiocyanate nécessite du soufre, qui est généralement tiré des acides aminés soufrés, méthionine et cystéine. Bien que le thiocyanate soit lui-même actif, sa toxicité est moindre que celle du cya-

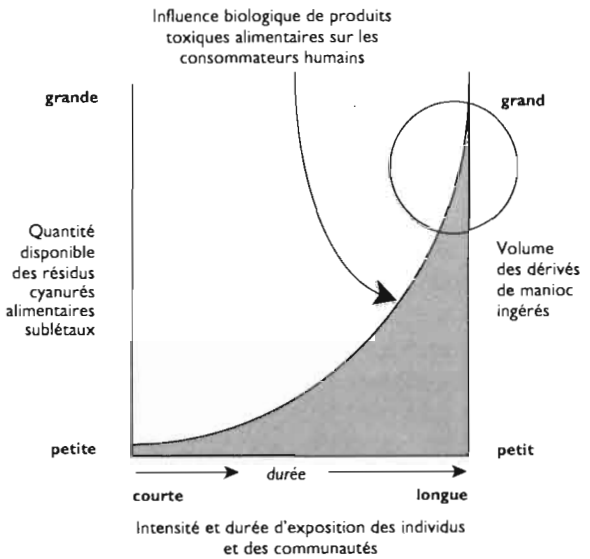


Figure 30.2 Influence biologique possible (en grisé) des métabolites cyanogéniques dérivés du manioc sur l'organisme humain. La zone de plus haute toxicité est cerclée.

nure et il est pour l'essentiel transformé en vitamine B_{12} sous sa forme cyano. Le Professeur Oke (1977) a signalé qu'un troisième composé biologiquement réactif, le cyanate (CNO), peut être formé à partir du thiocyanate dans le sang, avec l'hémoglobine agissant comme une enzyme.

Bien que l'on puisse penser que l'ingestion de produits cyanurés présents dans la nature soit totalement nuisible, il est plus probable que des taux chroniques et sub-létaux provoquent chez l'homme une gamme d'effets métaboliques dont certains sont négatifs, d'autres neutres et d'autres encore bénéfiques sur le plan physiologique et peut-être évolutif. Les ions thiocyanates salivaires, par exemple, détruisent les bactéries buccales et protègent des caries et de l'ulcération des tissus ; par conséquent, les glucosides cyanogéniques alimentaires peuvent être utiles à la santé bucco-dentaire, en élevant les concentrations de thiocyanate salivaire (Rudney *et al.*, 1985). Régulièrement consommés, les glucosides cyanogéniques peuvent aussi interférer avec d'autres composés toxiques tels que le sélénium (Smith, 1971). Il est essentiel que nous reconnaissions la complexité et le caractère intégré des réactions biologiques aux substances chimiques tels que les glucosides cyanogéniques, dans l'évaluation de l'importance bioculturelle de la plante pour l'homme.

L'hypothèse centrale de ce chapitre est que des contacts chroniques pendant de nombreuses générations, à des niveaux sub-létaux et métaboliquement actifs de glucosides cyanogéniques, peuvent modifier les profils phénotypiques dans l'espèce humaine, et potentialiser des différences

d'adaptabilité biologique (en termes de survie). Ces changements à long terme peuvent indirectement modifier les fréquences géniques au cours du temps. Lorsque ces changements sont directionnels et soutenus, ils peuvent avoir un effet significatif sur le ryrhme et la direction générale de la micro-évolution au sein de petites populations, dans des aires géographiques limitées. En Afrique tropicale humide, 15 à 20 générations d'Africains (au cours de 300 à 400 ans de contact) ont adopté *Manihot esculenta.* Les cultivars indigènes et les techniques de préparation traditionnelle ne permettent que rarement, ou même jamais, d'aboutir à un produit qui soit entièrement dénué de composés cyanurés résiduels. Ainsi, l'importation du manioc en Afrique a exposé des générations de consommateurs à des taux subaigus et sub-létaux de produits cyanurés alimentaires.

Au cours de la dernière décennie, nos recherches sur les relations entre l'homme et le manioc ont portés sur les questions suivantes :

(1) Comment la consommation régulière de manioc contribue-t-elle au polymorphisme biologique et culturel des Africains ?

(2) De l'organisme entier aux niveaux inférieurs (par exemple, moléculaires), quel est le mécanisme d'action du manioc ?

(3) Quelles cibles (par exemple, quels systèmes d'organes) sont les plus touchées par les produits cyanurés alimentaires et quelles sont les réactions physiologiques à ces contraintes alimentaires ?

(4) Quelles sont les implications – au niveau individuel et collectif – en termes d'avantage adaptatif, des changements métaboliques observés sous l'action de taux sub-létaux chroniques de produits cyanurés alimentaires ?

(5) Quelles conséquences plausibles de cette consommation sur l'avenir des peuples africains et de leurs pratiques culturelles liées au manioc peut-on prédire ?

Notre intérêt pour le manioc est justifié par la quantité de propriétés agricoles, culinaires et chimiques particulières à cette plante, qui a été l'une des plus anciennes domestiquées. *Manihot esculenta* est un arbuste tropical très résistant issu de l'Amérique tropicale humide. Il est actuellement cultivé dans toute la zone équatoriale, et est considéré comme nourriture de base par quelque 400 millions de personnes dans le monde, en Amérique Centrale et du Sud, en Afrique Équatoriale, Centrale et Orientale, en Inde du Sud, en Asie du Sud-Est, en Mélanésie et en Micronésie. À ce titre, son étude d'un point de vue bioanthropologique peut enrichir la connaissance des relations écologiques et évolutives entre les divers groupes humains et cette plante importante, dans une perspective interculturelle.

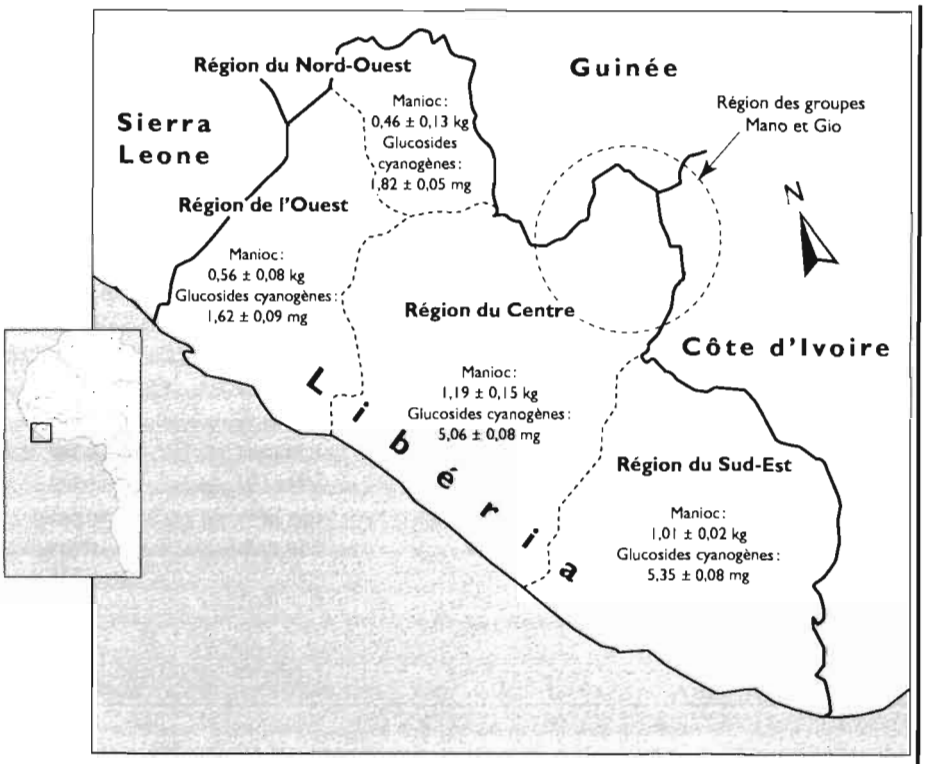


Figure 30.3
Moyenne (± écart-type) de la consommation quotidienne de manioc et de la charge en glucosides cyanogéniques dans les diverses régions du Libéria. Les populations Mano et Gio mentionnées dans le texte résident dans la région centre-nord (cerclée) du pays.

Vue d'ensemble des méthodes de recherche et des résultats

En 1978, au cours de mes recherches de doctorat sur le paludisme et la génétique humaine dans la République du Libéria, je me suis rendu compte de la distribution non uniforme du manioc dans ce petit pays d'environ deux millions d'habitants (figure 30.3). Là-bas, le manioc est le glucide qui, parmi les aliments de base, domine, avec le riz (*Oryza sativa*). Dès 1982, l'intérêt que je portais à l'interaction possible entre les dérivés du cyanure et la biologie humaine a suscité plusieurs études sur la distribution et l'usage du manioc dans les diverses régions du pays. Notre équipe de chercheurs a identifié 46 cultivars locaux de manioc ayant une importance alimentaire au Libéria, et nous en avons dosé les concentrations de cyanure dans les parties comestibles des racines et des feuilles (Jackson *et al.*, 1992).

Tableau 30.1 Les douze produits à base de manioc les plus communément consommés, en fréquence et en quantité, avec le taux de glucosides cyanogéniques résiduels absorbés, par kilo de poids corporel, pour un adulte de 60 kg.

Produits à base de manioc	Nombre d'échantillons analysés	Total µg CN^- par g d'aliment Moyenne (± écart-type)	Quantité usuelle consommée (kg) et fréquence hebdomadaire	Résidu cyanogène journalier* en mg par kg de poids corporel
Fufu	25	6,27 (± 3,19)	2,15 (3,0)	0,674
Dumboy	18	8,19 (± 3,10)	2,34 (1,0)	0,319
Depa	10	8,77 (± 5,76)	1,47 (0,5)	0,107
Gegbah	7	33,69 (± 11,73)	2,00 (1,3)	1,460
Cru	12	36,34 (± 7,40)	0,25 (6,0)	0,091
Braisé	6	18,78 (± 13,11)	1,26 (0,3)	0,118
Greta	5	14,55 (± 7,86)	1,98 (0,6)	0,288
Bouilli	14	24,55 (± 4,74)	2,35 (3,8)	3,654
Farina	20	7,92 (± 5,73)	1,03 (6,5)	0,884
Grillé	8	26,62 (± 7,39)	1,50 (0,2)	0,133
Feuilles	16	15,65 (± 5,44)	0,66 (1,5)	0,258
Kanya	5	107,84 (± 3,10)	0,07 (0,2)	0,025
Total	146			
Moyenne		25,76 (± 27,78)	1,42 (2,1)	0,668

*basé sur la consommation hebdomadaire usuelle

Nous avons ensuite suivi la perte de produits cyanurés au cours de diverses méthodes traditionnelles de préparation, sur 106 échantillons pris parmi les douze plats à base de manioc les plus courants chez les 17 groupes ethniques principaux. Ces observations nous ont donné des valeurs représentatives de la composition en produits cyanurés résiduels de ces aliments préparés (tableau 30.1), et nous ont permis de vérifier la quantité de cyanure ingéré.

Nous avons aussi observé la façon dont ces aliments traditionnels sont consommés, et quelques-uns des rôles symboliques importants qu'ils jouent dans la vie de chaque groupe. Nous avons constaté des variations significatives de concentration selon la méthode de préparation du manioc, mais aucune ne semblait spécifiquement destinée à éliminer le cyanure ou tout autre toxine. La finalité de ces techniques traditionnelles de préparation du manioc est en fait destinée à rendre le produit fini plus acceptable, sur le plan du goût et de la texture. Ce manque de considération à l'égard des toxines du manioc chez de nombreux Libériens vivant de façon traditionnelle, explique pourquoi, comme on l'a noté à de multiples reprises, les racines de manioc sont consommées crues comme

un aliment à grignoter, alors que leur teneur en cyanure doit être la plus élevée.

Dans les régions du Libéria où le manioc est la nourriture de base, il prend souvent l'importance d'un super-aliment. Dans certains groupes ethniques, il est donné symboliquement au nouveau-né et à sa mère et c'est l'aliment principal de sevrage. Chez les Mano et les Gio (Dan) de la région du Nimba dans le centre-nord du Libéria, un produit spécial, nommé *gegbah*, à base de pâte de manioc, est considéré comme l'aliment qui a permis la survie pendant l'époque des hostilités interethniques et de guerre déclarée. Leurs légendes parlent de guerriers qui avalaient de gros morceaux de *gegbah* avant de partir à la guerre, se déplaçaient rapidement dans les forêts, combattaient plusieurs jours et rentraient à la maison sans avoir eu besoin de s'arrêter pour préparer des repas ou chasser. La grande densité calorique du *gegbah*, son pouvoir de rassasiement, son passage ralenti dans le tractus gastro-intestinal lui ont gagné la réputation d'offrir aux guerriers un supplément de force manquant aux autres groupes. En terme de toxicité, le *gegbah* est particulièrement intéressant parce que sa concentration résiduelle en cyanure par unité, en fait, *augmente* au cours de la préparation du produit fini (Jackson *et al.*, en préparation). Cette situation est inhabituelle en technologie alimentaire où la préparation diminue habituellement la toxicité.

Même parmi les groupes ethniques ayant eu un contact plus récent avec cette culture, des techniques de préparation autochtones ont été développées pour répondre à des besoins spécifiques. Chez les Mandingues du Libéria, par exemple, un peuple de commerçants se déplaçant beaucoup, les racines de manioc sont traditionnellement coupées en tranches, séchées au soleil et pilées en farine fine pour être plus facilement transportables. Le manioc est facilement reconstitué avec de l'eau, chauffé rapidement et consommé sous forme de bouillie épaisse appelée *depa*. Les étapes de préparation qui aboutissent au *depa* et leur compatibilité avec d'autres activités de la société Mandingue, en fait, encouragent la consommation de manioc (et l'absorption de glucosides cyanogéniques résiduels) parmi ces peuples traditionnellement consommateurs de céréales.

Parmi les 73 Libériens adultes questionnés et testés en 1982, l'apport de produits cyanurés résiduels consommés, libres et liés, variait de 0 à plus de 2 mg par kg de poids corporel et par jour, avec une moyenne de 0,71 mg (Jackson *et al.*, 1985). C'est à partir de ces données que nous avons ensuite développé un modèle expérimental animal en utilisant le cochon nain pour reproduire les conditions d'exposition aux produits cyanurés alimentaires résiduels.

Interactions homme-plante

L'Hémoglobine ßS et le manioc

L'intérêt que nous avons, au départ, porté au manioc était basé sur sa capacité potentielle, à la fois directe et indirecte, de moduler la fréquences du gène de l'hémoglobine ßS (responsable de la drépanocytose). De nombreuses expériences de laboratoire suggèrent que deux des métabolites résultant de l'ingestion de produits cyanurés sub-létaux, le thiocyanate et le cyanate, peuvent se lier avec l'extrémité N-terminale de cette hémoglobine, et empêcher ainsi la falciformation observée en cas de basse pression d'oxygène. Ces mêmes composés ont aussi été reconnus capables d'empêcher la croissance et le développement *in vitro* du parasite responsable du paludisme grave, *Plasmodium falciparum* (Nagel *et al.*, 1980). Puisque ce parasite est l'organisme contre lequel la drépanocytose est censée protéger, toute modification des conditions de survie de ce parasite induite par les effets allélochimiques d'une plante pourrait changer l'intensité des pressions sélectives en rapport avec l'hémoglobine ßS (Jackson, 1990). Cela pourrait donc indirectement affecter la fréquence du gène ßS. En 1981, au Libéria, nous avons eu la possibilité de vérifier le gradient géographique de ce gène ßS que les Professeurs Livingstone (1958) et Neel *et al.* (1961) avaient observé il y a 25 ans. Nous avons en outre pu montrer que la distribution de l'hémoglobine ßS était l'*inverse* de celle du manioc dans ce pays. L'importance de cette dernière observation vient de sa capacité à expliquer pourquoi, dans une région aussi petite et uniformément endémique pour *P. falciparum*, un cline significatif et apparemment stable existait quant à l'adaptation génétique majeure censée protéger contre le paludisme à *falciparum*. Si la drépanocytose était vraiment aussi protectrice contre l'infection à *falciparum* que de nombreux chercheurs l'ont dit, la fréquence du gène aurait dû augmenter parmi les groupes ethniques du Sud-Est et du Centre du Libéria. Pourtant, tel n'est *pas* le cas, le gène n'a *pas* progressé de la façon prédite par Livingstone, et le gradient de l'hémoglobine ßS au Libéria semble être stable. Quels sont donc les autres facteurs qui pourraient contribuer à cette stabilité ? J'ai calculé le nombre de générations et l'importance des pressions sélectives théoriquement nécessaires pour produire une divergence statistiquement significative de prévalence de l'hémoglobine ßS au cours d'une période de 300 à 400 ans, à partir d'une fréquence génique intermédiaire uniforme au départ, jusqu'aux différences régionales et ethniques stabilisées actuelles. La variabilité de la consommation de manioc, donc de glucosides cyanogéniques, qui a une origine culturelle, pourrait avoir suscité et maintenu, au cours des 20 dernières générations, des changements qui auraient affecté la survie des porteurs et des non-porteurs

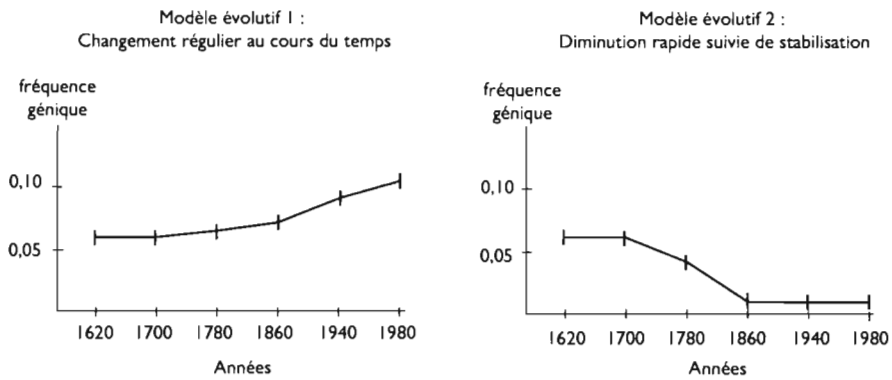


Figure 30.4
Deux modèles du rythme et du sens d'évolution de la fréquence génique de l'hémoglobine ßS sur 18 générations, en réponse à deux types d'exposition chronique aux glucosides cyanogéniques du manioc. Le modèle évolutif 1 décrit une augmentation régulière de la fréquence génique de ßS au cours du temps en réponse à des taux faibles à modérés, et à une consommation saisonnière. Ce schéma est caractéristique du nord-ouest et de l'ouest du Libéria. Le modèle 2 décrit une diminution rapide de la fréquence génique de ßS, suivie d'une stabilisation, en réponse à une consommation forte et permanente. Ce schéma, typique du sud-est et du centre du Libéria, suggère que l'exposition chronique à des taux sub-létaux de cyanogènes peut induire une micro-évolution en paliers de la fréquence génique de l'hémoglobine ßS.

du gène de l'hémoglobine ßS. Là où la consommation de manioc était élevée et permanente au cours du cycle annuel, l'ingestion des glucosides cyanogéniques de la plante aurait pu permettre une interaction directe *in vivo* avec *Plasmodium falciparum*, aboutissant à une diminution de la viabilité du parasite et à un plafonnement de l'infection palustre. Parmi les individus et les groupes ayant une consommation faible et saisonnière de manioc, les glucosides cyanogéniques de la plante ont peut-être amélioré le potentiel de survie des porteurs du gène ßS (en carbamylant avantageusement l'extrémité N-terminale de la molécule d'hémoglobine) mais leur taux était trop bas pour inhiber directement le *Plasmodium falciparum*. Ces différences dans la quantité de cyanure consommée pourrait produire, après un certain temps, au moins deux schémas différents de changement microévolutif (Jackson, 1990), l'un graduel (dans des conditions de consommation saisonnière faible), l'autre accéléré (dans des conditions de consommation élevée et permanente), et les deux aboutissant finalement aux différences régionales significatives et stables de fréquences d'hémoglobine ßS observées actuellement (figure 30.4).

De plus, quand la réponse au parasite (évaluée par les titres d'anticorps anti-plasmodiaux, l'interrogatoire sur les accès passés, la consultation des dossiers médicaux et l'examen direct des frottis sanguins), a été étudiée, on

Tableau 30.2 | Comparaison des espèces de *Plasmodium* : présence, manifestations cliniques et titres d'anticorps chez les Libériens adultes exposés à différents modèles de consommation des glucosides cyanogéniques dérivés du manioc.

	Incidence annuelle d'accès cliniques Moyenne ± écart-type	Espèce prédominante (par champ microscopique)	Titre d'anticorps		
			Négatif <16	Positif 16 à <32768	32768
Consommation saisonnière de manioc[a]	3,04 (± 0,09)	*P. falciparum*	61	138	1
Consommation permanente de manioc[b]	1,73 (± 0,11)	*P. falciparum*	43	159	0
Niveau de signification	t = 11,696 ddl = 483 p<0,001	—	n.s.	χ^2 = 4,878 ddl = 1 p <0,05	–

[a] consommation basse de glucosides cyanogéniques alimentaires (0,3 mg CN^- par kg de poids corporel et par jour) n=256 ; [b] consommation élevée de glucosides cyanogéniques alimentaires (1,5 mg CN^- par kg de poids corporel et par jour) n=229

a constaté que les individus et les groupes sans hémoglobine ßS mais consommant des niveaux élevés de glucosides cyanogéniques alimentaires n'étaient *pas* plus parasités que des individus ou groupes possédant le gène ßS mais consommant peu de glucosides cyanogéniques (tableau 30.2).

À l'évidence, il se passait autre chose dans le contexte Libérien. Une ethnologie bioculturelle solide avait dépassé le couple simpliste drépanocytose-malaria pour inclure des considérations sur le rôle du manioc dans la diathèse de la maladie.

En utilisant un modèle animal (*Sus domesticus*, de la variété Pittman-Moore), nous avons élargi notre champ de recherches en testant plus précisément l'hypothèse que la molécule d'hémoglobine ß puisse effectivement être modifiée chimiquement par des niveaux d'exposition au produits cyanurés alimentaires analogues à ceux consommés par l'homme. Des niveaux subaigus et sub-létaux de produits cyanurés à des concentrations semblables à celles ingérées par les Libériens furent administrés oralement quotidiennement pendant six mois à de jeunes cochons nains en se basant sur un mg de produits cyanurés par kg de poids corporel. Les concentrations aqueuses suivantes ont été utilisées : 0,4 mg, 0,7 mg, 1,2 mg et un contrôle-témoin d'eau pure. Les solutions de produits cyanurés les plus fortement concentrées étaient capables de carbamyler irréversiblement la chaîne d'hémoglobine ß des cochons (Jackson *et al.*, 1988) au cours de six mois de traitement (figure 30.5).

Si nos animaux de laboratoire avaient été porteurs de l'hémoglobine S, la carbamylation de leur hémoglobine aurait empêché la falciformation des

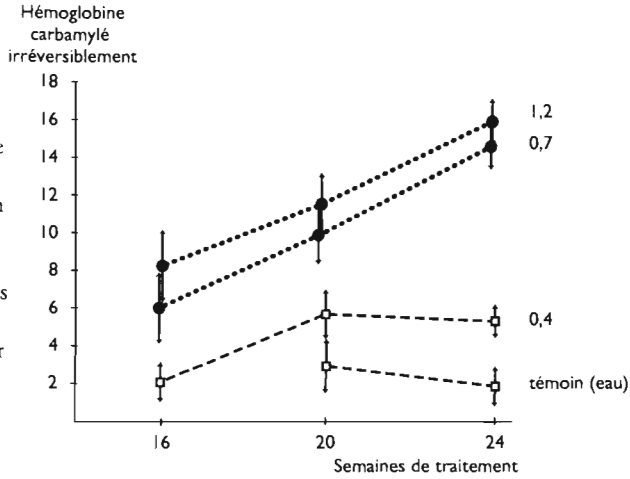


Figure 30.5
Moyenne (± écart-type) de l'hémoglobine carbamylée irréversiblement, durant les 8 dernières semaines d'un traitement de 24 semaines, chez des porcs (*Sus domesticus*) recevant des taux élevés de produits cyanurés alimentaires (1,2 mg CN par kilo de poids corporel et par jour) et chez ceux qui n'en consomment pas.

globules rouges dans des conditions de basse pression d'oxygène. Les chaînes d'hémoglobine ß du porc et de l'homme sont structurellement suffisamment semblables, particulièrement à leur extrémité -N, pour nous permettre d'extrapoler avec validité ces résultats obtenus chez l'animal. Ils sont extrêmement importants, car ils suggèrent que les niveaux alimentaires de produits cyanurés correspondant à ce qui est observé dans diverses sociétés, peuvent réellement influencer la survie des individus ayant l'hémoglobine ßS. En fait, ces résultats confirment la tendance actuelle en génétique moléculaire, qui maintient que l'hémoglobine ßS est génétiquement plus complexe qu'on ne l'avait pensé, et que la drépanocytose peut se présenter selon une gamme d'expressions cliniques influencées par nombre d'autres facteurs, génétiques, culturels et mésologiques. Nos recherches contribuent ainsi de façon significative à identifier et à quantifier ces interactions entre gène et environnement.

Globules rouges, G6PD et manioc

L'un des facteurs génétiques qui pourrait influencer la distribution de l'hémoglobine ßS au Libéria et dans d'autres régions d'Afrique tropicale humide peut être la présence simultanée dans la population d'un type de glucose-6-phosphate déhydrogénase (G6PD) érythrocytaire moins actif. La G6PD est une enzyme de la voie des pentoses, qui aide à protéger la membrane du globule rouge des dégâts de l'oxydation. Un taux insuffisant de cette enzyme semble augmenter la fragilité membranaire et faciliter l'hémolyse en présence de divers agents oxydants, ce qui entraîne la fuite de l'hémoglobine dans la circulation et peut mettre la vie en danger. Des niveaux d'activité intermédiaires de G6PD (par exemple une

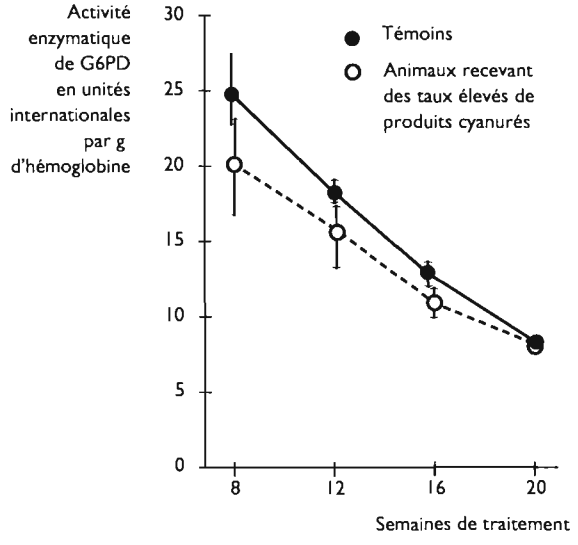


Figure 30.6 Diminution de l'activité enzymatique de la G6PD chez des porcs (*Sus domesticus*) recevant des taux élevés de produits cyanurés alimentaires (1,2 mg CN par kilo de poids corporel et par jour), durant 12 semaines de traitement, et chez des témoins n'en consommant pas.

activité partielle) ont été longtemps considérés comme capables d'inhiber la croissance de *Plasmodium falciparum* à l'intérieur du globule rouge. De sorte que le phénotype de G6PD partiellement active, tout en maintenant des niveaux suffisants d'enzyme pour protéger la membrane globulaire, peut protéger certains sujets contre une infection palustre potentiellement fatale sans compromettre réellement la santé. Il a été prouvé que des niveaux physiologiques de cyanate dérivés de l'ingestion de produits cyanurés alimentaires, peuvent réduire *in vitro* l'activité enzymatique de la G6PD érythrocytaire (Glader et Conrad, 1972). *In vivo*, nos études sur des cochons nains consommant des niveaux de cyanure du même ordre que ceux consommés par l'homme, ont aussi démontré que de fortes concentrations alimentaires de produits cyanurés (et leurs métabolites) peuvent au départ inhiber l'activité enzymatique normale de la G6PD (Jackson *et al.*, 1986) (figure 30.6).

L'inhibition de G6PD est la plus prononcée pendant les premiers mois d'exposition à des doses sub-létales. À la longue, nous avons observé une accommodation aux quantités de produits cyanurés ingérés, et une apparente adaptation physiologique à cette contrainte d'origine alimentaire ; l'activité enzymatique a augmenté à nouveau jusqu'à être presque normale. Le potentiel physiologique d'une telle réponse adaptative compensatoire réside peut-être dans les propriétés cinétiques spéciales de la G6PD ou dans l'augmentation de production de globules rouges jeunes ayant une activité en G6PD plus forte.

Chez l'homme, l'inhibition initiale de l'activité de la G6PD peut avoir des conséquences cliniques importantes, particulièrement chez le nourrisson et l'enfant très jeune. Un certain nombre de composés présents dans l'alimentation ont des propriétés oxydatives fortes et peuvent causer une hémolyse chez les sujets prédisposés. Ces composés comprennent des antipaludéens, des sulfamides, des antibiotiques, des salicylés, certains aliments comme les fèves (*Vicia faba*), et même des produits ménagers courants tels que la naphtaline (trouvée fréquemment dans les boules d'antimite). Des variations d'activité de la G6PD, même à court terme, peuvent, chez de très jeunes individus, modifier leurs chances de survie et modifier la fréquence du gène dans les générations suivantes. Ce changement de valeur sélective peut être plus marqué dans les populations possédant déjà des fréquences plus élevées de G6PD à faible activité (telles que les allèles GdB- et GdA-). Dans ces populations, nombreuses en Afrique occidentale et centrale, une alimentation à base de manioc peut renforcer la carence génétique de l'enzyme, entraînant pour le groupe une apparence phénotypique de G6PD encore *moins* active que ne le laisserait prévoir leur génotype.

Métabolisme du glucose, fonction glycostatique et manioc

Les changements d'activité de la G6PD érythrocytaire peuvent être reliés à une série de modifications dans le métabolisme du glucose et dans la fonction glycostatique, induites par des contacts répétés avec les produits cyanurés alimentaires à dose subaiguë et sub-létale. Un de ces changements semble être une augmentation de la glycémie. Au Libéria, nous avons observé des niveaux plus élevés d'hémoglobine glycosylée chez les adultes consommant régulièrement plus de 0,9 mg de cyanure par kg de poids et par jour (Jackson, 1986b). Des proportions plus fortes d'hémoglobine glycosylée signifient qu'il y a suffisamment de glucose disponible pour se lier à la chaîne d'hémoglobine ß. Par conséquent, le niveau d'hémoglobine glycosylée est un excellent indice de l'élévation à long terme de la glycémie. Chez nos cochons nains de laboratoire, nous avons aussi observé une élévation de la glycémie en réponse à des concentrations de plus en plus fortes de produits cyanurés alimentaires (tableau 30.3), bien que les animaux aient été nourris de façon isocalorique (Jackson, 1991a).

Cette observation suggère que, toutes choses égales par ailleurs, l'exposition chronique à des concentrations modérément élevées de produits cyanurés alimentaires, peuvent stimuler l'hyperglycémie. Que cette hyperglycémie aboutisse ou non, finalement, à un diabète franc est cependant une question vivement débattue (Abu-Bakare *et al.*, 1986). Certains chercheurs ont rapporté que le cyanure peut calcifier les cellules beta du pancréas, pro-

Tableau 30.3 Glycémie et taux sanguins d'hormones thyroïdiennes chez des porcs *(Sus domesticus)* recevant des taux élevés (1,2 mg CN par kilo de poids corporel et par jour), et modérés (0,7 mg CN par kilo de poids corporel et par jour) de produits cyanurés alimentaires, durant 24 semaines de traitement, et des témoins n'en consommant pas. Des taux physiologiques de produits cyanurés alimentaires abaissent significativement la T_3 et élèvent la glycémie.

Groupe de traitement	Initial	Semaines 6	12	18	24
Triiodothyronine : taux de T_3					
élevé	137 (± 4)	129 (± 3)	120 (± 6)	103 (± 14)	98 (± 6)
moyen	138 (± 9)	143 (± 5)	137 (± 11)	126 (± 2)	117 (± 9)
bas	140 (± 9)	140 (± 7)	135 (± 5)	128 (±13)	119 (± 13)
témoin	142 (± 9)	137 (± 5)	140 (± 6)	139 (± 4)	139 (± 7)
ensemble	139 (± 2)	137 (± 6)	133 (± 9)	124 (± 15)	118 (± 17)
Thyroxine ou tetraiodothyronine : taux de T_4					
élevé	3,8 (± 0,1)	3,6 (± 0,2)	3,3 (± 0,7)	3,2 (± 0,3)	3,2 (± 0,1)
moyen	3,8 (± 0,3)	3,7 (± 0,3)	3,7 (± 0,5)	3,7 (± 0,4)	3,5 (± 0,3)
bas	3,8 (± 0,1)	3,8 (± 0,4)	3,6 (± 0,1)	3,8 (± 0,3)	3,6 (± 0,5
témoin	3,8 (± 0,4)	3,8 (± 0,6)	3,8 (± 0,3)	3,8 (± 0,2)	3,8 (± 0,3)
ensemble	3,8 (± 0,0)	3,7 (± 0,1)	3,6 (± 0,2)	3,6 (± 0,3)	3,5 (± 0,3)
Taux de glucose sanguin					
élevé	110 (± 7)	115 (± 10)	132 (± 11)	159 (± 13)	168 (± 17)
moyen	114 (± 3)	113 (± 2)	121 (± 5)	137 (± 16)	141 (± 18)
bas	109 (± 4)	110 (± 3)	120 (± 8)	117 (± 9)	127 (± 25)
témoin	108 (± 3)	109 (± 6)	110 (± 10)	107 (± 14)	106 (± 15)
ensemble	110 (± 3)	112 (± 3)	121 (± 9)	130 (± 23)	136 (± 26)

ductrices d'insuline (Solomonson,1981). Si cela est correct, il est donc possible que chez certaines personnes, l'ingestion régulière de cyanure à dose plus forte soit un cofacteur important de l'étiologie du diabète tropical dit de malnutrition et/ou du diabète tropical pancréatique (syndrome PFC, type-Z). D'ailleurs, des études faites en Jamaïque et en Inde (McMillan et Geevarghese, 1980) suggèrent l'hypothèse qu'une forme particulière de diabète appelée diabète de type J est associée à la consommation régulière de cultivars de manioc riches en cyanure, chez certains individus susceptibles. Le débat sur cette question n'est pas clos (Swai *et al.*, 1992).

Gain de poids, fonction thyroïdienne et manioc

Les modifications du métabolisme du glucose et de la fonction glycostatique induits par les produits cyanurés alimentaires peuvent aussi fortement influencer la prise de poids. Plusieurs études indiquent que les taux de produits cyanurés et de thiocyanate maternels sont en corrélation inverse avec le poids de naissance du nourrisson (Jensen et Foss, 1981 ; Bottoms *et al.*, 1982 ; Hauth *et al.*, 1984). De nombreux rapports suggèrent que le cyanure à dose

subaiguë et sub-létale, provoque une nette réduction de la prise de poids et que le cyanure et ses dérivés affectent le développement intra-utérin d'une façon proportionnelle. Olusi *et al.* (1979) ont noté une diminution du poids de naissance et du poids du cerveau, et aucun signe de catch-up, chez des rats nourris au manioc. Hershman *et al.* (1985) ont aussi rapporté que des souris nourries au manioc perdaient du poids. D'autres chercheurs ont aussi noté une réduction de gain de poids chez des cochons nourris au manioc en quantités modérées ou élevées (Gomez *et al.*, 1976). Dans nos travaux sur le cochon nain, le gain de poids est inversement proportionnel à une consommation de produits cyanurés alimentaires élevée (1,2 mg par kg de poids du corps par jour pendant six mois) ; l'ingestion chronique de produits cyanurés alimentaires semble créer des conditions défavorables au développement post-natal optimal. Notre hypothèse de travail est que, chez les animaux qui reçoivent des doses élevées de produits cyanurés alimentaires, il existe au niveau cellulaire d'absorption du glucose circulant, un dysfonctionnement lié au cyanure, affectant soit la perméabilité de la membrane, soit le système de transport. Ce domaine nécessite davantage des recherches.

Le thiocyanate, en tant que métabolite primaire de la dégradation du cyanure à dose subaiguë et sub-létale, est capable de se fixer plus compétitivement que l'iode dans la glande thyroïde (et être incorporé aux hormones thyroïdiennes) (MacMillan *et al.*, 1986). Le contact subaigu sub-létal avec des glucosides cyanogéniques semble perturber la fonction thyroïdienne (Tewe, 1982, Tewe *et al.*, 1984, Jackson, 1991a, Akindahunsi, 1992), la surcharge de thiocyanate étant un cofacteur important dans l'étiologie du goitre endémique et du crétinisme parmi certaines populations tropicales, par exemple les peuples de l'Oubangui (Gemena), du Zaïre (Delange *et al.*, 1982), du Sud du Sénégal (Ingenbleek et De Visscher, 1979), et du Sud-Ouest et de l'Est (Ekpechi, 1973) du Nigeria. Selon notre modèle animal, le cochon nain, les produits cyanurés alimentaires consommés chroniquement diminua aussi l'activité thyroïdienne proportionnellement à la dose ingérée. Cet hypothyroïdisme agit peut-être synergiquement avec l'hyperglycémie déclenchée par l'alimentation pour ralentir la prise de poids. Les effets apparents du cyanure ingéré sur la fonction thyroïdienne sont à la fois directs et indirects : la capture de l'iodure par la glande thyroïde est inhibée par le cyanure (Grodsky, 1977) et le thiocyanate non seulement se fixe davantage que l'iode, mais cause aussi une fuite rapide d'iodure échangeable de la glande thyroïde. Les niveaux plasmatiques réduits de thyroxine et de triodothyronine (T3 et T4) que nous avons observés, en conjonction avec les niveaux élevés de glucose sanguin, pourraient abaisser le métabolisme de base, arrêter la synthèse des protéines et réduire la production d'hormone de croissance, encore qu'une étude de

ces effets métaboliques précis reste à faire. On a postulé que la fonction de base des hormones thyroïdiennes est d'activer le processus de transcription de l'ADN dans le noyau, pour induire la synthèse de nouvelles protéines cellulaires (Guyton, 1986). Ainsi, toute atteinte à la synthèse de l'hormone thyroïdienne aura probablement toute une gamme d'effets sur la croissance, particulièrement chez les jeunes enfants.

Les implications de ces résultats pour le métabolisme et l'adaptation biologique (en tant que valeur de survie) sont potentiellement vastes. Dans les régions tropicales en voie de développement, où un pourcentage important de la population consomme des niveaux élevés de produits cyanurés dérivés du manioc, un ralentissement prononcé de la croissance parmi les très jeunes enfants sera invariablement associé avec une mortalité et une morbidité considérablement plus élevées. Chez les enfants plus âgés, cependant, les implications d'une croissance ralentie sont plus difficiles à cerner. Il est possible que dans certains écosystèmes tropicaux, une croissance retardée puisse en fait avoir des effets bénéfiques, agissant comme un mécanisme de conservation pendant des périodes de disette et d'inadéquation alimentaire. Des études ultérieures pourraient révéler, chez les adultes et les jeunes, des signes d'adaptation physiologique aux effets les plus négatifs des contacts chroniques avec le cyanure. Nos recherches suggèrent que les études bioculturelles ultérieures portant sur les implications de l'alimentation au manioc sur la croissance devraient viser le couple mère-enfant. Le développement intra-utérin et post-natal est un continuum, et les contacts maternels avec les produits cyanurés alimentaires influencent sans aucun doute le métabolisme du nourrisson et du jeune enfant. Puisque le glucose est la source principale d'énergie pour le fœtus et que la glycémie maternelle influence la croissance fœtale, des recherches ultérieures préciseront peut-être la relation entre la consommation maternelle de manioc, le contact avec les glucosides cyanogéniques et le métabolisme des glucides chez le fœtus. Toute altération pourra aussi affecter le début de la puberté, la chronologie des pics de croissance et l'apparition de divers marqueurs de maturation, ainsi que le poids du corps.

Effets neuro-comportementaux

À des niveaux plus élevés d'apports chroniques sub-létaux, les glucosides cyanogéniques semblent capable d'induire divers effets neurotoxiques chez des sujets sensibles (Vincent *et al.*, 1981). Chez l'homme, on observe une tendance accrue à la psychose (El Ghawabi *et al.*, 1975) et à l'amblyopie et l'atrophie optique (Baumeister *et al.*, 1975 ; Dang, 1981). Le Professeur Osuntokun (1981) a décrit en détail une maladie dégénérative, la neuropathie ataxique tropicale chez les Nigérians consommant une nourriture basée sur

des variétés de manioc à cyanure élevé. Une paraparésie spastique avec clonus du pied, appelée « konzo » a été signalée dans certaines zones du Mozambique et dans d'autres pays, et semble être liée à des concentrations élevées de glucosides cyanogéniques (Cliff *et al.*, 1985,1986 ; Rosling, 1986). Puisque ces rapports cliniques n'ont pas de base épidémiologique, il sera important, dans le futur, d'identifier le rôle de plusieurs cofacteurs dans l'apparition de ces neuropathologies. La place du soufre, des métaux et des micronutriments dans leur développement sera d'une importance toute particulière.

Dans les modèles expérimentaux sur le rat, les produits cyanurés alimentaires à dose sub-létale sont capables de diminuer l'acuité motrice et sensorielle, de réduire la sensibilité auditive (Van Middlesworth *et al.*, 1980), d'augmenter la susceptibilité aux convulsions et aux paralysies (Lacerda, 1981), et de diminuer les réflexes au pincement de queue (Ashton *et al.*, 1981). Dans d'autres modèles expérimentaux animaux, une dose de produits cyanurés alimentaires subaiguë et sub-létale est susceptible d'endommager la capacité de grimper et/ou la mémoire chez les souris (Soine *et al.*, 1980), de compromettre les performances natatoires des cochons d'Inde (D'Mello, 1986) et de provoquer des troubles de la coordination musculaire chez le chien. Dans nos études sur le cochon nain, nous avons observé diverses modifications de comportement en réponse à une augmentation de niveaux d'apport de produits cyanurés, notamment une diminution à dominer, à vocaliser, à se battre, à s'alimenter de façon agressive, à fouiller le sol et à pratiquer la pica. Nous avons aussi observé une augmentation de l'ambivalence animale, un temps de réaction ralenti, une claudication et une raideur en l'absence de blessure évidente, des vomissements, et des tremblements, le tout étant corrélé au niveau d'apport de cyanure au cours du temps (Jackson, 1988a).

Il est difficile de savoir jusqu'à quel point on peut extrapoler à l'homme les troubles neurologiques et comportementaux animaux. Au mieux, on peut peut-être conclure qu'une continuité de réactions existe. Lorsque le lien entre le changement métabolique et l'altération du comportement est étroit et fort, le contact avec des produits cyanurés alimentaires peut avoir un effet plus direct et plus facilement quantifiable. Par exemple, chez les singes *cynomolgus* (genre *Macaca*), il a été montré que les produits cyanurés alimentaires induisaient des changements auditifs détectables à l'électroencéphalogramme. De tels changements biologiques ont parfois été notés chez l'homme, au Surinam et au Nigeria (Hinchcliffe *et al.*, 1972). Lorsque la relation entre le changement métabolique et l'altération de comportement est plus faible, le contact avec les produits cyanurés alimentaires peut potentialiser certaines réactions que les structures culturelles peuvent soit amplifier, soit supprimer. Des investigations ethnographiques précises sont

Tableau 30.4 Moyenne (± écart-type) du taux sanguin d'immunoglobulines et d'anticorps anti-thyocyanate associés à différents niveaux de consommation de produits cyanurés chez 73 Libériens adultes. Les IgM semblent augmenter légèrement avec la consommation de CN.

	Ensemble	Hommes	Femmes
IgM			
Témoin + Bas	112,5 ± 14,1	110,8 ± 17,9	115,3 ± 23,4
Modéré + Élevé	142,2 ± 21,7	118,4 ± 13,5	197,1 ± 63,3
IgG			
Témoin + Bas	1552,7 ± 139,7	1606,4± 136,4	1463,3 ± 301,5
Modéré + Élevé	1670,6 ± 224,3	1763,3± 154,9	1286,5 ± 163,8
IgA			
Témoin + Bas	155,5 ± 25,7	156,8 ± 17,4	163,3 ± 31,2
Modéré + Élevé	153,4 ± 10,7	150,9 ± 12,3	159,1 ± 22,2
SCN titre d'anticorps			
Témoin + Bas	1536,7 ± 186,3	1902,4± 220,4	927,3 ± 276,6
Modéré + Élevé	1944,2 ± 182,1	1870,9± 228,5	2113,0 ± 301,7

nécessaires pour évaluer ces effets bioculturels. Là encore, l'importance de l'identification de cofacteurs pertinents et de l'élargissement des observations cliniques pour en faire des vraies évaluations épidémiologiques n'a pas besoin d'être davantage soulignée.

Modifications des réponses immunitaires

Nos études initiales sur les modifications du taux d'immunoglobines chez l'adulte consommant régulièrement diverses niveaux de glucosides cyanogéniques ont été menées au Libéria au début des années 80. Par la suite, en raison de la pandémie du VIH-SIDA, des recherches particulières ont mis en évidence l'importance de facteurs épigénétiques (par exemple les comportements culturels) sur le statut immunitaire. L'étiologie du syndrome d'immunodéficience acquis illustre bien l'intégration fondamentale de la biologie humaine et du comportement.

Dans les régions humides tropicales et subtropicales, qui constituent les écosystèmes naturels pour la culture du manioc, il existe de nombreux microbes pathogènes endémiques, et le statut immunologique de l'hôte représente une condition déterminante pour la santé et la survie. Dans ce contexte, toute baisse du taux d'immunoglobuline peut amener à une vulnérabilité accrue à la maladie et représente une menace pour les performances biologiques. Comme on l'a dit plus haut, l'ingestion de cyanure exige du soufre pour sa détoxication *in vivo* en thiocyanate. Le soufre sulfane joue un rôle critique à la fois dans cette détoxication et dans la synthèse des immunoglobuli-

nes. Nous pensions que toute pratique qui tendrait à réduire l'ingestion de soufre pourrait influencer négativement le statut immunitaire. À notre grande surprise, les glucosides cyanogéniques ingérés de façon chronique à des taux modérés à élevés semblent en fait *augmenter* les niveaux sériques d'immunoglobines, en particulier les IgM (Jackson *et al.*, 1985) chez les Libériens adultes (tableau 30.4).

Nous avons postulé plusieurs mécanismes directs et indirects pour expliquer ces effets. Les produits cyanurés alimentaires peuvent stimuler la production d'immunoglobines en agissant comme un immunogène, s'ils sont liés à une protéine de fort poids moléculaire (par exemple l'hémoglobine carbamylée). Des composés alimentaires de cyanure peuvent également avoir un potentiel antigénique. Certaines pratiques socioculturelles peuvent aussi élever les niveaux d'immunoglobuline indirectement. Au Libéria, les méthodes traditionnelles de préparation du manioc, telles que la fermentation prolongée des tubercules épluchés et la moisissure qui en résulte, l'ingestion de produits intermédiaires pendant la préparation du foufou, l'usage de mortiers et de pilons en bois rugueux non désinfecté pour l'écrasage, et les recettes traditionnelles telles que le *gegbah*, le foufou et le *dumboy* (voir tableau 30.1) au cours desquels les morceaux de manioc sont avalés avec une sauce mucilagineuse, sans mastication préalable, peut exposer les consommateurs de manioc à un contact microbien plus important. L'élévation des taux d'IgM que nous avons notée est probablement importante sur le plan biomédical, puisque ces anticorps possèdent des capacités antibactériennes fortes, telles que l'agglutination et l'activation du système du complément. Dans une zone où des maladies bactériennes telles que la lèpre, la fièvre récurrente à poux, le pian et le choléra sont endémiques, des niveaux élevés d'IgM peuvent améliorer spectaculairement les chances de survie.

Réactions adaptatives de détoxication

Un contact prolongé à des niveaux subaigus de glucosides cyanogéniques peut générer plusieurs mécanismes d'adaptation chez l'homme. La production d'un thiocyanate moins toxique en présence de l'enzyme rhodénase, la production de la forme cyano de la vitamine B_{12}, et la réaction cinétique adaptative de la G6PD érythrocytaire ont déjà été mentionnées. Cliff *et al.* (1986a, 1986b) ont postulé que la thyroïde était capable d'une réponse compensatoire aux effets antithyroïdiens des produits cyanurés alimentaires à dose subaiguë, lorsque les apports d'iode sont adéquats. Une détoxication supplémentaire par la production d'anticorps anti-thiocyanate peut aussi intervenir comme adaptation possible à une surcharge chronique de CN (Jackson *et al.*, 1985 ; Jackson 1988b). Au Libéria, nous avons constaté qu'une étude transversale

du niveau sérique de thiocyanate n'avait qu'un intérêt limité pour évaluer les effets à long terme du cyanure alimentaire. Un dosage unique ne renseigne en effet pas sur un processus longitudinal fait de décennies d'exposition aux apports chroniques en produits cyanurés. Le niveau sérique de thiocyanate peut être soumis à des variations diurnes, à des modulations physiologiques et même génétiques de la vitesse d'élimination et, du moins chez les Libériens adultes, à la production d'anticorps anti-thiocyanate.

Ce schéma d'accommodation et d'adaptation à une contrainte présente dans l'environnement mais d'origine culturelle, est compatible avec notre modèle bioévolutif théorique. Il doit exister au sein des populations diverses réponses adaptatives aux milieux dans lequel elles ont survécu. L'histoire alimentaire d'un peuple est une part essentielle de son environnement. Nous savons que l'Homme doit réagir à des contraintes à la fois biologiques et culturelles de son environnement. Les pratiques qui exposent les nourrissons, les jeunes enfants, et les femmes enceintes et allaitantes à des glucosides cyanogéniques à dose subaiguë sont d'une importance déterminante au point de vue bioculturel. Il est possible qu'un régime basé sur le manioc puisse notablement façonner la structure génétique d'une population en influençant sa réponse générale aux composantes de l'écosystème, par la modification de la valeur adaptative de mutations préexistantes et donc les conditions de sa survie.

Conclusions et perspectives

L'adoption de nouvelles pratiques culturelles peuvent alléger les contraintes antérieures, mais peuvent aussi en créer de nouvelles. Des pressions sélectives rapidement changeantes, telles que celles qui, selon l'hypothèse de notre équipe, ont joué lors de l'introduction du manioc comme aliment de base dans le régime traditionnel des Libériens, peuvent avoir eu un impact microévolutif important sur la population. Cette innovation en Afrique peut avoir engendré et maintenu une co-évolution entre plante et homme, notamment dans la partie occidentale du continent (Jackson, 1991b, 1992). Là, des manipulations ultérieures des variétés domestiques de *Manihot esculenta* qui y avaient été introduites ont probablement contribué à modifier la génétique de la plante ; réciproquement, la consommation de ses principales toxines, les glucosides cyanogéniques linamarine et lotaustraline, ont dû avoir des conséquences significatives sur le phénotype et le génotype humains. Quelques-uns de ces changements ont peut-être été des modifications superficielles du comportement (par exemple des aversions au goût, des vomissements, la diarrhée), d'autres ont dû refléter de profondes altérations métaboliques (par exemple une glycolyse et des hormones thyroïdiennes modifiées), alors que d'autres conséquences encore visaient directement le

génome (p. ex. des modifications de traits génétiques spécifiques tels que l'hémoglobine ßS et la G6PD érythrocytaire, effets directs sur l'ADN et de l'ARN).

Chez d'autres êtres vivants, on a montré que de nouvelles pressions sélectives, telles que le contact avec des produits allélochimiques nouveaux ou composés secondaires, ont augmenté la vitesse de mutation et ont donc accru l'hétérogénéité de la population. Ailleurs, a été avancée l'hypothèse que les contacts avec des composés végétaux métaboliquement actifs pourraient produire des altérations de la structure de l'ADN et des interactions ADN/ARN (p. ex. les vitesses de transcription et de traduction) et peuvent aussi déclencher des changements moléculaires sur des protéines spécifiques (p. ex. les enzymes et les hormones) (Castro, 1987 ; Berdanier et Hargrove, 1993). Les altérations dans le contrôle génétique peuvent survenir au moins à quatre niveaux (bien que chaque gène ne réponde pas à chaque niveau) : le déclenchement ou la fin de la transcription, le processus nucléaire ou les transcriptions primaires, la stabilisation et la déstabilisation de l'ARN cytoplasmique, et la traduction de l'ARNm (Darnell *et al.*, 1990). L'augmentation du soufre d'origine alimentaire, nécessaire pour détoxiquer le cyanure, sera peut-être aussi reconnue comme étant un facteur limitant significatif pour le génome. Puisque les acides aminés soufrés (méthionine et cystéine) sont la source la plus probable de détoxication du cyanure, les populations se nourrissant de manioc courent-elles un risque potentiellement plus grand d'être privées d'acides aminés soufrés et d'être mal nourries ? Dans d'autres espèces eukaryotes, il a été montré que des carences de ce type ont induit une augmentation modérée du taux de mutation et peuvent potentiellement changer la vitesse de recombinaison du matériel génétique existant. La possibilité d'effets génotypiques directs (dans l'espèce humaine) comme conséquence de l'ingestion des composés secondaires (et leurs métabolites) de ces plantes, est un champ de recherche en plein essor. La plupart des cellules sont protégées des fluctuations de l'environnement immédiat, et ne réagissent pas de façon significative aux changements en réprimant ou déclenchant des synthèses enzymatiques spécifiques. Cependant, les cellules du foie font exception. Ce sont donc les systèmes d'enzymes hépatiques qui sont les plus à même de démontrer les interactions entre gène et environnement, et peut-être est-ce là que nous devrions chercher les effets génomiques directs du manioc sur l'homme.

À présent, à l'approche du 21ème siècle, il faut abandonner les notions trop réductionnistes de l'évolution néo-darwinienne, et il existe un besoin évident, pour les sciences bioévolutives, d'intégrer les données anthropologiques, afin de proposer une perspective à long terme. Nos études en ont été,

jusqu'à présent, une étape préliminaire. En quantifiant l'impact de comportements culturels spécifiques (par exemple le modèle alimentaire) sur la valeur de survie (santé biologique) et la micro-évolution dans les populations tropicales, nous sommes mieux en mesure d'évaluer la valeur adaptative, si elle existe, de conduites particulières. Nos recherches avec les glucosides cyanogéniques ont porté sur les effets globaux au niveau de la population, mais ont cherché leur confirmation à des strates d'analyse plus approfondis (p. ex. la molécule, la cellule, l'organe). Cette confirmation a renforcé la validité de nos résultats initiaux et nous a fourni une voie d'approche pour des recherches futures. Cette stratégie a réaffirmé l'importance d'une approche bioculturelle, intégrative et interdisciplinaire, de l'évolution phénotypique, et a défini le rôle essentiel d'une démarche anthropologique systématique et scientifique dans les recherches sur l'écologie évolutive et le développement durable. L'espèce humaine est faite à la fois de biologie et de culture. L'inadéquation de la sériation linéaire cartésienne, qui a trop longtemps sévi sur les sciences biosociales, continue de nuire. L'anthropologie est admirablement préparée à conceptualiser algébriquement tous les points remarquables de la condition humaine et pour les analyser de façon holistique dynamique. Notre défi collectif reste la découverte de voies qui permettent de maximiser nos ressources culturelles et biologiques. Ce défi a été la quête primordiale de notre espèce depuis le début de son histoire évolutive sous les tropiques. Pour y répondre, nous devons continuer à essayer de comprendre notre nature, son caractère à la fois unique et similaire à d'autres organismes, les conséquences évolutives de nos choix culturels, et notre potentiel d'adaptation.

Références

Abu-Bakare, A., Taylor, R., Gill, G.V. et Alberti, K.G.M.M. (1986). Tropical or malnutrition-related diabetes: a real syndrome? *Lancet*, I, 1135–1138

Akindahunsi, A.A. (1992). *A study of the chemical causes of goiter in Akoko and Ilesa areas of South-Western Nigeria.* Ph.D. thesis, Obafemi Awolowo University, Ile-Ife, Nigeria

Ashton, D., van Reempts, J. et Wauguier, A. (1981). Behavioural, electrocencephalographic and histological study of the protective effect of etomidate against histotoxic dysoxia produced by cyanide. *Arch. Int. Pharmacodyn. Ther. (Belgium)*, 254, 196–212

Baumeister, R.G.H., Schievelbein, H. et Zickgraf-Rudel, G. (1975). Toxicological and clinical aspects of cyanide metabolism. *Drug Res.*, 25, 1056–1064

Berdanier, C. et Hargrove J. (eds.) (1993). *Nutrition and Gene Expression.* (Boca Raton FL: CRC Press)

Bottoms, S.F., Judge, N.E., Kuhnert, P.M. et Sokol, R.J. (1982). Thiocyanate and drinking during pregnancy. *Alcoholism (NY)*, 6, 391–395

Castro, C.E. (1987). Nutrient effects on DNA and chromatin structure. *Ann. Rev. Nutr.*, 7, 407–421

Cliff, J., Essers, S. et Rosling, H. (1986a). Ankle clonus correlating with cyanide intake from cassava in rural children from Mozambique. *J. Trop. Pediat.*, 32, 186–189

Cliff, J., Lundquist, P., Martensson, J., Rosling, H. et Sorbo, B. (1985). Association of high cyanide and low sulphur intake in cassava-induced spastic paraparesis. *Lancet*, II, 1211–1212

Cliff, J., Lundquist, P., Rosling, H., Sorbo, B. et Wide, L. (1986b). Thyroid function in a cassava-eating population affected by epidemic spastic paraparesis. *Acta Endocrinol. (Copenhagen)*, 113, 523–528

Conn, E.E. (1980). Cyanogenic glycosides. In Bell, E.A. et Charlwood, B.V. (eds) *Secondary Plant Products. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Volume 8*, pp. 461-491 (New York : Springer)

Dang, C.V. (1981). Tobacco-alcohol amblyopia : a proposed biochemical basis for pathogenesis. *Med. Hypotheses (Canada)*, 7, 1317–1328

Darnell, J., Lodish, H. et Baltimore, D. (1990). Gene control and the molecular genetics of development in eukaryotes. In *Molecular Cell Biology* (2nd edition). pp. 391-448 (New York : W.H. Freeman and Co)

Delange, F., Iteke, F.B. et Ermans, A.M. (eds) (1982). *Nutritional Factors Involved in the Goitrogenic Action of Cassava* (Ottawa : IDRC)

Dufour, D.L. (1989). Effectiveness of cassava detoxification techniques used by indigenous peoples in northwest Amazonia. *Interciencia*, 14, 86–91

Dufour, D.L. et Wilson, W.M. (1996). La douceur de l'amertume : une ré-évaluation des choix du manioc amer par les Indiens Tukano d'Amazonie. *Chapitre 55 du présent ouvrage*, pp. 875–896

Ekpechi, O.L. (1973). Endemic goiter and high cassava diets in eastern Nigeria. In Nestel, B. et MacIntyre, R. (eds) *Chronic Cassava Toxicity*, pp. 139–145 (Ottawa : IDRC)

El Ghawabi, S.H., Gaafar, M.A., El Saharti, A.A., Malash, K. et Fares, R. (1975). Chronic cyanide exposure : a clinical, radioisotope, and laboratory study. *Br. J. Ind. Med.*, 32, 215–219

Glader, N. et Conrad, D. (1972). Inhibition of glucose-6-phosphate dehydrogenase in vitro by sodium cyanate. *J. Biol. Chem.*, 324, 3311–3313

Gomez, F.F., Camacho, C. et Maner, J.H. (1976). Utilization of cassava-based diets in swine feeding. In *Symposium of the International Society for Tropical Root Crops*, pp. 262–266 (Ottawa : IDRC)

Guyton A.C. (1986). Endocrinology and Reproduction In *Textbook of Medical Physiology* (7th edition), Chapter XIII, pp. 875-1006 (Philadelphia : W.B. Saunders)

Hauth, J.C., Hauth, J., Drawbaugh, R.B., Gilstrap, L.C. III et Pierson, W.P. (1984). Passive smoking and thiocyanate concentrations in pregnant women and newborns. *Obstet. Gynecol. (USA)* 63, 519–522

Hershman, J.M., Pekary, A.E., Sugawara, M., Adler, M., Turner, L., Demetrion, J.A. et Hershman, J.D. (1985). Cassava is not a goitrogen in mice. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 180, 72–78

Hinchcliff, R., Osuntokun, B.O. et Adeuja, A.O.C. (1972). Hearing levels in Nigerian ataxic neuropathy. *Audiology*, **11**, 218

Holmes, R. (1996). Anthropométrie nutritionnelle des Amérindiens : aspects biologiques et sociaux du déficit statural. *Chapitre 32 du présent ouvrage*, pp. 549–557

Ingenbleek, Y. et Visscher, M. de (1979). Hormonal and nutritional status : critical conditions for endemic goiter epidemiology. *Metabolism* **28**, 9-19

Jackson, L.C. (1986a). Sociocultural and ethnohistorical influences on genetic diversity in Liberia. *American Anthropology* **88**, 171–179

Jackson, L.C. (1986b). Hyperglycemia and chronic exposure to sublethal dietary cyanide : does regular cassava eating predispose to diabetes? *Am. J. Phys. Anthropo.*, **69**, 218

Jackson, L.C. (1988a). Behavioral effects of chronic sublethal dietary cyanide in an animal model : implications for humans consuming cassava *(Manihot esculenta)*. *Human Biology*, **60**,142–151

Jackson, L.C. (1988b). Possible adaptation to serum thiocyanate overload associated with chronic sublethal dietary cyanide ingestion. *Human Biology*, **60**,152–155

Jackson, F.L.C. (1990). Two evolutionary models for the interactions of dietary cyanogens, hemoglobin S, and *falciparum* malaria. *American Journal of Human Biology*, **2**, 521–532

Jackson, F.L.C. (1991a). Influence of chronic sublethal cyanide on body weight in neonatal swine : implications for humans consuming cassava *(Manihot esculenta)*. *American Journal of Human Biology*, **3**, 339–345

Jackson, F.L.C. (1991b). Secondary compounds in plants (allelochemicals) as promoters of human biological variability. *Annu. Rev. Anthropol*, **20**, 505–546

Jackson, F.L.C. (sous presse). The case for human-plant coevolution. *American Journal of Human Biology*

Jackson, L.C., Bloch, E.F., Jackson, R.T., Chandler, J.P., Kim, Y.L. et Malveaux, F. (1985). Influence of dietary cyanide on immunoglobulin and thiocyanate levels in the serum of Liberian adults. *J. Natl. Med. Assoc.*, 77, 777–782

Jackson, L.C., Chandler, J.P. et Jackson, R.T. (1986). Inhibition and adaptation of red cell glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PD) *in vivo* to chronic sublethal dietary cyanide in an animal model. *Human Biology*, **58**, 67–77

Jackson, F.L.C., Jackson, R.T., de Lumen, B.O., Sio, F.K., Dinkins, L. et Muhammed, A.F.H. (1992). Cassava (*Manihot esculenta*) in Liberia : history, geography, traditional processing, and cyanogenic glycoside level. *Ecology of Food and Nutrition*, **28**, 227–242

Jackson, F.L.C., Jackson R.T., Pardo, L., Nhu, K. (*en préparation*) *Gegbah*, a Liberian cassava food with elevated residual cyanide levels and significant cultural symbolism

Jackson, L.C., Osegura, M., Medrano, S. et Kim, Y.L. (1988). Carbamylation of hemoglobin in vivo with chronic sublethal dietary cyanide : implications for hemoglobin S. *Biochem Med. Metab. Biol.*, **39**, 64–68

Jensen, O.H. et Foss, O.P. (1981). Smoking in pregnancy. Effects on the birthweight

and on thiocyanate concentration in mother and baby. *Acta Obstet. Gynecol. Scand.*, **60**, 177–181

Jones, (1959). *Manioc in Africa* (Palo Alto, Ca : Stanford University Press)

Lacerda, M. de (1981). Study of the toxic action of cassava extract. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, Sér. 5, **92**, 1116–1118

Livingstone, F.B (1958) The distribution of the sickle cell gene in Liberia. *American Journal of Human Genetics* **10**, 33-41

MacMillan, M., Spinks, E.A. et Fenwick, G.R. (1986). Preliminary observations on the effect of dietary Brussels sprouts on thyroid function. *Hum. Toxicol.*, **5**, 15

McMillan, D.E. et Geevarghese, P.J. (1980). Dietary cyanide and tropical malnutrition diabetes. In Podolsky, S. et Viswanathan, M. (eds) *Secondary Diabetes. The Spectrum of the Diabetic Syndromes*, pp. 239–247 (New York : Raven Press)

Montgomery, R.D. (1979). Cyanogenetic glycosides. In Vinken, J.N. et Bruyn, W. (eds) *Handbook of Clinical Neurology*, vol **36**, pp.15-27 (Amsterdam : North Holland)

Nagel, R.L., Raventos, C., Tanowitz, H.B. et Wittner, M. (1980). Effect of sodium cyanate on *Plasmodium falciparum* in vitro. *J. Parasitol.* **66**, 483–497

Neel, J.V., Robinson A.R., Zuelzer W.W., Livingstone, F.B. et Sutton, H.E. (1961). The frequency of elevations in the A2 and hemoglobin fractions, in the natives of Liberia and adjacent regions, with data on haptoglobin and transferrin types. *American Journal of Human Genetics* **13**, 262-278

Oke, O.L. (1977). The prophylactic action of cassava. In Cock, J. MacIntyre, R. et Graham, R. (eds) *Proceedings of the Fourth Symposium of the International Society for Tropical Root Crops* (Ottawa : IDRC)

Olusi, S.O., Oke, O.L. et Odusote, A. (1979). Effects of cyanogenic agents on the reproduction and neonatal development in rats. *Biol. Neonate*, **35**, 233–243

Osuntokun, B.O. (1981). Cassava diet, chronic cyanide intoxication, and neuropathy in the Nigerian African. *Nutr. Diet.*, **36**, 141–173

Poulton, J.E. (1983). Cyanogenic compounds in plants and their toxic effects. In Keeler, R.F. et Tu, A.T. (eds) *Handbook of Natural Toxins. Plant and Fungal Toxins*, Vol 1, pp. 117–157 (New York : Marcel Dekker)

Rosling, H. (1986). Cassava cyanide and epidemic spastic paraparesis. A study in Mozambique on dietary cyanide exposure. Ph.D. thesis, *Acta Universitatis Upsaliensis*, Tryckkontakt, Uppsala, Sweden

Rudney, J.D., Jackson, L.C. et Smith, Q.T. (1985). Salivary defense systems in adult Liberians differing in dietary cyanide intake. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **66**, 223

Smith R.L. (1971) The role or gut flora in the conversion of inactive compounds to active metabolites. In W.N. Aldridge (ed.)*Symposium on Mechanisms of Toxicity*, pp. 229-247 (New York : Macmillan)

Soine, W.H., Brady, K.T., Balster, R.L. et Underwood, J.Q. (1980). Chemical and behavioural studies of 1-piperidino cyclohexane-carbonitrile (PCC) : evidence for cyanide as the toxic component. *Res. Commun. Chem. Pathol. Pharmacol.*, **30**, 59–70

Solomonson, L.P. (1981). Cyanide as a metabolic inhibitor. In Vennesland, K., Conn, E.E., Knowles, C.J., Westley, J. et Wissing, F. (eds.) *Cyanide in Biology*, pp. 121-128 (London : Academic Press)

Tewe, O.O. (1982). Thyroid cassava toxicity in animals. In Delange, F. et Ahiuvatia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid Research and Public Health Issues*, (Ottawa : IDRC)

Tewe, O.O., Ofolabi, A.O., Grisson, F.E., Littleton, G.K. et Oke, O.L. (1984). Effect of varying dietary cyanide levels on serum thyroxine and protein metabolites in pigs. *Nutr. Rep. Int.*, **30**,1245

Van Middlesworth, L. et Norris, C.H. (1980). Audiogenic seizures and cochlear damage in rats after perinatal antithyroid treatment. *Endocrinology*, **106**, 1686–1690

Vincent, M., Vincent, F., Marka, C. et Faura, J. (1981). Cyanide and its relationship to nervous suffering : physiopathological aspects of intoxication. *Clin. Toxicol.*, **18**, 1519–1527

SEL DE CENDRE, MANIOC ET GOITRE : CHANGEMENT DE RÉGIME ALIMENTAIRE
et développement du goitre endémique chez les Azandé d'Afrique centrale

Armin PRINZ

Introduction

La carence en iode et ses conséquences, telles le goitre et le crétinisme, restent un problème de santé non résolu. L'OMS estime le nombre de personnes souffrant de carence en iode dans le monde à environ un milliard, et le nombre de cas de crétinisme signalés à environ 3 millions, mais comme le souligne l'OMS, le chiffre véritable est beaucoup plus élevé parce que dans bon nombre de pays les handicapés mentaux souffrant de crétinisme ne sont pas recensés, que ce soit pour des raisons politiques ou à cause de l'absence de statistiques (Anonyme, 1991 ; De Maeyer *et al.*, 1979).

Il est vrai qu'avec des aliments artificiellement iodés, par exemple le sel de cuisine, ce problème peut être résolu, ou tout au moins atténué dans une population donnée, mais en pratique, il y a des limites à cette approche, d'abord parce que l'iodation augmente le prix du sel de cuisine, ce qui restreint son usage, surtout dans les pays pauvres, ensuite parce qu'il existe une réticence générale à l'enrichissement artificiel des aliments par des substances chimiques qui peuvent en elles-mêmes causer des problèmes de santé.

La carence en iode n'est pas l'unique condition préalable au développement du goitre et du crétinisme ; la présence d'agents goitrogènes est aussi nécessaire. L'une des plus importantes de ces substances est le thiocyanate, présent à l'état naturel dans certains produits alimentaires comme le chou

(qui constitue un facteur déterminant pour l'incidence du goitre endémique dans les pays alpestres), ou qui se forme dans l'organisme durant le catabolisme des autres cyanates. Le manioc (*Manihot esculenta*) est la plante cultivée le plus abondante qui puisse présenter un risque véritable pour les humains, à cause de sa teneur en cyanate (Jackson, chapitre 30 du présent ouvrage). Il est généralement admis que la combinaison d'une alimentation à base de manioc et d'une carence en iode est la cause principale du développement du goitre dans le monde (Ermans *et al.*, 1982 ; Balagopalan *et al.*, 1988).

Le goitre en Afrique centrale

Il existe en Afrique Centrale de vastes régions où le goitre est endémique. Dans les bassins fluviaux de l'intérieur, le taux de goitre s'accroît énormément, au point que dans certaines populations, plus de 90 % des gens souffrent d'hypertrophie clinique de la glande thyroïde (Benmiloud *et al.*, 1982). Les raisons en sont d'une part l'absence d'iode dans le sol et par conséquent dans la nourriture, et d'autre part la présence de thiocyanate goitrogène, provenant essentiellement d'une alimentation à base de manioc. Selon nos propres recherches, plus de 80 % des Azandé vivant aux confins des fleuves Nil et Congo (Zaïre) souffrent du goitre (figure 31.1), et le crétinisme endémique y est abondant. Toutefois, cela semble être un développement récent, car selon le témoignage des missionnaires, cette maladie était pratiquement inconnue des Azandé au début du siècle. Dans son « Dictionnaire Français-Zandé », le père dominicain, évêque de Doruma-Dungu, C.R. Lagae (Lagae et Van den Plas, 1922) qui vécut de nombreuses années avec les Azandé notait : « Goitre = *boguma*, assez répandu aux environs de Bondo parmi les Abandya... ; semble inconnu des autres Azandé ». Nous pouvons ainsi affirmer, que cette maladie que n'importe quel non-spécialiste peut détecter, n'a pu jouer un quelconque rôle dans cette zone à cette époque. Aussi tard que 1952, sur le versant soudanais de la crête de partage des eaux Nil-Congo (Farell, 1954), la prévalence du goitre était d'environ 3 %, et aucun cas de crétinisme n'était diagnostiqué.

Dans une étude rétrospective des habitudes alimentaires de ce groupe ethnique depuis le début de ce siècle (Prinz, 1976), j'ai signalé deux changements importants qui semblent avoir joué un rôle essentiel dans le développement du goitre endémique : l'émergence du manioc comme aliment de base des Azandé, et le remplacement du sel de cendre végétale par du sel de cuisine importé.

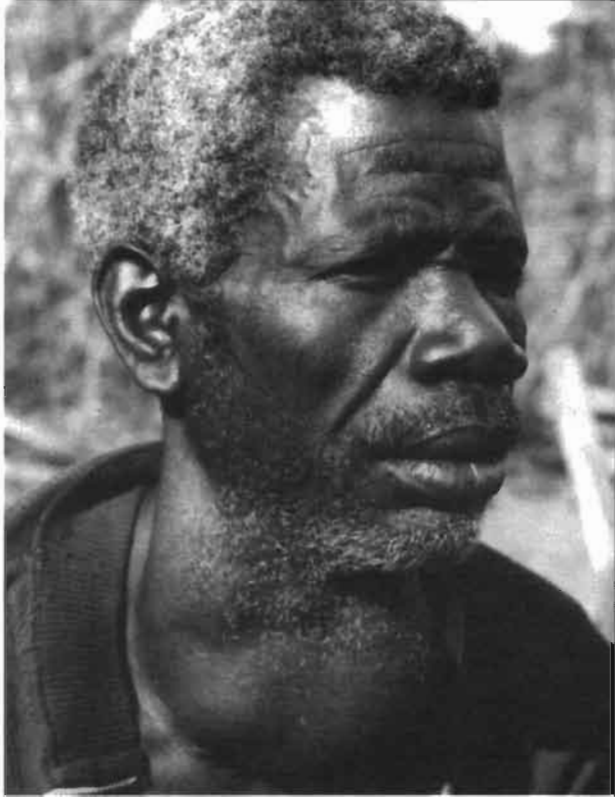


Figure 31.1
Homme Azandé avec un goitre prononcé : Plus de 80 % des Azandé vivant aux confins des fleuves Nil et Congo (Zaïte) souffrent du goitre. (photo A. Prinz).

Historique du manioc en Afrique

Trois périodes essentielles peuvent être distinguées dans l'expansion du manioc en Afrique : d'abord, la période d'implantation des premiers comptoirs commerciaux portugais, sur la côte ouest-africaine aux XVIe et XVIIe siècle, ensuite la période du partage de l'Afrique par les métropoles occidentales au XIXe siècle, enfin la période coloniale tardive, après la seconde guerre mondiale.

La présence du manioc en Afrique est notée peu de temps après l'occupation du Brésil par les Portugais. Dès 1593 (Prinz, 1988) ou même 1580 (Bahuchet, 1989), la farine de manioc était transportée vers l'Angola comme élément du commerce triangulaire. Les bateaux étaient chargés en farine au Brésil dans le but d'assurer l'alimentation des esclaves, tant dans les camps de regroupement des comptoirs portugais en Angola, que durant leur acheminement vers l'Amérique.

La plante elle-même fut bientôt apportée en Afrique et devint vite populaire dans les villages voisins des établissements portugais. Ainsi, des témoignages recueillis à partir de 1666 décrivent le manioc comme aliment de base des populations d'Angola (Prinz, 1988). D'après la tradition orale, les Bushongo du Kasaï cultivaient déjà le manioc vers 1680 (Torday et Joyce,

1911). Nous pouvons toutefois présumer qu'en Afrique Centrale, où d'autres tubercules amylacés sont abondants, seuls les autochtones vivant et travaillant près des établissements européens l'adoptèrent.

Il semble que le manioc ne se soit véritablement répandu en Afrique qu'à la fin du XVIIIe, et au XIXe siècle, non seulement en Angola, mais aussi simultanément dans plusieurs zones de la côte orientale. Le contact direct avec les Européens ou avec les esclaves affranchis rentrés du Brésil (Agboola, 1968) semble avoir été le principal facteur d'implantation de cette culture. Plus tard, la création des villes favorisa l'expansion de ce nouvel aliment de base, puisque leur population en pleine croissance devait être nourrie sur les ressources locales, étant donné la quasi absence des voies de communication avec l'intérieur. Le manioc offrait une meilleure option que les aliments de base traditionnels, en raison de sa grande productivité pour un faible investissement de travail.

Toutefois, la pénétration du manioc sur l'ensemble du continent ne fut totale qu'avec la mise en exploitation économique systématique de l'Afrique par les Européens. À partir des années 1900, il commença à se répandre depuis la côte et les villes, avec l'encouragement actif des colons. Il y avait deux motivations principales à son introduction : dans certaines régions, l'exportation de grandes quantités d'amidon pourrait servir à l'industrialisation croissante de l'Europe, et le manioc convenait parfaitement ; ailleurs, spécialement à l'intérieur du continent, cela permettait de dégager une main d'œuvre suffisante pour d'autres cultures de rente, sans menacer la production alimentaire locale.

Dans la région Azandé, le manioc n'arriva qu'au début du XXe siècle ; Georg Schweinfurth avait déjà mentionné les plantations des Mangbetu sur l'Uélé dans les années 1870 (Schweinfurth, 1874). Ce n'est qu'en 1922 que des missionnaires belges de Doruma (Lagae et Van den Plas, 1922) le décrivent comme une plante valorisée par les populations locales. Il fallut encore plusieurs décennies, avec l'exploitation intensive de la région Azandé par les Européens, en vue de la production du coton, pour que le manioc s'élève à son rang dominant dans l'alimentation de ce groupe ethnique, et ce pour les raisons mentionnées plus haut.

Ce développement est particulièrement bien illustré par le fameux « plan d'aménagement Zandé » des Britanniques au Sud Soudan (Reining, 1966). À partir de 1945, les Azandé furent délogés de leur habitat originel le long des rivières pour être installés à proximité des nouvelles routes. Le but de ce déménagement était de permettre le contrôle de la trypanosomiase, et de surveiller la culture du coton. Les chefs locaux était sous la contrainte administrative d'assurer la production d'une certaine quantité de coton. Déjà

motivée par la future indépendance du Soudan et dans l'optique de créer une relative autonomie économique pour le nouvel état, une industrie cotonnière locale fut créée. Ainsi s'imposa la double nécessité d'établir une grosse production alimentaire à faible coût d'énergie. D'abord, la population avait besoin de ménager suffisamment de temps pour mener à bien la culture du coton en sus de son agriculture vivrière. Ensuite, les travailleurs de l'industrie devaient être nourris à partir de la production locale : le manioc remplissait ces deux conditions de façon quasi idéale. On espérait que le risque de malnutrition des populations, et le danger constitué par la présence d'acide hydrocyanique dans le manioc, aggravé par la carence protéique, pouvaient être évités par l'importation d'aliments d'une grande valeur nutritive, comme le poisson séché, que la population était censée pouvoir acheter avec les salaires qu'elle gagnait désormais. Toutefois, ces espoirs s'avérèrent mal fondés, car les gens succombèrent facilement à la tentation d'acheter non pas les produits de première nécessité, mais des objets de prestige importés tels que bicyclettes, radios, et autres, au lieu d'équilibrer leur ration alimentaire. La malnutrition n'est pas forcément visible, et les gens ne virent pas le besoin d'acquérir des aliments importés coûteux, mais de haute valeur nutritive. La conséquence en fut un accroissement de la malnutrition, spécialement parmi les enfants.

La détoxication du manioc chez les Azandé

Comme on l'a vu, la présence de l'acide hydrocyanique dans le manioc et principalement du thiocyanate, formé par une réaction d'élimination de l'organisme, est d'une importance décisive pour la genèse du goitre endémique en Afrique ; une détoxication adéquate est donc un préalable important à la réduction de son incidence.

Malheureusement en Afrique la détoxication du manioc n'est pas faite avec autant de soin qu'en Amérique du Sud. En particulier, il manque l'étape qui correspondrait à l'emploi du *tipiti*, le tube à presser le manioc des Indiens du Brésil. Les méthodes de détoxication sont particulièrement superficielles dans l'intérieur de l'Afrique, dans les zones où le manioc a été introduit depuis peu. Tandis que Bourdoux *et al.* (1982) ne détectent pratiquement aucune trace résiduelle d'acide hydrocyanique (HCN) dans la pâte de manioc traitée au Bas-Zaïre, dans le delta du Congo, ils trouvent jusqu'à 6,3 mg HCN par kg dans la pâte de la région de Kivu et même 17,3 mg HCN par kg dans la région de l'Oubangui. La dose brute létale est de 60 à 160 mg d'HCN pour un adulte, mais des problèmes de santé sérieux peuvent survenir à des seuils beaucoup plus bas, en cas de consommation régulière comme

sur l'Oubangui. Dans les populations souffrant de carence en protéines et par conséquent d'un déficit en acides aminés soufrés, les symptômes chroniques ou subaigus d'intoxication peuvent facilement se manifester, puisque le soufre organique contribue à une détoxication rapide, sous forme de thiocyanate qui est aisément excrété (Prinz, 1988).

Alors qu'une consommation élevée de protéines réduit les effets toxiques de l'acide hydrocyanique dans l'organisme, le développement du goitre est favorisé par le thiocyanate (SCN) généré durant le processus. Toutefois il a été montré que le thiocyanate n'a d'effet goitrogène que si le rapport iode/SCN est inférieur à trois ; dans les zones hyperendémiques où il y a des cas de crétinisme, cette proportion tombe même à moins de deux (Delange *et al.*, 1982). Cela souligne l'importance d'une détoxication adéquate du manioc avant consommation pour prévenir le goitre, surtout dans les régions où le régime alimentaire contient peu d'iode.

Toutefois, Bourdoux *et al.* (1982) ont trouvé un taux élevé d'acide hydrocyanique non seulement dans la pâte de manioc des régions de l'Oubangui situées loin de la côte, mais aussi dans les plants de manioc de cette zone. La concentration, jusqu'à 350 mg d'HCN par kilo de tubercule, serait absolument mortelle sans détoxication. De faibles précipitations, la température fraîche des saisons sèches, et un degré élevé de dégénérescence des plantes pourraient être responsables de cette concentration excessive.

Les Azandé, non plus, ne détoxiquent pas suffisamment le manioc. Leur méthode se limite à tremper plusieurs jours dans l'eau les tubercules entiers préalablement pelés ; ils sont ensuite soit séchés au soleil et pilés pour être réduits en farine, soit écrasés encore humides, la pâte obtenue étant modelée en galettes qui sont séchées sur des étagères. Ces galettes se conservent longtemps et peuvent être transformées en farine à la demande. La méthode usuelle de cuisson de la pâte de manioc ne semble pas non plus très efficace pour en réduire le contenu toxique (Muzanila, 1993). La farine est simplement mélangée à de l'eau chaude pour obtenir une bouillie épaisse, comme cela se fait dans toute l'Afrique Centrale, et l'acide hydrocyanique ne s'évapore pas suffisamment, à cause de la faible température de cuisson.

Le sel de cendre

Le second changement important dans les habitudes alimentaires des Azandé au cours de ce siècle, et qui semble très déterminant dans le développement du goitre, est la baisse de production et de consommation du sel de cendre. Ces filtrats concentrés étaient traditionnellement, et demeurent, utilisés dans plusieurs régions tropicales comme condiment (Portères, 1950 ; Pagezy, 1978). Pour les produire, on brûle de grandes quantités de plantes, ce qui provoque une forte concentration de substances inorganiques naturelles.

Tableau 31.1 Plantes traditionnellement utilisées par les Azandé pour la production du sel de cendre.

Appellation Azandé	Famille	Espèce
Matangbu	Sterculiaceae	*Dombeya burgessiae* *Dombeya quinqueseta*
Lange (Range)	Graminae	*Setaria barbata*
Nbilingbili (Ngbiringbiri)	Compositae	*Ethulia conyzoides* *Vernonia amygdalina* *Vernonia thomsoniana*
Mvue	Marantaceae	*Marantochloa leucantha* *Marantochloa purpurea*
Bubu	Zingiberaceae Marantaceae	*Kaempferia* sp. *Thalia welwitschii*
Kubungu	Loganiaceae	*Anthocleista procera*

Toutes les plantes sont classées selon la nomenclature de Hillman et Hillman (1983) à l'exception de *Dombeya burgessiae* déterminé sur notre herbier par le département de Botanique du Muséum d'Histoire Naturelle de Vienne. Les variantes entre parenthèses sont dues à une prononciation différente d'un son intermédiaire entre L et R en Zandé: les Azandé du Zaïre le prononcent plutôt L, et ceux du Soudan R.

L'analyse des sels de cendre de Nouvelle-Guinée montre qu'ils sont particulièrement riches en ions chlore et potassium, mais pas en ions sodium (Lemonnier, 1984). C'est ce qui a inspiré des essais d'utilisation des sels de cendre comme substitut au sel de cuisine, pour les malades souffrant d'hypertension en Europe, mais l'échec de cette initiative est probablement dû à un goût inhabituel pour les Européens, rappelant le bicarbonate de soude.

La même étude montre toutefois que les concentrations des différents ions varient largement. Ainsi la teneur en chlorure des 17 échantillons examinés variait entre 0,6 % et 46 %, la teneur en potassium entre 31 % et 57 %, la teneur en sodium entre 0,01 % et 8 %, celle du dioxyde de carbone entre 0,2 % et 49 % et celle du dioxyde de soufre entre 0,6 % et 47 %. Les teneurs en calcium et en magnésium, variaient entre des traces et 2 %. L'iode n'a pas été dosé.

Production du sel de cendre chez les Azandé

Là où les sels de cendre sont encore produits, c'est de plus en plus à partir de plantes qui peuvent être recueillies facilement et sont toujours disponibles, par exemple l'inflorescence mâle séchée ou ce qui reste après récolte du syncarpe des palmistes, ainsi que les feuilles de bananiers et de papayers. Celles-ci sont soit ajoutées aux plantes traditionnellement utilisées pour la production des sels de cendre (tableau 31.1) soit traitées telles quelles.

Figure 31.2 | Entonnoir utilisé pour le filtrage du sel de cendre. (photo A. Prinz)

Les plantes sont séchées au soleil pendant une courte durée, puis empilées dans la cour et carbonisées entièrement. La cendre est versée dans un entonnoir-filtre constitué de feuilles de *kukukulu* (arbre non identifié).

Cet entonnoir a environ 80 cm de haut, avec un diamètre à l'ouverture d'environ 60 cm. Un bouchon fait avec l'herbe de savane *bingba* (*Imperata cylindrica*) est placé au fond de l'entonnoir. La cendre y est déposée, l'eau versée doucement, et le filtrat est recueilli dans un pot (figure 31.2). On renouvelle deux fois l'opération et ce n'est qu'après la troisième filtration que la concentration de saumure est suffisante. Le liquide obtenu est bouilli jusqu'à ce que du sel concentré se dépose au fond. Ce résidu est gratté, et séché quelques jours au soleil jusqu'à donner une poudre marron blanchâtre. Celle-ci est enveloppée avec soin dans des feuilles et peut être conservée de cette manière pendant une durée considérable si elle est stockée au sec. Toutefois, elle doit être régulièrement remballée à cause de la relative alcalinité du sel qui le rend corrosif, et troue les feuilles.

La production du sel de cendre est une tâche exclusivement féminine. Les hommes peuvent les aider seulement en confectionnant le filtre entonnoir. De nombreuses règles et tabous doivent être observés. Le sel de cendre est essentiellement produit pendant la saison sèche, parce qu'il ne pourrait pas bien sécher pendant la saison de pluie. Une réserve suffisante d'eau fraîche doit être puisée avant le début de la fabrication afin d'éviter que la boue qui se trouve autour du puits ne vienne salir la cour où se déroulera l'opération. Pour la même raison les femmes ne sont pas autorisées à travailler aux champs afin de s'assurer que le sel ne sera pas souillé de terre. L'eau mise en réserve doit être exclusivement utilisée pour la fabrication du sel de cendre

Tableau 31.2 | Teneur en iode de 3 échantillons de sel de cendre.

Échantillon	Plantes utilisées pour la production du sel	Teneur en iode µg/g
1	*Matangbu*, *Lange*, *Ngbilingbili*	55
2	*Lange*, *Ngbilingbili*, fleurs mâles de palmiste, pelures de banane	44
3	*Lange*, fleur mâle du palmier à huile, restes de syncarpe	18

et en aucun cas pour la boisson, la cuisine ou la toilette. Il est interdit de toucher au mil, faute de quoi le sel de cendre se transformerait en granules semblables à cette céréale. La femme qui prépare le sel de cendre ne doit pas manger de viande d'animaux mâles, ni avoir des rapports sexuels durant toute la période de fabrication, qui dure plusieurs jours.

Teneur en iode du sel de cendre

L'administrateur du diocèse de Dungu-Doruma, M. Sander Van der Begin, a attiré notre attention sur la possibilité d'une notable richesse en iode du sel de cendre Azandé. Une analyse effectuée au laboratoire central de l'Université Catholique Flamande de Louvain en Belgique a donné une teneur en iode (I^- ou IO_3^-) de 0,002 %. Selon la teneur de cet échantillon qui a essentiellement été extrait des feuilles de papayer et de bananier, et de la fleur mâle du palmier à huile (*Elaeis guineensis*), une consommation quotidienne de 5 g d'un tel sel par un adulte, serait suffisante pour prévenir le développement d'un goitre dû à une carence en iode. En effet, les recommandations de l'OMS situent la consommation optimale d'iode pour un adulte entre 150 et 300 µg par jour, mais les symptômes d'une carence iodée grave se manifestent seulement en cas de consommation inférieure à 100 µg par jour.

Ultérieurement, nous avons obtenu la teneur en iode de trois échantillons auprès de l'Institut de Chimie Inorganique de l'Université de Vienne en Autriche (Tableau 31.2).

Il doit être noté que lorsque l'échantillon 3 a été parallèlement analysé au laboratoire central de l'Université Catholique de Louvain, on n'a trouvé que 5,2 µg par g d'iode. Cela peut être dû à une hétérogénéité des échantillons ou à des imprécisions méthodologiques dans le dosage de l'iode, qui est extrêmement délicat pour de si faibles teneurs. La production du sel de cendre a été illustrée par un film en 16 mm préparé par l'Institut du Film Scientifique de Göttingen.

La teneur en fluor, un élément du même groupe que l'iode, est d'une grande importance pour la santé des denrs. L'état dentaire des Azandé est très mauvais : trouver une bouche sans caries est extrêmement rare. Il se peut que la baisse de consommation du sel de cendre ait aussi abouti à une baisse d'ap-

port en fluor, d'où une grande incidence de la carie dentaire, probablement amplifiée par les conséquences d'une augmentation de la consommation de sucre.

Discussion

Ces résultats n'apportent pas jusqu'ici la preuve absolue que le développement du goitre chez les Azandé puisse être exclusivement attribué à l'augmentation de la consommation du manioc et une baisse simultanée de consommation du sel de cendre. Des études plus poussées sur l'ingestion d'acide hydrocyanique et de thiocyanate par la population sont nécessaires, ainsi que des études sur l'exacte teneur en iode des sels de cendre obtenus à partir des différentes plantes. Néanmoins, il semblerait justifié de suggérer que la grande concentration en iode du sel de cendre traditionnellement produit aurait, jusqu'au XXe siècle, protégé les Azandé des conséquences de la carence iodée. De plus, leur régime alimentaire traditionnel n'était pas riche en thiocyanate, le cofacteur du développement du goitre.

Toutefois, depuis l'importation du sel de cuisine que les Azandé appellent « sel sucré » (*sukali tikpo*[1]) les gens ont abandonné leur sel traditionnel. Dans le même temps, la population s'est trouvée exposée à l'ingestion croissante du thiocyanate issu du métabolisme intermédiaire de l'acide hydrocyanique contenu dans un manioc insuffisamment détoxiqué. Les Azandé préfèrent le sel de cuisine non seulement pour son goût, mais aussi parce que son utilisation est perçue comme un signe de richesse et de modernité. Même si un sel de cuisine iodé était commercialisé, la population serait incapable d'en acheter suffisamment à cause du manque d'argent.

Dans cette optique, on devrait chercher à réduire la consommation de l'acide hydrocyanique, et à augmenter celle de l'iode venant d'autres sources.

La réduction de la consommation d'acide hydrocyanique passe par une baisse de la consommation du manioc, obtenue en encourageant la culture du mil, par l'introduction de variétés de manioc moins riches en glucosides cyanogéniques, et par l'usage de procédés de détoxication plus efficaces. La production du sel de cendre peut être redynamisée, en vue d'augmenter les apports en iode, et d'établir un rapport iode/thiocyanate nettement supérieur à trois.

---

(1) *Sukali* ou *sukari*, provient du français « *sucré* ». Le mot est fréquemment utilisé par les Azandé pour indiquer quelque chose de « bien » ou de « bon », quelque chose qui vient d'étrangers (Européens, Arabes).

Références

Agboola, S.A. (1968). The inttoduction and spread of cassava in Western-Nigeria. *Nigerian Journal of Economic and Social Studies*, **10**, 369–385

Anonyme (1991). Jodmangel. *Österr. Arztezeitschrift*, **20/91**, 5

Balagopalan, C., Padmaja, G., Nanda, S.K. et Moorthy, S.N. (1988). *Cassava in food, feed and industry*. (Boca Raton, Florida : CRC Press)

Bahuchet, S.(1989). Histoire des plantes cultivées en Afrique Centrale. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Se nourrir en forêt tropicale*, pp. 28 – 30 (Paris : UNESCO/MAB/CNRS)

Benmiloud, M., Bachtarzi, H. et Chaouki, M.L. (1982). Public health and nutritional aspects of endemic goitre and cretinism in Africa. In Delange, F. and Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid : Research and Public Health Issues. Proceedings of a Workshop held in Ottawa, 31 May – 2 June 1982*, pp. 49–54 (Ottawa : International Development Research Center)

Bourdoux, P., Seghers, P., Mafuta, M., Vanderpas, M., Vanderpas-Rivera, M., Delange, F. et Ermans, A.M. (1982). Traditional cassava detoxification processes and nutrition education in Zaire. In Delange, F. and Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid : Research and Public Health Issues. Proceedings of a Workshop held in Ottawa, 31 May – 2 June 1982*, pp. 134–137 (Ottawa : International Development Research Center)

Delange, F., Bourdoux, P., Colinet, E., Courtois, P., Hennart, P., Lagasse, R., Mafuta, M., Segers, P., Thilly, C., Vanderpas, J., Yunga,Y., et Ermans, A.M. (1982). Nutritional factors involved in the goitrogenic actions of cassava. In Delange, F. and Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid : Research and Public Health Issues. Proceedings of a Workshop held in Ottawa, 31 May – 2 June 1982*, pp. 17–26 (Ottawa : International Development Research Center)

De Maeyer, E.M., Lowenstein, F.W. et Thilly, C.H. (1979). *La lutte contre le goitre endémique*. Séries de Monographies OMS (Genève : OMS)

Ermans, A.M., Bourdoux, P., Kinthaert, J., Lagasse, R., Luvivila, K., Mafuta, M., Thilly, C.H. et Delange, F. (1982). Role of cassava in the etiology of endemic goitre and cretinism. In Delange, F., and Ahluwalia, R. (eds) *Cassava Toxicity and Thyroid : Research and Public Health Issues. Proceedings of a Workshop held in Ottawa, 31 May – 2 June 1982*, pp. 9–16 (Ottawa : International Development Research Center)

Farrell, H.B.McD. (1954). Dearth of children among the Azande : preliminary report. *Sudan Notes and Records*, **35**, 7–19

Hillman, J.C. et Hillman, S.M. (1983). *A Dictionary of Zandé Plant Names from the South-West Sudan* (New York : Wildlife Conservation International, New York Zoological Society, Bronx Zoo)

Jackson, F.L.C. (1996). Les conséquences bioculturelles de la consommation du manioc (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l'homme. *Chapitre 30 du présent ouvrage*, pp. 511–536

Lagae, C.R. et Van den Plas, V.H. (1922). *La langue des Azandé. Vol. II : Dictionnaire Francais-Zande*, pp. 134 and 164 (Gand : Editions Dominicaines Veritas)

Lemonnier, P. (1984). La production de sel végétal chez les Anga (Papouasie-Nouvelle-Guinée). *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, 32, 71–126

Muzanila, Y.C. (1993). Effects of fermentation and storage upon levels of intermediate cyanide (cyanohydrins) in cassava flour. *International Journal of Food Sciences and Nutrition* 43, 199-203.

Pagezy, H. (1978). Cuisine et biologie. *ASEMI*, 9, 3–24

Portères, R. (1950). *Les sels alimentaires. Cendres d'origine végétale. Sels de cendres comme succédanés du chlorure de sodium alimentaire et catalogue des plantes salifères en Afrique intertropicale et à Madagascar* (Dakar : Gouvernement Général de l'Afrique Occidentale Française, Direction Générale de la Santé Publique)

Prinz, A.(1976). *Das Ernährungswesen der Azande Nordostzaires. Ein Beitrag zum Bevölkerungsrückgang auf der Nil-Kongo Wasserscheide*. Ph. D. Thesis, University of Vienna, Vienna

Prinz, A. (1988). Le manioc en Afrique. Histoire, toxicologie, ethnographie. *Al Biruniya, Revue Marocaine de Pharmacologie*, 4, 49–65

Reining, C.C. (1966). *The Zande Scheme. An Anthropological Case Study of Economic Development in Africa* (Evanston : Northwestern University Press)

Schweinfurth, G. (1874). *Im Herzen Afrikas; Reisen und Entdeckungen im zentralen Äquatorial-Afrika 1868–1871* (Leipzig : Brockhaus)

Torday, A. and Joyce, T.A. (1911). *Notes ethnographiques sur les peuples communément appelés Bakuba, ainsi que sur les peuplades apparentés. Les Bushongo* (Tervuren, Belgique : Annales du Musée du Congo Belge, Ethno. Sér. III, Tome II, Fasc. 1)

ANTHROPOMÉTRIE NUTRITIONNELLE DES AMÉRINDIENS : Aspects biologiques et sociaux du déficit statural

Rebeca HOLMES

Introduction

La survie biologique et culturelle des indigènes de la forêt tropicale sud-américaine dépend en partie de la protection (territoriale, législative, médicale) fournie par le reste de leurs compatriotes, qui sont bien plus nombreux et plus avancés sur le plan technologique. Il est par conséquent essentiel que les gens chargés de déterminer leur état de santé tiennent compte des particularités de leur adaptation bioculturelle. Concernant l'évaluation de l'état nutritionnel de la communauté, le recours à l'anthropométrie est important puisqu'elle peut être employée par du personnel paramédical et n'implique pas d'études fastidieuses de consommation alimentaire ou d'analyses de laboratoire. Cependant, l'interprétation des données anthropométriques doit être spécifique du lieu ou de la population pour une diagnose convenable, puisque les standards de comparaison appropriés n'existent pas pour ces Amérindiens.

Comme tous les groupes humains, ceux-ci ont élaboré des stratégies pour faire face aux contraintes de l'environnement. La réduction du format corporel peut être l'une d'entre elles (Frisancho *et al.*, 1973 ; Martorell, 1989 ; Seckler, 1982 ; Stini, 1972, 1975). En référence au monde développé, cette petite taille est habituellement considéré comme pathologique. En conséquence, il est courant de classer ces groupes indigènes forestiers dans la catégorie des malnutris, ce qui peut amener à conclure qu'ils sont incapables de subvenir convenablement à leurs besoins et doivent être secourus par la culture nationale « plus civilisée ». Il est dès lors important de faire la distinc-

Tableau 32.1 | Populations indigènes étudiées et groupes créoles de comparaison.

Groupe indigène	n	Localisation des populations indigènes	Localisation des populations créoles	n
Yanomami	250	territoire de l'Amazone, grande forêt	pas de groupe comparable	-
Curripaco	130	territoire de l'Amazone, forêt ouverte	San Carlos de Río Negro	66
Kari'ña	100	*llanos* du Sud, savane partiellement arborée	*llanos* dispersés	300
Barí	190	piémonts et monts Perijà, forêt tropicale	forêt tropicale ouverte	90

tion entre un groupe de sujets mal nourris qui nécessitent une assistance, et une population d'individus de petite taille mais généralement bien portants qui, au contraire, devraient être protégés d'une intervention extérieure.

Populations étudiées, matériel et méthodes

La base de cette recherche, durant ces dix dernières années, porte sur quatre populations indigènes du Venezuela, ainsi que trois populations créoles de « comparaison » appartenant à des zones rurales isolées, et largement distantes les unes des autres (tableau 32.1).

Bien qu'un grand nombre de mensurations anthropométriques aient été prises, seuls la taille pour l'âge et le poids pour la taille seront considérés ici.

Pour les Yanomami, les Curripaco et les Kari'ña, la mesure de la taille a été faite selon les techniques approuvées par l'OMS (Jelliffe, 1966), à l'aide d'une toise à ruban métallique déroulable avec curseur pour la tête. Ce ruban est appliqué contre le chambranle d'une porte ou un poteau ; les sujets sont mesurés pieds nus. Chez les jeunes enfants, la taille couchée est relevée grâce à une planchette graduée comportant un curseur pour la tête. Les Barí, groupe étudié en dernier (en mai 1992), ont bénéficié de meilleures conditions de recherche, permettant d'utiliser un stadiomètre de Holtain pour les adultes et les grands enfants, et le Rallomètre Reven pour les petits enfants (selon la technique décrite par Lohman *et al.*, 1991). Le poids était pris sur diverses balances, en fonction du gabarit du sujet : balance électronique digitale Hanson pour les adultes, harnais avec peson (modèle HIW 25 chez CMS Weighing Equipement) pour les enfants jusqu'à 25 kg, hamac suspendu au peson ou balance pédiatrique pour les nourrissons.

La taille ou stature, dépend d'un ensemble complexe de facteurs génétiques et environnementaux, dont les relations synergiques rendent difficile l'étude de leur part respective (Davies, 1988 ; Eveleth, 1981 ; Martorell *et al.*,

Figure 32.1
Mesure de la taille à l'aide d'une toise chez un enfant Yanomami.
(Photo R. Holmes)

1992 ; Smith *et al.*, 1976 ; Tanner, 1989). Cependant, pour évaluer les effets du milieu susceptibles de justifier une intervention nutritionnelle, leur séparation doit être tentée. Pour ce faire, il convient de comparer les indicateurs de santé observés dans une population ou un groupe racial bénéficiant de conditions de milieu optimales (c'est-à-dire où la taille atteint son potentiel génétique complet) avec ceux de groupes génétiquement distincts vivant dans un milieu également favorable. Les différences observées entre groupes raciaux vivant dans un environnement optimal seraient d'origine génétique, alors que celles observées entre milieu favorable et désavantagé seraient mésologiques (Eveleth et Tanner, 1976). Pourtant, l'environnement idéal n'existe que depuis peu de temps dans les pays développés et est rare dans le tiers monde, surtout chez les peuples indigènes. Martorell *et al.* (1988) et Martorell et Habicht (1986 : 242) vont jusqu'à déclarer que « jusqu'à présent,

il n'existe aucune étude sur des enfants amérindiens bien nourris». De sorte que si l'on veut évaluer l'influence du milieu sur les caractères physiques d'un groupe indigène d'Amérique du Sud, on doit utiliser comme référence soit les standards établis sur la population nantie du pays où il réside, soit utiliser les standards internationaux (basés presque exclusivement sur des échantillons d'origine nord-européenne), soit encore développer une méthodologie alternative. Dans la mesure où la plus large part des différences anthropométriques entre populations est d'origine mésologique plutôt que génétique, les standards internationaux, proposés par l'OMS (WHO, 1978) sont largement utilisés tant en Occident que dans le tiers-monde.

Nous proposons une autre méthode d'évaluation de la part de la génétique ou celle de l'environnement immédiat. En prenant comme référence les standards internationaux, on peut en effet aussi comparer deux groupes ethniques génétiquement différents mais de même niveau socio-économique (économie de subsistance) et vivant dans le même milieu physique, pour voir si un facteur bioculturel intervient. Telle est la méthodologie employée ici.

Résultats

La stature et les proportions corporelles (poids pour taille) des enfants et adultes indigènes sont comparés d'une part au standard de référence (Dietz, 1983 ; Goldstein et Tanner, 1980 ; Habicht *et al.*, 1974) d'autre part à leurs voisins non indigènes (créoles).

La taille

1. Les Yanomami

Les Yanomami sont extrêmement petits ; la taille moyenne est inférieure à 147 cm chez les hommes et à 136 cm chez les femmes, ce qui les range dans la catégorie des populations pygmoïdes (taille adulte masculine moyenne inférieure à 150 cm). Les enfants ont une taille en rapport, ce qui les situe entre le premier et le deuxième degré de malnutrition de la classification internationale (Gómez *et al.*, 1955). Plus de la moitié des garçons entre 6 et 14 ans sont classés comme sévèrement malnutris (Holmes, 1983), au troisième degré qui équivaut approximativement à 4 Z scores [1] ou moins, ou à moins de 60 % du standard. On ne peut établir une comparaison, en l'absence de population créole de niveau socio-économique similaire vivant dans la même région.

(1) Le Z-score d'une observation x est (x-m)/s, où m et s sont la moyenne et l'écart-type de la population de référence (bien nourrie) de même sexe et âge

2. *Les Curripaco*

Les Curripaco du cours supérieur du Río Negro sont en moyenne plus grands que les Yanomami (Holmes, 1981) puisque les hommes atteignent 156,5 cm et les femmes 142,7 cm. Des créoles adultes vivant à San Carlos de Río Négro, qui mesurent respectivement 159,1 et 147,7 cm, dépassant significativement les indigènes des villages alentours.

Plus de la moitié des enfants, qu'ils soient Curripaco ou créoles, ont un déficit statural (défini comme inférieur à -2 Z-score) surtout chez les garçons de 6 à 14 ans, dont 81 % sont au-dessous de ce seuil.

3. *Les Kari'ña*

Les enfants Kari'ña sont significativement plus petits ($p<0,001$ au test t de Student), à tout âge, que leurs voisins créoles de même niveau socio-économique. La taille pour âge moyenne d'une centaine d'enfants Kari'ña était à -1,2 Z-score, contre -0,97 Z-score chez 300 écoliers créoles, ce qui correspond à un déficit de taille affectant 22 % des enfants Kari'ña et 17 % des enfants créoles.

4. *Les Barí*

Une récente étude portant sur quelque 280 Barí, et leurs voisins vivant dans un contexte socio-économique similaire (agriculture de subsistance et élevage) a clairement montré que les Barí étaient significativement moins grands : 151,7 cm pour les hommes, 143,8 cm pour les femmes, alors que leurs voisins créoles mesurent respectivement 168,3 et 152,0 cm. De même les enfants Barí étaient significativement plus petits avec un Z-score de -1,99 contre -1,21 chez les créoles bien que les deux groupes soient inférieurs aux standards. Sur les 170 enfants mesurés, 37 % présentaient un retard statural de croissance, mais les Barí avec 45 % étaient deux fois plus touchés que leurs voisins (22 %).

Le rapport poids/ taille

Bien que tous les groupes étudiés, indigènes ou créoles, présentent un déficit de taille modéré à élevé, leurs proportions corporelles telles que l'exprime le rapport poids/taille, sont d'ordinaire normales ou même supérieures à la norme.

1. *Les Yanomami*

Selon le standard national et international du rapport poids/taille les Yanomami ont tendance à être minces dans la période pré-pubertaire et plus gras ou relativement plus lourds que le standard de ce rapport, pendant la puberté et chez l'adulte jeune (Holmes, 1985 : 250).

2. *Les Curripaco*

Bien que les Curripaco et leurs voisins créoles aient un déficit en taille pour l'âge, leur rapport poids-taille (indépendant de l'âge) est presque toujours supérieur au standard, même dans le groupe le plus déficient, les garçons de 6 à 14 ans (Holmes, 1985 : 143).

3. *Les Kari'ña*

Les Z-scores du rapport poids-taille sont de -0,23 chez les enfants Kari'ña et -0,32 chez leurs homologues créoles. Cela montre que la classification basée sur ce rapport donne un écart-type de mieux (un Z-score) que celle basée sur la taille pour l'âge. Bien que les enfants Kari'ña soient significativement plus petits que les créoles, leur rapport poids pour taille est meilleur (mais la différence n'est pas significative) que celui des créoles.

4. *Les Barí*

Là encore, les enfants Barí sont plus petits mais relativement plus lourds que les créoles, avec des Z-scores significativement différents : -0,086 versus -0,609 pour le rapport poids pour taille. Cela résulte de la valeur pratiquement identique de leurs Z-scores de poids par rapport à l'âge : -0,993 chez les Barí et -0,996 chez les créoles.

Discussion

Nous avons constaté que les populations indigènes d'Amérique du Sud se caractérisaient par une petite taille. Nous suggérons que cela est dû à une composante génétique suffisamment forte pour les séparer biologiquement de leurs voisins créoles qui partagent les mêmes conditions de milieu et de ressources.

Il y a des arguments pour dire qu'une petite taille est adaptative face aux multiples contraintes que l'homme subit dans la forêt tropicale, notamment de faibles apports protéiques, des maladies infectieuses endémiques et des difficultés pour se déplacer (Diamond, 1992). Le faible gabarit corporel observé chez divers peuples tropicaux du monde a été relié à une règle biologique, celle de Bergmann, qui relève une corrélation inverse entre la taille et la température ambiante (voir Harrison *et al.*, 1989 : 504-507).

Outre les études anthropométriques relatées ici, tous les individus ont subi un examen clinique. Celui-ci a montré que les populations sont légèrement déficientes sur le plan nutritionnel, sanitaire, ou les deux. Le poids, la taille, la vitesse de croissance et même les proportions corporelles, expriment l'adaptation du corps humain à l'interaction de facteurs génétiques et mésologiques. Nous avons des raisons de penser que du fait d'un mécanisme

génétique (sélection en faveur des sujets les plus petits, ayant des besoins nutritionnels plus faibles), la taille des indigènes sud-américains est inférieure à la norme OMS et que, même avec une disponibilité alimentaire et des conditions sanitaires optimales, elle le resterait.

Conclusion

Pour les Amérindiens, la petite taille est-elle le signe d'un stress augurant de graves problèmes de santé dans le futur, comme l'affirment certains (Martorell *et al.*, 1990) ou est-ce plutôt une stratégie que la nature adopte pour assurer la survie de ces groupes dans un environnement relativement hostile ? Au minimum, nous pouvons conclure que des enquêtes nutritionnelles qui ne tiendraient pas compte du petit format caractéristique des indigènes sud-américains, tendraient à exagérer les problèmes existants voire à en imaginer là où il n'y a en a pas.

Ceux qui cherchent à aider au mieux les peuples amazoniens doivent faire des choix difficiles. Un meilleur accès à la médecine moderne et aux soins (en l'absence de contrôle des naissances) provoquera certainement une expansion démographique accélérée, à laquelle ne pourront faire face les stratégies de subsistance traditionnelles. Cet avantage deviendra cependant essentiel en cas de surmortalité liée aux épidémies (voir Kielman *et al.*, 1976).

Les programmes de supplémentation alimentaire peuvent faire plus de mal que de bien s'ils encouragent la dépendance vis-à-vis des aliments importés, découragent l'allaitement au sein et si, pour les femmes en âge de procréer, ils accélèrent la croissance démographique. En conséquence, le choix devra se faire entre deux maux : préserver le *statu quo* avec tous ses aléas, ce qui est en faveur de l'indépendance et de l'intégrité des peuples, ou mener des interventions importantes qui, à court terme, élèveront le niveau sanitaire mais hâteront à coup sûr l'extinction culturelle.

Le débat académique autour des avantages et des inconvénients d'une taille petite (Beaton, 1989 ; Martorell, 1989 ; Messer, 1986 ; Seckler, 1982) ne devrait pas occulter cet enjeu plus fondamental qu'est la survie culturelle.

Références

Beaton, G.H. (1989). Small but healthy? Are we asking the right question? *European Journal of Clinical Nutrition*, 44, 863–875

Davies, D.P. (1988). The importance of genetic influences on growth in early childhood with particular reference to children of Asiatic origin. In Waterlow, J.C. (ed.) *Linear Growth Retardation in Less Developed Countries* (New York : Raven Press)

Diamond, J. (1992). A question of size. *Discover*, May , 70–77.

Dietz, W.H. (1983). One for all? Thoughts on reference standards for growth in short populations. *Nutr. Research*, 3, 129–131

Eveleth, P.B. (1981). Growth and development of the infant and young child. In Wallace, H.M. et Ebrahim, G.J. (eds) *Maternal and Child Health Around the World*, pp. 137–146 (London : Macmillan Press)

Eveleth, P.B. et Tanner, J.M. (1976). *Worldwide Variation in Human Growth* (London : Cambridge University Press)

Frisancho, A.R., Sánchez, J., Pallardel, D. et Yánez, L. (1973). Adaptive significance of small body size under poor socio-economic conditions in southern Peru. *American Journal of Physical Anthropology*, 39, 255–262

Goldstein, H. et Tanner, J.M. (1980). Ecological considerations in the creation and use of child growth standards. *Lancet*, 15 March, 582–585

Gómez, F., Galvan, R.R., Craviato, J. et Frank, S. (1955). Malnutrition in infancy and childhood with special reference to kwashiorkor. In Levine, S. (ed.) *Advances in Pediatrics*, Vol. 7, p. 131 (New York : Year Book Publishers)

Habicht, J.-P., Martorell, R., Yarbrough, C., Malina, R.M. et Klein, R.E. (1974). Height and weight standards for preschool children. How relevant are ethnic differences in growth potential? *Lancet*, 6 April, 611–614

Harrison, G.A., Tanner, J.M., Pilbeam, D.R. et Baker, P.T. (1989). *Human Biology : An Introduction to Human Evolution, Variation, Growth, and Adaptability*. Third Edition (Oxford : Oxford University Press)

Holmes, R. (1983). Estado nutricional en la población Yanomami de la Sierra Parima, Venezuela. In Yarzbal, L., Holmes, R., Basáñez, M.G., Petralanda, C., Botto, C., Arango, M. et Schkolnik, S. (eds). *Las Filariasis Humanas en el Territorio Federal Amazonas (Venezuela)* (Caracas : Proicet Amazonas)

Holmes, R. (1981). *Estato Nutricional en Cuatro Aldeas de la Selva Amazonica–Venezuela : Un Estudio de Adaptación y Aculturación*. M. Sc. Thesis. Caracas : Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas

Holmes, R. (1985). Nutritional status and cultural change in Venezuelas Amazon Territory. In Hemming, J. (ed.) *The Frontier after a Decade of Colonisation* (Manchester : Manchester University Press)

Jelliffe, D.B. (1966). *The Assessment of the Nutritional Status of the Community* (Geneva : World Health Organization)

Kielmann, A.A., Uberoi, I.S., Chandra, R.K. et Mehra, V.L. (1976). The effect of nutritional status on immune capacity and immune responses in preschool children in a rural community in India. *Bulletin of the World Health Organization*, 54, 477–483

Lohman, T.G, Roche, A.F. et Martorell, R.F. (1991). *Anthropometric Standardization Reference Manual* (Champaigne, Illinois : Human Kinetics Books)

Martorell, R. (1989). Body size, adaptation and function. *Human Organisation*, 48, 15–20

Martorell, R. et Habicht, J-P. (1986). Growth in early childhood in developing countries. In Falkner, F. et Tanner, J.M. (eds) *Human Growth : A Comprehensive Treatise*, Vol. 3, pp. 241–262 (New York : Plenum Press)

Martorell, R., Mendoza, F. et Castillo, R. (1988). Poverty and stature in children. In Waterlow, J.C. (ed.) *Linear Growth Retardation in Less Developed Countries*, pp. 57–73 (New York : Raven Press)

Martorell, R., Mendoza, F. et Castillo, R. (1992). Genetic and environmental determinants of growth in Mexican-Americans, *Pediatrics*, May

Messer, E. (1986). The "small but healthy" hypothesis : historical, political, and ecological influences on nutritional standards. *Human Ecology*, 14, 57–75

Seckler, D. (1982). "Small but healthy" : A basic hypothesis in the theory, measurement and policy of malnutrition. In Sukhatme, P.V. (ed.) *Newer Concepts in Nutrition and their Implications for Policy*, pp. 127–137 (Pune, India : Maharashtra Association for the Cultivation of Science Research Institute)

Smith, D.W., Truog, W., Rogers, J.E., Greitzer, L.J., Skinner, A.L. McCann, J.J., et Harvey, M.A. (1976). Shifting linear growth during infancy : Illustration of genetic factors in growth from fetal life through infancy. *Journal of Pediatrics*, 89, 225–230

Stini, W.A. (1972). Malnutrition, body size and proportion. *Ecology of Food and Nutrition*, 1,1–6

Stini, W.A. (1975). Adaptive strategies of human populations under nutritional stress. In Watts, E., Johnson, F. et Lasker, G. (eds) *Biosocial Interrelations in Population Adaptation*, pp. 19–41 (La Haye : Mouton)

Tanner, J.M. (1989). *Foetus into Man : Physical Growth from Conception to Maturity*. (Ware, Herts, UK : Castlemead Pub.)

World Health Organization (1978). *A Growth Chart for International Use in Maternal and Child Health Care* (Geneva : WHO)

BIEN MANGER, VIVRE BIEN : ÉTAT NUTRITIONNEL ET SANTÉ
des populations forestières du Cameroun

Alain FROMENT, Georgius J.A. KOPPERT
et Jean-Félix LOUNG

Introduction

En Europe, le budget alimentaire représente 30 % des revenus, donc du temps de travail. Au Sud-Cameroun, cette activité occupe, dans le sexe masculin, 24 % du temps éveillé chez les pêcheurs, 25 % chez les agriculteurs et 31 % chez les chasseurs ; chez les femmes, en incluant le temps passé à la cuisine, on observe par contre, respectivement 67 %, 68 % et 52 % (d'après Pasquet *et al.*, 1996, chapitre 29 du présent ouvrage). Ainsi, l'ensemble de la société gravite autour du fait alimentaire. On comprend alors que, dans cette région, l'expression populaire « vivre bien » signifie avant tout bien manger (et bien boire). L'état de santé étant utilisable comme critère d'une bonne adaptation au milieu, nous étudions donc ici les liens entre la situation sanitaire et le régime alimentaire des populations forestières de la région de Campo (Sud-Cameroun).

L'échantillon, dont la nature et la localisation sont décrites dans Koppert *et al.* (1996, chapitre 28 du présent ouvrage), est constitué d'environ 345 Yassa, 430 Mvae et 234 Pygmées Bakola (l'effectif exact ayant varié en fonction du type d'investigation mené). L'enquête alimentaire a concerné une trentaine de familles dans chaque population. Des examens anthropométriques répétés saisonnièrement ont porté sur la croissance des enfants et la morphologie corporelle des adultes (poids, taille, proportions osseuses, 5 plis cutanés et 3 périmètres musculaires). Une prise de sang pour hématologie, biochimie et séro-épidémiologie, ainsi qu'un examen d'urines et de selles, ont été pratiqués sur un sous-ensemble représentatif de l'échantillon.

Tableau 33.1 Moyenne annuelle (± écart type) par population, du poids (kg), de la taille (cm), de l'indice de Quételet (Body Mass Index, BMI, kg/m²) en % de la norme US à 18 ans.

Population	n	Poids	*Hommes* Taille	BMI	% du standard
Yassa	47	60,6 ± 7,7	164,8 ± 7,2	22,3	101,8
Mvae	32	60,1 ± 9,0	165,1 ± 6,2	22,0	100,5
Bakola	28	49,9 ± 5,3	157,2 ± 5,3	20,2	93,6

Population	n	Poids	*Femmes* Taille	BMI	% du standard
Yassa	48	53,0 ± 9,2	155,3 ± 5,7	21,9	103,8
Mvae	33	54,1 ±10,0	155,8 ± 5,9	22,5	106,6
Bakola	38	43,3 ± 5,8	149,4 ± 5,4	19,7	93,3

Morphologie corporelle, croissance et état nutritionnel

Chez l'adulte, il n'y a pratiquement pas de différence somatique entre les Yassa et les Mvae (tableau 33.1) ; les Bakola sont de format significativement plus réduit, en raison d'adaptations écologiques (Froment, 1989, 1993).

Les hommes Yassa, plus jeunes en moyenne, sont un peu plus musclés et un peu moins gras que les hommes Mvae. Les premiers sont très actifs et pagaient presque chaque jour en mer, les seconds sont plus vieux (de nombreux jeunes ont émigré vers les villes) et moins actifs. C'est l'inverse chez les femmes : les Mvae sont très actives dans les champs alors que les femmes Yassa sont moins portées sur la culture. Il est donc logique que ce soit chez les femmes Mvae que l'on observe la plus grande variation de poids corporel (2,3 kg) lors des cycles saisonniers : la perte la plus importante s'observe en mars-avril, à la période de pointe des travaux culturaux dans les champs de grande saison sèche (tableau 33.2).

Mais d'une façon générale, les variations saisonnières d'état nutritionnel en forêt sont de faible amplitude par comparaison avec la savane. Les modulations sont moins liées au manque de disponibilité alimentaire qu'aux variations de dépense énergétique ; en effet le manioc, qui constitue l'aliment de base de nos trois populations, peut se récolter à tout moment et n'engendre pas de période de soudure. À titre de comparaison, les soudano-sahéliens de la région du Bec-de-Canard (Massa et Mousseye) présentent le même poids que les Bantous mais mesurent 8 cm de plus, et maigrissent de 4 à 5 kg en période de soudure (Koppert *et al.*, 1991).

On sait par ailleurs que la petite taille des Pygmées n'est pas due à une quelconque malnutrition, mais est d'origine génétique (Merimee *et al.*, 1982). Observée dans toutes les populations de chasseurs-cueilleurs africains (Pyg-

Tableau 33.2. Variations pondérales saisonnières, en kg ± écart-type, comparées avec test F sur mesures répétées chez les mêmes sujets.

	n	Petite saison sèche	Saison des pluies	Grande saison sèche	test F
Yassa hommes	20	61,2 ± 6,1	61,2 ± 6,5	61,1 ± 6,4	ns
Yassa femmes	30	51,0 ± 8,5	51,4 ± 9,1	51,3 ± 9,1	ns
Mvae hommes	31	61,5 ± 6,3	60,6 ± 6,3	60,3 ± 6,5	p <0,001
Mvae femmes	27	55,0 ± 8,7	54,9 ± 9,1	52,7 ± 8,8	p <0,0001

mées, Twa, Khoi-San, Hadza : Hiernaux, 1975), cette réduction du format corporel serait avantageuse, par exemple pour réduire les besoins énergétiques de la communauté exposée aux aléas du semi-nomadisme d'autrefois (Froment, 1993). Cette question du « *small is beautiful* » est débattue plus amplement dans Holmes (1996, chapitre 32 du présent ouvrage). Actuellement l'état nutritionnel des Pygmoïdes Bakola est assez convenable chez l'homme mais médiocre chez la femme, physiquement très active (adiposité de 19 % contre 25 % chez les femmes des villages : la masse corporelle des femmes pygmées est de 20 % inférieure à celle des Bantoues, mais leurs plis cutanés sont inférieurs de 35 %), ce qui confère une certaine précarité à leur état de santé, notamment en cas de grossesse et de lactation, leurs réserves énergétiques étant amoindries. Les Mvae sont les seuls, dans la région, à utiliser la pratique du « congé de maternité » (ā y ā b à n e t ə n d z ē ɲ), qui consiste, pour une femme récemment accouchée, à se reposer chez sa mère ou une parente, et reconstituer quelque peu ses réserves énergétiques. Ce phénomène n'a toutefois pas l'ampleur de celui décrit par Pagezy (1983) chez les Ntomba du Zaïre.

La dynamique de croissance des enfants Yassa et Mvae est identique ; il est difficile de la comparer à celle des Pygmées, dont l'âge n'est pas déterminable avec une précision suffisante. La malnutrition chronique, définie par le rapport taille/âge < 90 % du standard, affecte environ 20 % des enfants entre 1 et 10 ans. Il existe un net retard pubertaire, révélé par un déficit de taille entre 10 et 16 ans, mais la taille adulte est normale (figure 33.1).

On peut, d'après nos enquêtes menées dans des milieux très variés (Froment et Koppert, 1996), constater que la malnutrition infantile chronique présente un déterminisme écologique poussé. En effet, si elle a la même prévalence globale au Nord et au Sud du Cameroun (environ 20 %), son expression y est différente : retard de croissance harmonieux (« *stunting* » ou « rabougrissement ») avec rapport poids/taille normal en zone humide, amaigrissement (« *wasting* » ou « émaciation ») en savane (Waterlow, 1972).

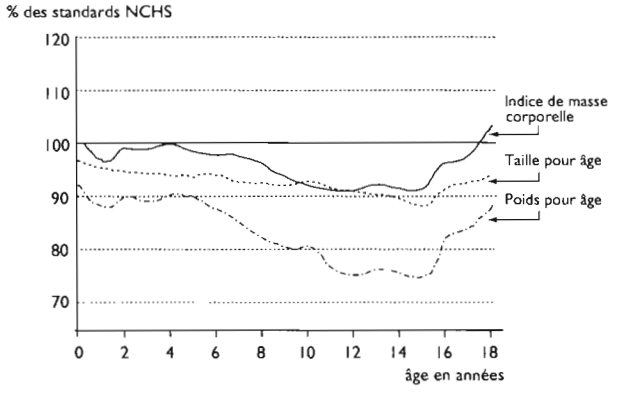


Figure 33.1 Etat nutritionnel et croissance des enfants Yassa et Mvae (garçons et filles) en % des normes internationales (IMC= Indice de Masse Corporelle, appelé également Indice de Quételet, ou *Body Mass Index* = poids/taille²)

Biochimie du sérum et régime alimentaire

Quoique les trois populations aient une nourriture basée sur des produits d'origine animale et sur le manioc, les particularismes sont bien marqués. Ainsi passe-t-on d'une consommation quasi unique de poisson de mer chez les Yassa à une ration mi-poisson, mi-viande chez les Mvae de la côte et gibier-poisson d'eau douce chez les Mvae de la brousse, jusqu'à une ration de gibier quasi exclusif chez les Bakola (Koppert *et al.*, 1996, chapitre 28 du présent ouvrage).

Mis à part les Mvae de la côte, un peu déficitaires, les populations ont une consommation énergétique très semblable : 1 800 à 1 900 kcal. L'alimentation Yassa (féculents et poissons) est la plus monotone, celle des Mvae est la plus variée : les ragoûts de viande, de poisson et de légumes (surtout les feuilles de manioc), apportent les protéines, les glucides étant fournis par le manioc, le macabo et, si possible, les bananes plantain, et complétés d'un apport de lipides important par les noix de palme dont on utilise surtout le péricarpe riche en huile et en vitamine A. Les graines de curge et les arachides sont valorisées mais leur utilisation reste très saisonnière. Les aliments de cueillette, comme les champignons et les amandes de mangue sauvage (*Irvingia gabonensis*), n'ont en pratique que très peu d'influence sur la qualité de la ration. Le régime alimentaire des Bakola est évidemment le plus riche en aliments d'origine animale avec plus de 200 g de gibier par personne et par jour. À cela s'ajoutent des quantités appréciables de graines oléagineuses et de feuilles fraîches. La principale source d'énergie est chez eux la farine de manioc, achetée ou troquée auprès des villageois, avec comme compléments le manioc doux, produit de leur propre récolte, et les ignames sauvages. Ceux qui vivent à Nazareth, à quelques kilomètres du village ouvrier d'Ipono, utilisent régulièrement des produits manufacturés tels que riz, pain, sucre et boîtes de sardines.

Tableau 33.3 Paramètres biochimiques (adultes de plus de 20 ans), moyenne ± écart type de la moyenne (urée, créatinine, uricémie, en mg/l, albumine, cholestérol et triglycérides en g/l).

	n	Urée	Créatinine	Albumine	Acide urique	Cholestérol total	Triglycérides
Hommes							
Yassa	34	259 ± 19	12,7 ± 0,6	31,7 ± 0,9	61,9 ± 2,3	1,49 ± 0,05	0,677 ± 0,034
Mvae	25	322 ± 17	9,8 ± 0,5	30,8 ± 1,0	49,6 ± 2,7	1,37 ± 0,05	0,732 ± 0,051
Bakola	36	212 ± 17	10,2 ± 0,5	32,3 ± 0,9	57,9 ± 2,3	1,27 ± 0,06	0,841 ± 0,048
p		0,0003***	0,0002***	n.s.	0,004 **	0,017 *	0,032*
Femmes							
Yassa	66	290 ± 34	10,1 ± 0,4	33,6 ± 1,0	52,8 ± 1,8	1,67 ± 0,05	0,763 ± 0,03
Mvae	52	299 ± 11	8,9 ± 0,3	32,3 ± 0,9	48,0 ± 1,8	1,59 ± 0,06	0,997 ± 0,08
Bakola	46	248 ± 15	9,0 ± 0,4	31,1 ± 0,9	47,2 ± 1,9	1,35 ± 0,04	0,836 ± 0,04
p		n.s.	0,046*	n.s.	0,059*	0,0001***	0,005**

Sur le plan biochimique, plusieurs paramètres sériques ont été analysés : urée, créatinine, protidogramme, uricémie, lipidogramme (tableau 33.3).

Ces résultats peuvent être mis en rapport avec les tables 28.3 et 28.4 de Koppert *et al.* (Chapitre 28 du présent ouvrage) qui présentent la consommation par groupes d'aliments et de nutriments. On constate que les Yassa se distinguent par des taux élevés de créatinine, acide urique et cholestérol. Ce sont les lipides d'origine animale qui sont en général responsables de l'élévation du cholestérol ; le poisson est réputé plus maigre que la viande, mais le gibier a en fait une teneur en lipides beaucoup plus basse (autour de 10 %) que la viande de boucherie des villes (souvent plus de 20 %). L'alimentation des Mvae est certes beaucoup plus lipidique que celle des autres populations (plus de 40 g/jour contre 20 g/jour) mais il s'agit de graisses végétales neutres au point de vue cholestérol et triglycérides. Les anémies ne sont pas rares malgré un régime riche en protéines animales, ce qui fait suspecter des facteurs étiologiques autres qu'alimentaires, parasitaires notamment (Tableau 33.4).

État de santé

Le pourcentage de grosses rates chez les enfants est chez les Pygmées deux à trois fois plus grand que chez les villageois ; la fréquence du gène drépanocytaire est, à l'inverse, deux fois moindre, comme on le constate du reste chez tous les groupes Pygmées (Cavalli-Sforza, 1972, 1986). On peut l'interpréter comme une vulnérabilité accrue au paludisme : la malaria n'aurait sévi en forêt qu'à une date relativement récente au regard de l'évolution biologique, c'est-à-dire quelques siècles ; les gîtes à anophèles s'étant multipliés à la suite des défrichements entrepris par les agriculteurs bantous, les Pygmées, peu exposés autrefois, n'auraient pas eu le temps de développer avec

Tableau 33.4 Valeur moyenne du taux d'hémoglobine et de l'hématocrite pour les adultes, par sexe et par population (moyenne ± écart type).

	Hommes			Femmes		
	n	Hémoglobine g %	Hématocrite %	n	Hémoglobine g %	Hématocrite %
Yassa	40	12,5 ± 2,1	42,8 ± 6,2	78	10,6 ± 1,8	37,7 ± 4,2
Mvae	28	12,8 ± 1,9	41,9 ± 4,9	52	11,4 ± 1,4	37,9 ± 4,0
Bakola	27	12,4 ± 1,8	39,0 ± 5,0	34	11,5 ± 1,5	37,0 ± 4,1
p	–	n.s.	0,026 *	–	0,010 *	n.s.

une grande fréquence la protection que confère la drépanocytose. Par ailleurs la couverture sanitaire est nettement moins bonne que chez les populations sédentaires.

L'hypertension artérielle était autrefois considérée comme rare, et dans beaucoup de sociétés rurales africaines, la tension moyenne n'augmente pas avec l'âge (Huizinga, 1972). Ce n'est pas le cas des populations de l'arrondissement de Campo, qui, Pygmées compris, sont notablement affectées par l'hypertension (15 % des adultes) ; la consommation élevée de sel, d'alcool et de tabac n'y est évidemment pas étrangère (figure 33.2). Les helminthiases intestinales sont d'autant plus répandues que l'environnement est plus pollué fécalement (figure 33.3). Il en va de même pour les hépatites B et C, et le groupe Mvae forestier est nettement plus atteint que les autres. Ainsi, l'hépatite C a touché 14 % de la population mais, pour des raisons encore peu claires, peut-être en partie liées à l'âge moyen plus élevé de l'échantillon Mvae, se rencontre trois fois plus chez ces derniers que chez les Yassa ou les Bakola (Delaporte *et al.*, 1994). On peut penser que la relative mobilité de l'habitat pygmée leur épargne des taux élevés d'infestation par les vers à cycle externe, comme les ascaris.

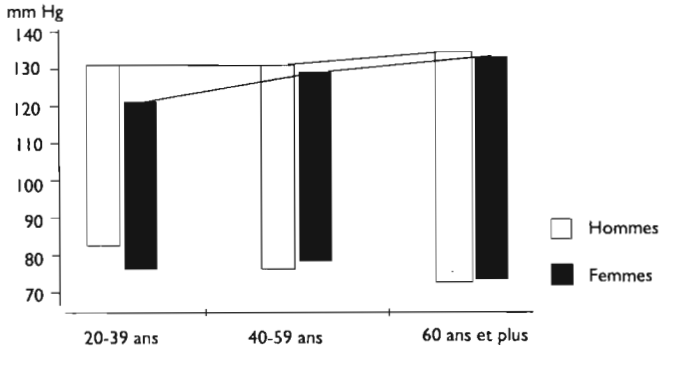


Figure 33.2 Moyenne de la pression sanguine (maxima et minima) chez 89 Yassa et 91 Mvae (groupés), par sexe et classes d'âge.

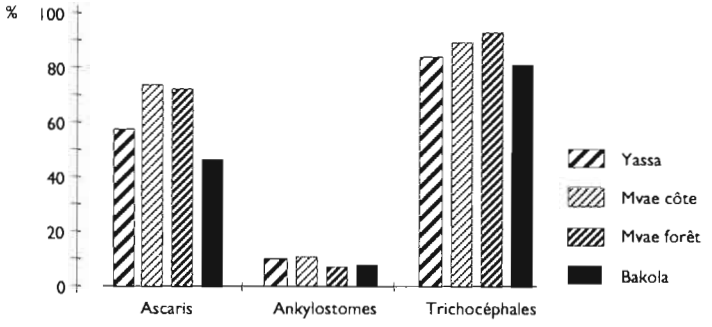


Figure 33.3 Parasites intestinaux en fonction de la population et du milieu.

Le pian est, comme toujours (Froment, 1994), davantage présent chez les Pygmées (55 % des sujets séropositifs contre 16 à 37 % chez les villageois : figure 33.4), le test biologique ne pouvant du reste pas distinguer le pian des autres syphilis), mais sans expression clinique, ce qui signifie que la menace de complications est faible. Les diverses agressions infectieuses forestières cumulées expliquent le taux élevé de gamma globulines dans le sang des Bakola, notamment chez l'enfant.

Le virus HIV 1 du SIDA, bien que supposé être d'origine forestière, n'a été rencontré chez aucune des 600 personnes examinées (Froment *et al.*, 1986) ; quatre sujets (1 Yassa, 2 Mvae et 1 Kola) présentaient des anticorps contre plusieurs autres virus de la famille des HTLV I et II (Froment *et al.*, 1993 ; Gessain *et al.*, 1995). La trypanosomiase est présente : il existe un petit foyer à Campo, connu depuis l'époque où le Dr Jamot, dans les années 30, menait la lutte, et prospecté en 1986 par l'OCEAC, et une femme Yassa a été découverte positive, en sus des cas venant de la Guinée Équatoriale. La bilharziose est très peu répandue : 6 % de sérologies positives, à des taux très faibles ; il n'y a pas de mollusques vecteurs à proximité des villages enquêtés.

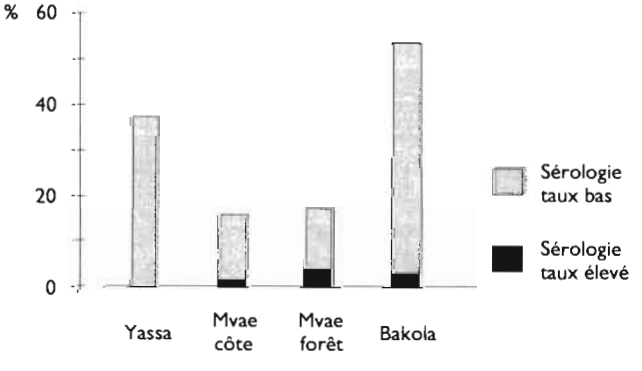


Figure 33.4 Sérologies de tréponématoses, par population.
Les différences entre les Yassa, Mvae et Bakola sont significatives.

Conclusion

Le système alimentaire comme les dépenses énergétiques des trois populations étudiées ayant été décrits de façon quantitative avec leurs variations saisonnières, on a montré que, chez l'enfant, dont les activités n'ont pas été mesurées, la consommation est inférieure de 10 à 15 % aux allocations recommandées ; chez l'adulte, les ingesta couvrent les besoins ; de plus, par rapport aux sociétés du Nord-Cameroun qui sont presque végétariennes, la part des protéines animales (viande ou poisson selon l'ethnie) est grande.

Cependant, l'état nutritionnel n'est pas excellent, notamment chez les enfants des trois sociétés. L'explication tient au fardeau pathologique constaté dans ce milieu humide et chaud : paludisme holoendémique, helminthiases intestinales, diarrhées virales et bactériennes qui viennent au premier rang des causes de mortalité infantile. Globalement la mortalité semble plus forte chez les Pygmées (il est toutefois prématuré d'avancer un chiffre en raison du faible effectif des populations) et leur espérance de vie plus courte ; leur état sanitaire et nutritionnel est nettement plus médiocre que celui des villageois, alors que leur régime alimentaire est comparable, et riche en viande.

On peut en conclure que dans la zone forestière et dans les sociétés qui ne pratiquent pas de cultures de rente, il est inutile d'améliorer le régime alimentaire, riche en calories grâce au manioc, et complémenté de protéines animales et de vitamines diverses. Il est par contre nécessaire d'assainir l'environnement en recommandant l'usage de latrines, la prophylaxie antipalustre, la réhydratation par voie orale, et les vaccinations du « Programme Élargi » (P.E.V.), d'autant plus que le regroupement le long des pistes donne meilleure prise aux poussées épidémiques et à l'exposition aux divers insectes piqueurs que la dispersion démographique à l'intérieur des massifs forestiers.

Les ressources forestières sont actuellement menacées : la faune ne se renouvelle pas assez vite pour pourvoir aux besoins alimentaires des agglomérations, notamment des grandes plantations agro-industrielles voisines de la région de Campo (Hévécam, Socapalm). Notre enquête a montré que si le régime alimentaire des populations qui vivent dans les espaces forestiers est globalement bon en qualité et en qualité, ce sont les sociétés en transition (Pygmées en cours de sédentarisation, Mvae émigrés sur la côte) qui manifestent des signes d'insuffisance au niveau nutritionnel. L'introduction de nouvelles techniques de gestion des ressources (protection accrue du gibier, agroforesterie) pourrait donner aux populations rurales une plus grande maîtrise dans l'exploitation des potentialités qui leur sont offertes.

Références

Cavalli-Sforza, L.L. (1972). Pygmies, an example of hunters-gatherers, and genetic consequences for man of domestication of plants and animals. In *Human Genetics*, Proc. IVth Congress of Human Genetics, pp. 9-85, (Amsterdam : Excerpta Medica)

Cavalli-Sforza, L.L., (ed.) (1986). *African Pygmies.*, 462 p. (New-York : Academic Press)

Delaporte, E., Froment, A., Dazza, M.C., Henzel, D. et Larouzé, B. (1994). Hepatitis C in remote populations of Southern Cameroon. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology.* **88**, 97-98

Froment, A. (1989). Body morphology and the savanna-forest transition : a West African example. *International Journal of Anthropology.* 4, 61-74

Froment, A. (1993). Adaptation biologique et variation dans l'espèce humaine : le cas des Pygmées d'Afrique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., **5**, 417-448

Froment, A. (1994). Epidémiologie des tréponématoses endémiques africaines de savane et de forêt. In *L'origine de la Syphilis en Europe*, sous la direction de O. Dutour, G. Pàlfi, J. Berato et J.-P. Brun, pp. 41-47 (Paris : Editions Errance)

Froment, A. et Koppert, G.J.A. (1996). État nutritionnel et sanitaire en zone de forêt et de savane au Cameroun. In Froment, A., Garine, I. de, Binam Bikoï, Ch. et Loung, J.F. (Eds), *Bien Manger et Bien Vivre : Anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : Du biologique au social.* pp. 271-288 (Paris : L'Harmattan-ORSTOM)

Froment, A., Larouzé, B., Dazza, M.-C., Rey, M., Abondo, A., Loung, J.-F., De Garine, I. et Brun-Vezinet, F. (1986). Lack of evidence for LAV/HTLV III infection in remote areas of South-Cameroon. *Actes de la 2ème Conférence Internationale sur le SIDA*, Paris, p. 128

Froment, A., Delaporte, E., Dazza, M.C. et Larouzé, B. (1993). HTLV-II among Pygmies from Cameroon. *AIDS Research and Human Retroviruses*, **9**, 707

Gessain, A., Mauclère, Ph., Froment, A., Biglione, M., Le Hesran, J.Y., Tekaia, F., Millan, J., et De Thé, G. (1995). Isolation and molecular characterization of a human T-cell lymphotropic virus type II (HTLV-II), subtype B, from a healthy Pygmy living in a remote area of Cameroon : An ancient origin for HTLV-II in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **92**, 4041-4045

Hiernaux, J. (1975). *The People of Africa.* (New York : Ch. Scribner)

Holmes, R. (1996). Anthropométrie nutritionnelle des Amérindiens : aspects biologiques et sociaux du déficit statural. *Chapitre 32 du présent ouvrage*, pp. 549–557

Huizinga, J. (1972). Casual blood pressure in populations. In Vorster, D.J.M. (ed.), *Human Biology of Environmental Change*, pp. 164-169 (London : IBP)

Koppert, G.J.A., Dounias, E., Froment, A. et Pasquet, P. (1996). Consommation alimentaire dans trois populations forestières de la région côtière du Cameroun : Yassa, Mvae et Bakola. *Chapitre 28 du présent ouvrage*, pp. 477–496

Koppert, G., Froment, A. et De Garine, I. (1991). Variations saisonnières du taux d'hémoglobine et de l'état nutritionnel en zone rurale et urbaine de savane (Nord-Cameroun). In *Aspects actuels des carences en fer et en folates dans le monde* sous la direction de S. Hercberg, P. Galan et H. Dupin, pp. 359-362 (Paris : Editions des Colloques INSERM, N°197)

Merimee, T.Z., Zapf, J. et Froesch, E.R. (1982). Insulin-like growth-factors (IGFs) in Pygmies and subjects with the pygmy trait : characterization of the metabolic actions of IGF I and IGF II in man. *Journal of Clinical and Endocrinal Metabolism*, 55, 1081-1088

Pasquet, P. et Koppert, G.J.A. (1996). Budget-temps et dépense énergétique chez les essarteurs forestiers du Cameroun. *Chapitre 29 du présent ouvrage*, pp. 497–510

Pagezy, H. (1983). Attitude of the Ntomba society towards the primiparous woman, and its biological effect. *Journal of Biosocial Sciences*, 15, 421-431

Waterlow, J.C. (1972). Classification and definition of protein-caloric malnutrition. *British Medical Journal* 3, 566-569

IMPORTANCE DES RESSOURCES NATURELLES DANS L'ALIMENTATION DU JEUNE ENFANT
en forêt tropicale inondée (Zaïre)

Hélène PAGEZY

Introduction

La petite enfance est caractérisée par une importante poussée de croissance qui nécessite un apport alimentaire particulièrement riche en énergie et en nutriments (FAO/OMS/UNU, 1986) comme les éléments nutritifs essentiels non synthétisables par l'organisme – acides aminés et acides gras essentiels, vitamines (A et D par exemple), minéraux comme le fer et le zinc.

Par ailleurs, phénomène de non moindre importance, c'est au cours de la même période que commence avec le sevrage le processus d'enculturation des jeunes enfants, à travers les aliments consommés au sein de la famille, comme à travers les goûts des préparations. En effet, les aliments de sevrage sont le plus souvent tirés du plat familial, plutôt peu ou non épicés. On observe néanmoins dans les sociétés d'agriculteurs ou les sociétés monétarisées l'introduction de préparations spécifiques à l'enfant de type bouillie.

Un apport insuffisant en nutriments ou en énergie par rapport aux besoins propres de l'enfant expose celui-ci à des maladies de carence bien connues des pays tropicaux, comme la malnutrition protéino-énergétique, aggravée par les infections bactériennes, virales et parasitaires (Chen, 1979), d'autres carences spécifiques (Keusch et Katz, 1979) ou l'environnement psycho-affectif (Gardner, 1972 ; Gruenais, 1985 ; Guedeney, 1986).

C'est à partir de 6 mois que l'enfant passe progressivement d'une immunité passive transmise par sa mère, à une réelle autonomie immunitaire (Roitt, 1977), tandis que son organisme encore immature expérimente le contact avec de nombreuses espèces de parasites, bactéries et virus présents dans le milieu. Enfin survient le sevrage définitif qui s'accompagne souvent d'un traumatisme affectif lié au passage brutal d'un contact quasi-permanent avec une mère disponible et prévenante, au monde des enfants où la compétition est dure (Monod-Cassidy, 1980).

Contraintes biologiques et écologiques du sevrage

Les modalités de sevrage dépendent essentiellement de trois facteurs : de la disponibilité du milieu (abondance et accessibilité) en aliments de sevrage, de la valeur culturelle (essentiellement la fonction symbolique) de ces aliments, enfin de la maturité fonctionnelle du nourrisson telle que perçue par la mère. Dans ce contexte, les ressources naturelles, en particulier les produits animaux, revêtent une importance particulière, comme nous avons pu l'observer chez les Ntomba de la Cuvette Centrale du Zaïre où nous travaillons depuis le début des années 70.

D'une façon générale, jusqu'à l'âge de 4 à 6 mois, le lait maternel est l'aliment le mieux adapté aux besoins du nourrisson (Vis, 1974 ; Jelliffe et Jelliffe, 1976 ; Crawford *et al.*, 1977 ; Stini *et al.*, 1980). Il contient tous les éléments nutritifs nécessaires aux besoins d'un organisme en croissance. Comparé au lait d'autres espèces de mammifères, sa faible teneur en protéines et sa forte teneur en lactose (Hanson, 1972) conviennent aux lentes vitesses de croissance et de maturation du petit humain. De plus, la teneur du lait en nutriments change au cours de la période d'allaitement et même au cours de la tétée, selon un ajustement permanent aux besoins du nourrisson. Par rapport au colostrum, sécrétion des tout premiers jours, le lait définitif est plus pauvre en protéines et plus riche en lipides et en lactose, sucre facilitant l'absorption intestinale de nombreux minéraux (Vis et Hennart, 1978). On pense que sa combinaison unique en polyamines et en nucléotides est susceptible d'améliorer l'utilisation des protéines (Jelliffe et Jelliffe, 1979). En outre, le lait maternel contient des enzymes (Shahani *et al.*, 1980) parmi lesquels une lipase active, susceptibles de suppléer à l'immaturité fonctionnelle du système digestif. Il contient encore des agents anti-infectieux (Vis, 1974 ; Reddy *et al.*, 1977 ; Lestradet et Desjeux, 1977 ; Jelliffe et Jelliffe, 1979), capables de prolonger l'immunité passive du nouveau-né au delà des 6 mois conférés par l'immunité transplacentaire. Bien que le colostrum soit particulièrement riche en agents anti-infectieux, de nombreuses sociétés ne le donnent pas au nouveau-né (Jelliffe, 1969).

Du fait de l'immaturité de son organisme au regard de la digestion, des capacités immunitaires et des relations psycho-affectives, les premiers aliments solides présentés à l'enfant doivent être digestes, masticables, et de bonne valeur énergétique de façon à tenir dans un estomac de faible dimension. Ainsi, la chronologie d'introduction d'aliments de sevrage suit en général plus ou moins les stades de maturité enzymatique et d'éruption dentaire de l'enfant. En ce qui concerne les glucides, selon Younoszai (1974), seule l'hydrolyse des sucres simples a son meilleur rendement dès la naissance. L'hydrolyse de l'amidon par contre, bien que possible dès la naissance grâce à l'action prolongée de l'amylase

salivaire dans le milieu faiblement acide de l'estomac, n'est vraiment efficace dans le duodenum qu'à partir de *6 mois*, l'amylase duodénale étant stimulée par la consommation d'amidon. L'hydrolyse des protéines par la trypsine duodénale qui débute vers 6 mois et augmente jusqu'à 12 mois, serait favorisée par la consommation de protéines. La production de lipase gastrique, améliorée par le milieu faiblement acide de l'estomac, augmente lorsque la principale source d'énergie provient de triglycérides à chaîne moyenne. La production de lipase pancréatique, qui augmente avec l'âge, pourrait être stimulée par un régime riche en protéines. L'absorption des acides gras et des monoglycérides néoformés serait limitée par la composition des sels biliaires du nourrisson.

L'apparition des dents de lait, légèrement plus précoce semble-t-il chez les garçons que chez les filles, est certainement le facteur de maturation le mieux perçu par les mères : le choix de préparations de plus en plus consistantes au cours du sevrage témoigne de cette perception. Selon Olivier (1960), la première dent apparaît vers 7 mois (± 2 mois), les 4 incisives vers 11 mois (± 2 mois), la première molaire vers 14 mois (± 2 mois), et l'ensemble des dents de lait vers 24 mois (± 6 mois). La variation interindividuelle reste cependant très importante.

Une question qui se pose est de savoir si les modalités de sevrage pratiquées par les sociétés vivant en forêt dense concordent avec les principes modernes de pédiatrie et de nutrition tels qu'énoncés par Jelliffe et Jelliffe (1979), et par Agostino et Raimbault (1979) : le sevrage doit être progressif ; l'alimentation de complément doit être nutritionnellement équilibrée, riche en protéines, facilement assimilable et provenir de préférence de produits locaux ; les premiers aliments solides doivent être introduits dès le 5ème ou le 6ème mois, préparés juste avant leur consommation ; le sevrage définitif doit être aussi tardif que possible ; le sevrage nutritionnel ne doit pas s'accompagner d'un sevrage affectif. En fait, ces grands principes sont empiriquement suivis par un grand nombre de sociétés non industrialisées dont le régime alimentaire provient au moins en partie du milieu naturel.

Si le sevrage des enfants doit répondre aux contraintes physiologiques liées à l'immaturité fonctionnelle des organes, le choix des aliments de sevrage s'inscrit dans un contexte sociocultuel particulier faisant le plus souvent référence au système de représentation. C'est ainsi que certaines espèces sont interdites aux femmes et aux enfants, d'autres recommandées (Masseyeff et Cambon, 1955 ; Pagezy, 1975 ; Chen, 1979 ; de Garine, 1980, 1984). Les nutritionnistes se sont étonnés de constater que la plupart des interdits alimentaires étaient des produits d'origine animale – en particulier les œufs, aliments riches en protéines de haute valeur nutritive – comportement qui répond davantage à des contraintes culturelles qu'à un souci d'adéquation aux concepts occidentaux de nutrition.

Tableau 35.1 Âge des enfants Ntomba à la fin de la période de sevrage, déterminé par une étude semi-longitudinale de 15 mois (1971-1972) portant sur 164 familles d'agriculteurs ba-Oto et 90 familles de Pygmées ba-Twa. Le percentile *P50* correspond à la valeur médiane (source : Pagezy, 1983)

	Âge de début de sevrage	Âge de fin de sevrage
Enfant ba-Oto (n = 164)	2 - 6 mois *(P50 = 5 mois)*	13 - 36 mois *(P50 = 18 mois)*
Enfant ba-Twa (n = 90)	2 - 5 mois *(P50 = 4 mois)*	16 - 40 mois *(P50 = 24 mois)*

Les ressources naturelles dans l'alimentation du jeune Ntomba

Les Ntomba sont un sous-groupe ethnique Mongo qui habite la forêt inondée autour du lac Tumba au Zaïre. Ils comprennent deux groupes vivant selon un système de caste dans les mêmes villages, les baOto, agriculteurs-pêcheurs, et les Pygmées baTwa descendants de chasseurs-cueilleurs (Bahuchet, 1996, chapitre 5 du présent ouvrage). BaOto et baTwa ont un régime alimentaire voisin, la principale différence venant de la façon dont ces populations se procurent leurs aliments, par prélèvement sur le milieu ou par échange. Les produits agricoles (manioc, feuilles de manioc, sauce à base du fruit du palmier *Elaeis*) contribuent à 92 % de l'énergie et à 53 % des protéines du régime alimentaire. Ce sont des produits disponibles toute l'année. Les produits issus du milieu naturel (poisson, gibier, larves d'insectes), denrées essentiellement saisonnières, n'apportent que 7 % de l'énergie mais 47 % des protéines, protéines de haute valeur nutritive par leur composition équilibrée en acides aminés. Les Ntomba tirent du milieu naturel 74 espèces végétales sauvages ou subspontanées (20 espèces herbacées dont ils consomment les feuilles, 26 champignons, 28 arbres et lianes dont ils consomment les fruits ou les graines), auxquelles s'ajoutent un grand nombre d'espèces cultivées (Pagezy, 1988). Ils consomment par ailleurs 118 espèces animales dont 44 espèces d'Invertébrés terrestres (31 espèces de chenilles), 19 Reptiles, 55 Mammifères (de l'éléphant pratiquement disparu, aux écureuils), auxquelles s'ajoutent de nombreuses espèces d'Oiseaux consommées de façon occasionnelle et une multitude de Poissons (Matthes, 1964) provenant du lac Tumba, des rivières, de marais ou de chenaux, très fréquemment consommés. Selon l'enquête de consommation alimentaire réalisée en 1971–72, les Ntomba préparent au minimum un produit animal tous les deux ou trois jours en saison des pluies, et un maximum de 1,30 produits animaux par jour en saison sèche.

Tableau 35.2 Les premiers aliments donnés, en fontion de l'âge du bébé par les populations forestières du Zaïre (Ntomba, Bolia) et de la République Centrafricaine (Ngbaka, Aka)

	Aliments donnés de 0 à 3 mois	Aliments donnés de 2 à 6 mois
Ntomba	Sauce du plat collectif de la famille (sans piment)	Poisson frais bouilli (*Clarias* sp.; *Ophiocephalus* sp.)
Bolia		Parties grasses de la larve d'un coléoptère (*Rynchophorus phoenicis*)
Ngbaka		Bouillie sucrée de riz ou de maïs
Aka	Miel dilué	Bouillie d'ignames ou de manioc *(Dioscorea minutiflora, Manihot esculenta* ou *Dioscoreophyllum cumminsii*

Modalités de sevrage des Ntomba et de populations forestières voisines

Chez les Ntomba (tableau 35.1), l'enfant est allaité jusqu'à 18 mois en moyenne chez les baOto, 24 mois chez les baTwa (Pagezy, 1983). L'introduction d'aliments de complément débute entre 2 et 6 mois. Les Mongo n'ont pas l'habitude de préparer de plat spécialement pour le bébé ; les aliments de sevrage sont tirés du plat familial, parfois salés, jamais pimentés. Vers 10-12 mois l'enfant mange pratiquement la même nourriture que les adultes, le lait n'étant plus qu'un produit d'appoint.

Le tout premier aliment présenté au jeune Ntomba avant l'âge de 3 mois est la sauce des plats qui accompagnent le manioc (tableau 35.2). Elle n'est pas pimentée. Les ressources naturelles apparaissent de façon très précoce. Le premier aliment solide, proposé avant 6 mois, est du poisson provenant d'espèces abondantes et de grande taille comme les silures (*Clarias* sp.) ou l'ophiocéphale *(Ophiocephalus obscurus),* dont la mère effrite la chair avant de la présenter à l'enfant. Celui-ci guide le sevrage en acceptant et avalant ou refusant par le rejet. Entre 4 et 9 mois, outre le poisson, on lui propose des fruits cultivés et sauvages comme la papaye, le jus d'orange, l'avocat, la banane douce, l'anonidium *(Anonidium mannii).* Ce sont des sources de sucres simples et de vitamines. L'introduction de viande commence par la graisse et le foie de « gibier à sabot » : céphalophes et potamochère. Les feuilles de manioc, d'amaranthe (*Amarathus dubius ; Amaranthus hybridus ; Amaranthus viridis*) et les jeunes crosses de fougère *(Pteridium aquilinum)* sont proposées avant les produits amylacés qui sont introduits entre 7 et 11 mois, riz sucré, patates douces, la forme non pilée du manioc *lotuka* plus digeste, les ignames. Le manioc doux, le maïs, les arachides, la canne à sucre, les tubercules de manioc pilés *binguele,* l'ananas et la banane plantain sont les derniers

aliments végétaux proposés vers un an. Enfin viennent les chenilles, produits très saisonniers, vers 12-14 mois. Cette chronologie des modalités de sevrage semble satisfaisante au regard de la maturation fonctionnelle du nourrisson. L'introduction très précoce d'aliments riches en protéines et la diversification du régime alimentaire est un signe de pratiques de sevrage biologiquement adaptées. Par ailleurs, la présentation d'aliments tirés du plat familial contribue à l'enculturation précoce du jeune Ntomba aux aliments et aux goûts des préparations les plus communes.

Chez les Bolia, population appartenant également aux Mongo du sud, on ressent également l'empreinte du milieu naturel dans les modalités de sevrage (tableau 35.2). Ainsi, le tout premier aliment présenté à l'enfant moOto est la graisse provenant de la larve de Coléoptère Dynastidé *(Rhynchophorus phoenicis)* que l'on trouve dans les troncs de palmier et que l'enfant suce. À 4 mois il mange la chair de grands silures cuits dans des feuilles de Marantacées. À 6 mois il mange des œufs, la sauce des fruits de palmier *Elaeis*, le foie de potamochère, mais pas de fruits. À 7-8 mois on lui propose de la viande de poulet, de céphalophe bleu, des feuilles de manioc, des fruits (jus d'orange, papaye, banane). Enfin à 10-14 mois il consomme du manioc pilé (le manioc non pilé est rare chez les Bolia). Jusqu'au sevrage définitif (24 mois chez les baOto) et même au delà jusqu'à la naissance suivante, l'enfant prend ses repas avec sa mère et partage la part de celle-ci tandis qu'elle veille à son alimentation.

À l'opposé, chez les agriculteurs Ngando et Ngbaka de Centrafrique le premier aliment solide n'est pas un produit sauvage mais une bouillie de riz ou de maïs sucrée, rarement de manioc. À partir de 6 mois, on propose à l'enfant des feuilles de manioc en purée et des œufs. De 7 à 11 mois, s'ajoutent des feuilles de *Gnetum* en bouillie, de la purée d'igname, de la sauce de viande. À partir de 10 mois, on essaie les parties plus tendres des animaux, la banane plantain, certains fruits. L'enfant est sevré à l'âge de 12 mois (Fabre, 1984).

Inversement, les enfants des Pygmées Aka qui vivent dans la même région de Centrafrique sont marqués dès leur naissance par l'empreinte du milieu naturel. Le premier aliment qui leur est proposé est le miel d'*Apis mellifica* dilué, puis une bouillie d'ignames sauvages *(Dioscoreophyllum cumminsii et Dioscorea minutiflora)*, plus rarement de manioc. À 6 mois ils reçoivent une bouillie de feuilles de manioc ou de feuilles de *Gnetum.*Vers 10 mois sont introduits des champignons, du poisson, le foie ou le cœur (parties les plus tendres) de potamochère et de céphalophe, des fruits tels que *Synsepalum, Chrysanthus, Anonidium.* Vers un an, ils mangent des escargots (sauf l'achatine) et des fruits cultivés comme les oranges, les mangues, les bananes. L'enfant est sevré très tardivement, à 36 mois, parfois plus car on ne force pas l'enfant à quitter le sein. (Pagezy, 1984).

Figure 35.1
Jeunes fillettes Ntomba écopant l'eau d'un ruisseau afin de capturer le menu fretin (photo H. Pagezy).

Activités de production des jeunes Ntomba

Dès l'âge de 6 ans, l'enfant Ntomba participe à la récolte de produits animaux. Sitôt la classe finie ou pendant les vacances scolaires, les jeunes garçons posent des pièges, tirent les oiseaux ou les écureuils au nid au moyen de petites flèches de bambou, pêchent dans les marais situés le long de la route au moyen de longues cannes à pêche, ou vont draguer et écoper avec les fillettes en forêt inondée poisson, fretin, et crevettes d'eau douce (figure 35.1). De retour au village, si elle est abondante, la récolte est partagée avec le reste de la famille ; le plus souvent les enfants la consomment entre eux en dehors des repas. Deux fois par an, la fin de saison sèche est la période des chenilles ; les enfants accompagnent les adultes ou partent seuls les récolter. De leur côté, les fillettes écopent le fretin en forêt inondée dès le début de la saison sèche, bien avant les femmes, et clôturent la saison. Les petits garçons se joignent parfois à elles. Au village, en chemin ou en forêt, les enfants ramassent les fruits sauvages sans attendre qu'ils soient mûrs, et les consomment sur place. À partir de 12-15 ans, les garçons accompagnent leur père dans les campements saisonniers de pêche situés sur les grandes rivières. C'est l'occasion pour eux de s'initier à cette activité et d'acquérir à la fois le savoir et le savoir-faire du pêcheur.

Place des ressources naturelles dans l'alimentation du jeune Ntomba

Il n'est pas facile d'évaluer quantitativement la place des ressources naturelles dans le régime alimentaire des nourrissons, compte tenu de l'importance du lait maternel et du partage incessant d'aliments entre la mère et son enfant. Nous avons déjà présenté ailleurs (Pagezy, 1989) quelques résultats concernant la femme primipare. Peu après son accouchement, cette femme, âgée de 15 à 17 ans, retourne chez ses parents pour une durée de 2 à 4 ans, parfois plus. Elle jouit d'un statut très particulier : elle ne peut ni travailler aux champs, ni préparer les repas, ni avoir de relations sexuelles, même avec son mari. Elle ne doit pas parler de nourriture en public. On lui apporte une part spéciale tirée du repas familial qu'elle partage avec son enfant et qu'elle mange sous la surveillance d'un chaperon. Une étude quantitative a mis en évidence le net avantage de cette femme au niveau du partage intrafamilial : son régime alimentaire est plus riche et plus copieux que celui du chef de famille lui-même. Il s'ensuit que l'état nutritionnel tant de la mère que du premier enfant est particulièrement bon (Pagezy, 1983, 1996). L'intervalle entre les deux premières naissances dépasse de 4 à 6 mois et jusqu'à 10 mois chez les baTwa, celui des naissances suivantes (Pagezy, 1988).

Un autre exemple de la participation des enfants au régime alimentaire de la famille est donné par la quantification de la production de chasse et de pêche des enfants et son partage entre les membres de la famille. La famille moOto de Bwembia, totalisant 8 personnes (2 parents et 6 enfants) a été enquêtée 3 fois au cours de l'année 1979-80. Nous avons noté la provenance des produits animaux consommés ainsi que leur distribution intrafamiliale sur 3 jours consécutifs.

Le 9 septembre 1979 (fin de la grande saison sèche ; tableau 35.3), les deux garçons âgés respectivement de 18 ans et 10 ans sont allés relever leurs pièges. Ils ont trouvé un rat à trompe (ikoto : *Petrodromus* sp.) et se le sont partagé entre jeunes. De retour d'un campement de pêche, leur sœur âgée de 14 ans a rapporté du poisson qu'elle a échangé contre du manioc. Les 10 et 11 septembre, les deux frères âgés de 10 et 18 ans, se sont rendus dans à Malebela, campement de pêche situé à 2 heures de marche de Nzalekenga, afin de relever leurs nasses. Le poisson capturé a été partagé entre tous les membres de la famille. Le chef de famille Bwembia, déplacé pendant 2 jours à Bikoro, n'a pesé dans le partage que le troisième jour. À ces produits se sont ajoutés des chenilles et des champignons ramassés par la mère et sa fille de 14 ans au cours de leurs déplacements en forêt.

En janvier 1980 (petite saison sèche ; tableau 35.4) le père, pêcheur saisonnier de rivière, se trouvait au campement de Malebela. Il a envoyé à sa famille restée au village du poisson et un athérure pris dans ses pièges. Le

Tableau 35.3 Partage des aliments d'origine animale, au sein d'une famille Ntomba, exprimés en pourcentage du poids total : exemple de la fin de la grande saison sèche (Septembre 1979) ; la part soulignée est celle de la personne qui a procuré la nourriture.

	Âge (années)	Père (47)	Mère (33)	Garçon (18)	Fille (14)	Fille (12)	Garçon (10)	Garçon (8)	Fille (2)
Poids total des aliments :									
Jour 1									
Rat à trompe	140 g	absent	0	46	0	0	32	21	0
Poisson de rivière	370 g	absent	30	0	49	0	14	8	0
Chenilles	370 g	absent	19	8	23	12	18	11	9
Jour 2									
Poisson de marais	385 g	absent	23	0	0	8	52	18	0
Jour 3									
Poisson de marais	1230 g	22	32	6	8	15	15	8	4

premier jour s'est ajouté quelque fretin pêché à la canne dans le marais aux abords du village par le fils aîné de 18 ans. En juillet 1980 (grande saison sèche ; tableau 35.5), Bwembia se trouvait avec son fils aîné de 18 ans au campement de Malebela. Il a envoyé du poisson à sa famille. Le premier jour, de 7 heures à 15 heures, ses filles âgées de 14 et 12 ans ont écopé le fretin dans les marigots près du village. Le lendemain à cause de la pluie comme le surlendemain un dimanche, repos forcé au village. Parmi les espèces de poisson prevenant des campements de pêche on trouve *nsinga* (*Ophiocephalus obscurus), ngolo (Clarias* sp.*), mwenge (Hepsetus odoe), iyeke (Petrocephalus* sp.*)* et *etetekeli* (non ident.). L'espèce de fretin la plus commune est certainement *lokaka (Ctenopoma* sp.).

Tableau 35.4 Partage des aliments d'origine animale, au sein d'une famille Ntomba, exprimés en pourcentage du poids total : exemple de la petite saison sèche (Janvier 1980) ; la part soulignée est celle de la personne qui a procuré la nourriture.

	Âge (années)	Père (47)	Mère (33)	Garçon (18)	Fille (14)	Fille (12)	Garçon (10)	Garçon (8)	Fille (2)
Poids total des aliments :									
Jour 1									
Menu fretin des marais	35 g	absent	0	100	0	0	0	0	0
Athérure	90 g	absent	0	0	17	17	28	22	17
Poisson de rivière	140 g	absent	0	0	18	32	29	11	11
Jour 2									
Menu fretin des marais	275 g	absent	0	64	0	0	36	0	0
Jour 3									
Céphalophe bleu	440 g	absent	18	14	14	14	14	14	14

Tableau 35.5 Partage des aliments d'origine animale, au sein d'une famille Ntomba, exprimés en pourcentage du poids total : exemple du début de la grande saison sèche (Juillet 1980) ; la part soulignée est celle de la personne qui a procuré la nourriture.

	Âge (années)	Père (47)	Mère (33)	Garçon (18)	Fille (14)	Fille (12)	Garçon (10)	Garçon (8)	Fille (2)
Poids total des aliments :									
Jour 1									
Poisson de rivière	765 g	absent	21	absent	21	13	20	7	18
Menu fretin des marais	480 g	absent	31	absent	29	25	0	15	0
Jour 2									
Poisson de rivière	460 g	absent	26	absent	20	18	14	11	10
Menu fretin des marais	130 g	absent	0	absent	38	38	23	0	0
Jour 3									
Poisson de rivière	775 g	absent	19	absent	12	10	13	25	22

Les exemples ne manquent pas pour mettre en évidence la participation des enfants dans les activités de production, surtout en saison sèche (figure 35.2). En saison des pluies, le relevé des pièges, comme l'achat de poisson frais ou fumé dans les campements permanents de pêche sont des stratégies développées lorsque les activités de production ne sont pas interrompues par une averse.

Aliments interdits et réservés aux enfants

Chez les Ntomba, comme de nombreuses autres sociétés, les femmes et les enfants n'ont pas accès à certaines espèces animales sauvages. Les petits garçons suivent la plupart des interdits féminins jusqu'à leur puberté (Pagezy, 1988). Les aliments interdits renvoient aux système de classification et de représentation des Ntomba. Les interdits débutent après le sevrage. Ceux des fillettes sont levés lorsqu'elles accouchent ; ceux des garçons dès qu'ils connaissent une femme ou ont capturé eux-mêmes l'espèce interdite (Pagezy, 1975). Sont interdites aux femmes et aux enfants 3 espèces de poisson fretin, tous les Reptiles et 24 espèces de Mammifères (dont le daman, les Mammifères aquatiques et carnivores). Enfreindre les interdits implique certaines conséquences sur la croissance et le développement de l'enfant et son état de santé : il ne grandira pas et tardera à marcher. En outre il risque de contracter l'anémie ou le pian, dont les éruptions cutanées rappellent les taches des carnivore comme les genettes ou la civette. Les garçons sont plus spécifiquement menacés d'absence de pilosité et d'impuissance au moment de la puberté s'ils consomment des carnivores tachetés mais aussi le daman des arbres et l'aigle couronné. Il existe des moyens de contourner ces interdits ; par exemple clamer haut et fort que l'enfant a volé la nourriture dans le plat dès que l'on s'aperçoit de la faute.

Figure 35.2
Jeunes garçons Ntomba
pêchant à la ligne dans un petit cours d'eau, pendant la saison sèche.
(photo H. Pagezy)

Inversement, la plupart des espèces capturées par les jeunes garçons dès leur plus jeune âge (musaraigne, petits écureuils, galago nain, petits serpents, petits oiseaux, sauterelles et grillons) leur sont de fait réservées : ils se les partagent entre eux en dehors des repas. Même si la consommation des espèces de petite taille par les vieillards, voire les adultes, ne fait pas l'objet d'un réel interdit, elle entraîne la moquerie.

Quelques espèces sont réservées aux femmes et aux enfants. Il s'agit de larves des Coléoptères *(Rynchophurus phoenicis* et *Angosoma centaurus),* du poisson électrique *(Malopterus electricus),* des termites et de la plupart des petits fruits sucrés comme *Dictyophleba lucida* (Apocynaceae), une petite baie rouge surnommée *ibelu lo bilenge* la « cola des enfants » (Melastomataceae), *Passiflora foetida* (Passifloraceae) et un autre fruit sauvage *Scherbournia* sp. (Rubiaceae) appelé langue de poisson (*lolemu lo nsi)* par les baOto ou ventre de poisson (*makundu ma nsi)* par les baTwa.

On a beaucoup spéculé sur les conséquences nutritionnelles de l'existence d'interdits touchant particulièrement les femmes et les enfants. En fait, leur importance doit être relativisée en fonction de la fréquence de consommation des autres espèces animales auxquelles ces catégories ont accès. Les résultats de l'enquête de consommation de 1970-71 ont montré qu'au lac Tumba un grand nombre d'espèces non interdites leur restait accessible (Pagezy, 1975).

Discussion : importance des ressources naturelles pour le sevrage, dans différentes populations

La biodiversité caractéristique des milieux naturels peu dégradés (*cf.* Première partie du présent ouvrage) et en particulier de la forêt dense humide, sous-tend une grande variété d'espèces consommables. De l'Arctique à l'Équateur (Robbe, 1989 ; Kortland, 1985 ; Bahuchet, 1985 ; Takeda, 1990 ; Ichikawa, 1996 ; Takeda et Sato, 1996, chapitres 47 et 48 du présent ouvrage), les espèces animales et végétales sauvages occupent une place privilégiée dans le régime alimentaire des populations vivant au moins en partie des activités de chasse, de pêche et de cueillette. Il s'ensuit qu'une alimentation de sevrage à la fois progressive et équilibrée, répondant aux recommandations nutritionnelles actuelles, est plus aisément réalisable dans ces milieux.

Selon la monographie de Jelliffe (1969) consacrée aux modalités de sevrage des diverses populations regroupées par aire géographique, sans malheureusement faire référence au milieu (forêt humide, forêt sèche, région semi-désertique, ville) ni au régime alimentaire de base, éléments essentiels pour situer les conduites de sevrage, les populations vivant même partiellement de chasse ou de pêche chez qui l'on n'a pas observé de problème majeur de malnutrition (Aborigènes de la Terre d'Arnheim, Hadza de Tanzanie, sociétés de la côte Nord du Brésil) sont celles qui, pratiquant un sevrage tardif, introduisent de façon précoce des aliments riches en protéines issus de ce milieu, ou qui procurent à l'enfant un régime suffisamment diversifié au regard duquel le sevrage précoce ne constitue pas un réel préjudice.

Les populations vivant en forêt tropicale humide comme les Wayãpi de Guyane française étudiés par F. Grenand (comm. pers.) ont un régime alimentaire proche de celui des Ntomba, basé sur le manioc accompagné de gibier et de poisson. Aucun légume vert n'est consommé ni par les enfants ni par les adultes. L'enfant est allaité « à la demande » jusqu'à la naissance de l'enfant suivant, soit jusqu'à l'âge de 3-4 ans. Tout assaisonnement tel que sel, sucre ou piment est exclu des préparations. Le premier aliment solide donné à l'enfant à l'âge de 3-4 mois est de la banane crue ou cuite en bouillie. À 4 ou 5 mois on lui donne de la fécule de manioc en velouté et une purée d'igname ou de patate douce. À 5-6 mois, sa mère lui donne de la viande et du poisson bouillis prémâchés et une galette de cassave sèche à sucer. À 6-7 mois il reçoit de la farine de manioc torréfiée ou de la cassave ramollie dans du jus de canne à sucre qui est considéré comme antidiarrhéique. Enfin viennent tous les fruits sauvages rapportés de la forêt par le père. Les produits de l'abattis, très saisonniers, comme le maïs, sont donnés de façon précoce s'ils arrivent à maturité lorsque l'enfant a quelques mois. Des fruits sauvages, également très saisonniers comme les palmiers *Euterpe oleracea* et *Oenocarpus*

bacalsa, qui entrent au village par gros tonnage, peuvent devenir l'aliment de base du bébé avec le manioc amer, si leur récolte coïncide avec la maturité de l'enfant. Toutes les viandes rouges, considérées comme « noires », symbole de la mort, sont interdites à l'enfant jusqu'à ce qu'il ait 3-4 ans. Lui sont recommandés la chair des poissons sans arêtes et le rhizome d'une plante cultivée, *Myrosma cannaefolia,* considérée comme un stimulant de l'appétit et de la croissance.

Radbill (1945) décrit les soins donnés aux bébés et le comportement de sevrage de populations présentes et passées amérindiennes et Inuit d'Amérique du Nord. Il ressort que dans ces sociétés les enfants sont allaités à la demande durant 1 à 5 ans (sauf chez les Inca du Pérou), parfois plus ; on ne leur donne généralement pas le colostrum. Les espèces sauvages apparaissent de façon précoce dans le régime alimentaire. En Nouvelle Angleterre, on donnait à sucer des huîtres ou des palourdes au nourrisson. Lorsque la mère mourrait en couches, on donnait le pis d'une femelle bison à téter au nouveau né. De nombreuses plantes, sauvages ou non, de même que le poisson, étaient connus et utilisés par les Aztèques, les Hopi, les Delaware, les Cheyennes, les Pawnees pour leurs propriétés galactogènes. En cas de tarissement de la production lactée comme au moment du sevrage, on pouvait faire appel à une autre femme allaitante, une grand-mère, voire un homme, comme nourrice. Les Arawaks, Warrau, Arekuna, Makusis, élevaient des animaux sauvages ou domestiques comme l'opossum, le singe, la lapine, le chien, et les mettaient au sein pour entretenir la production lactée des femmes.

Dans d'autres groupes amérindiens, l'huile de poisson et la graisse de gibier étaient les premiers aliments solides donnés au bébé (Heagerty, 1928 cité par Radbill, 1945) ; chez les Hopi, des céréales ; chez les Caraïbes des pommes de terre, des bananes et autres fruits ; chez les Iroquois un mélange de beurre et de noix sèches pilées enfermé dans un biberon de fortune fait d'intestin d'ours, une plume d'oie faisant office de tétine. En Amérique centrale, on préparait les bouillies de sevrage à partir des racines de marante (*Peltandra undulata)* ou de yucca. En Amérique du Sud, la sève de « l'arbre à vache », remplaçait le lait en cas de besoin. Les Indiens Kolosh d'Alaska habituaient leurs enfants au goût des animaux marins dès l'âge de 10 mois. Les Indiens Lummi donnaient au nouveau-né des palourdes trempées dans du lait de femme à sucer. Dès sa deuxième année, il commençait à mâcher la viande et le poisson. Radbill (1945) rapporte d'Elisa Kent Kane que chez les Indiens Pieds-Noirs, dès que l'enfant perçait ses dents on lui donnait de la viande. Chez les Comanches, le premier aliment donné à sucer à l'enfant était de la graisse bouillie et de la viande. La femme allaitante buvait beaucoup d'eau et prenait une soupe de maïs bien épaisse afin de stimuler sa lactation.

Même dans les sociétés arctiques, les ressources naturelles jouent un rôle important dans les conduites de sevrage. Ainsi, chez les Inuit de la côte Est du Groenland étudiés par B. Robbe (comm. pers.) le premier aliment solide présenté à l'enfant âgé de 3 mois était jusqu'à ces dernières années et en fonction des disponibilités saisonnières, de la viande de phoque longuement prémâchée par la mère, la tante ou la grand-mère. Juste après avoir introduit cette viande de bouche à bouche, la mère recrachait de l'eau qu'elle avait auparavant réchauffé dans sa bouche. Ensuite venait la cervelle fraîche cuite (en premier lieu celle de phoque, éventuellement celle d'oiseau ou de poisson, excepté celle de saumon), délayée dans la bouche de la mère; on donnait occasionnellement à l'enfant du foie de phoque cru frais préalablement mâché ou du foie de morue frais cuit en petite quantité. Tous les aliments du régime adulte étaient proposés à l'occasion des repas, les quantités augmentant à partir de 6-7 mois, tandis que la prémastication devenait moins importante au fur et à mesure de l'apparition des dents. Les produits faisandés, le saumon, les plantes et les algues étaient proposés beaucoup plus tard. Radbill (1945) rapporte d'Elisa Kent Kane que les enfants Eskimo de l'extrême nord dévoraient des quignons de gras de morse avant même de parler.

Parallèlement à la disparition du milieu naturel et à la raréfaction des espèces animales dans le régime alimentaire familial (Jelliffe, 1969) s'établit une alimentation de sevrage monotone, basée sur des tubercules (patates douces, ignames, manioc, taro, marante), des fruits (datte, banane) ou des céréales (blé, maïs, riz), insuffisamment complémentées par des légumineuses de bonne teneur en protéines (haricots en Amérique Centrale et du Sud; haricots, arachide et sésame dans diverses populations ougandaises). De nombreux exemples cités par Jelliffe (1969) laissent supposer que ces régimes sont générateurs de malnutrition protéino-énergétique, voire de kwashiorkor. Ce serait le cas chez les Haratines du Maroc, les populations actuelles du Pacifique, des Antilles ou d'Asie du Sud-Est mise à part la Thaïlande. En effet dans ce pays on donne de façon précoce aux enfants du porc, du poisson et des œufs de canard provenant des canaux d'irrigation des rizières. Dans les autres populations, le lait concentré sucré vendu à prix abordable mais dilué de façon excessive, serait pratiquement la seule source de protéines donnée de façon précoce aux enfants. Les préjugés vis-à-vis des œufs, du lait, parfois du poisson et de la viande, considérés comme responsables de verminoses (Jelliffe, 1969, Tan *et al.*, 1973), entraînent des conduites de sevrage biologiquement maladaptatives dans des régions comme la Malaisie, l'Indonésie, le Guatemala ou le Nigeria, où la sauce d'accompagnement est l'unique source de protéines accessible aux enfants. Ailleurs, la rareté, la saisonnalité ou le prix exces-

sif des produits animaux pourraient expliquer la carence en protéines du régime de sevrage. C'est ce que l'on observe dans la province minière de Quang Ninh au Vietnam. À ces carences s'ajoute une insuffisance énergétique dûe au fait qu'on évite de donner aux enfants des aliments trop gras, considérés comme difficiles à digérer (Nguyen Thu Nga et Wiessner, 1986). Egalement privés de ressources naturelles abondantes, les Amele de Nouvelle Guinée étudiés par Jenkins *et al.* (1984) occupent des régions de basse altitude où, suite à l'accroissement démographique, la forêt orginelle a été progressivement remplacée par des jardins et des plantations de cocotiers et de cacaoyers. Le sevrage est guidé davantage par le développement psychomoteur de l'enfant que par la maturité dentaire. Il débute peu après la naissance par des jus de fruit (papaye) et des soupes. Puis viennent entre 6 mois et un an les produits amylacés provenant d'aliments de base (patates douces, bananes, ignames puis taro) et les œufs. Poisson et viande ne seront proposés qu'après un an. Le sevrage définitif est lent et tardif. Le médiocre état nutritionnel des enfants âgés de 6 à 12 mois pourrait s'expliquer par l'inadéquation du régime alimentaire aux besoins. En effet, les aliments étant essentiellement présentés sous une forme liquide, les quantités ingérées sont insuffisantes. Ailleurs, dans les îles Trobriand, le régime alimentaire peu diversifié, basé sur des produits amylacés et gras comme la noix de coco, est générateur d'obésité. Selon Montague (1984), le facteur essentiel qui guide le sevrage des Kaduwa serait la perception de l'image corporelle des enfants, empêchant les mères de les suralimenter.

Parmi les populations ne vivant pas, même partiellement, sur le milieu naturel, on peut souligner le cas des pasteurs (Bédouins, populations du Nord Soudan, d'Éthiopie, Maasai et Karamojo d'Afrique de l'Est) et des éleveurs (populations d'Afrique du Nord et du Moyen Orient) qui trouvent auprès de leurs troupeaux de vaches, chèvres, buffles, chameaux, des aliments de sevrage riches en protéines. Le lait aigre, le babeurre, le fromage blanc, puis la viande sont introduits de façon très précoce et complétés par un apport en énergie issu de la céréale de base, du miel, du beurre, des amandes ou des dattes (Jelliffe, 1969). Par exemple, l'introduction d'aliments de complément débute chez les Maasai (Nestel, 1989) vers 4 mois par du beurre, principal pourvoyeur d'énergie, censé procurer à l'enfant force et chaleur. Vers 6-9 mois on introduit du lait entier dilué ou du lait écrémé. Les produits laitiers et la bouillie sont ses principaux aliments de sevrage jusqu'à 2 ans. Les problèmes nutritionnels qui surviennent après 2 ans peuvent s'expliquer par une plus grande dépense énergétique liée à un mode de vie plus actif des enfants tandis que diminue l'apport en graisse de leur régime.

Conclusions

En milieu forestier tropical non dégradé, toutes les conditions sont réunies pour que le jeune enfant reçoive une alimentation diversifiée qui réponde à ses besoins biologiques. Les populations forestières connaissent et consomment un grand nombre d'espèces sauvages animales et végétales, dont certaines sont proposées aux enfants de façon précoce. Ceci permet d'améliorer sensiblement selon les saisons la valeur protéique et vitaminique de leur régime, malgré l'existence d'interdits alimentaires portant essentiellement sur le gibier.

Comme l'ont signalé Froment *et al.* (1996, chapitre 33 du présent ouvrage), le médiocre état nutritionnel des enfants vivant en forêt tropicale humide n'est vraisemblablement pas imputable à leur alimentation mais au lourd fardeau pathologique dû aux infections, au parasitisme chronique, auquel s'ajoute le traumatisme affectif du sevrage.

On assiste actuellement à une raréfaction des ressources naturelles, dûe à la fois au prélèvement non contrôlé des populations et à la mise en culture de la forêt suite à un fort accroissement démographique. Par exemple, la production de poisson, qui devait chez les Ntomba nourrir en priorité le pêcheur et sa famille restée au village, est destinée de plus en plus aux villes (Pagezy, 1995). Par ailleurs, les cultures de rente permettent de satisfaire les besoins monétaires tandis que la nécessité de produire des cultures vivrières suit l'accroissement de la population. On sait que lorsque les besoins énergétiques ne sont pas couverts, les protéines sont détournées de leur fonction plastique. C'est ce que l'on observe actuellement au lac Tumba. Il y a 20 ans, l'enquête familiale de consommation alimentaire avait montré que l'on consommait un à deux types de produits animaux par jour (poisson + gibier, poisson + chenilles, poisson de rivière + fretin de marais etc.) selon les saisons. Les cas de malnutrition étaient rares chez les enfants. Il s'agissait de cas isolés[1].

On assiste actuellement à une explosion de cas de malnutrition (liée en partie à la situation économique générale du Zaïre) surtout parmi les baTwa producteurs de produits sauvages et employés comme principale main-d'œuvre dans les sociétés de plantation où ils sont sous-payés. Cette situation a suscité la mise en place de programmes d'éducation nutritionnelle basés sur l'introduction de bouillie de maïs appelée « énergie » comme premier aliment de sevrage. En fait, la promotion du maïs est détournée de ses objectifs

(1) Médecin opérant en brousse depuis 20 ans, Sœur Marie-Cécile (de l'hôpital d'Iboko) m'a confirmé n'avoir pas trouvé, au début des années 70, de cas de malnutrition chez les Ekonda voisins des Ntomba.

vers la fabrication d'alcool, la préparation de bouillie entraînant pour les femmes un supplément de travail dû au manque de moulins mécaniques (Pagezy, 1989).

Ces observations soulèvent de nombreuses questions. Promouvoir une éducation nutritionnelle, pour qui et comment ? Les messages ne doivent-ils pas s'adapter au contexte local ? Il est bien évident que de tels programmes auraient été tout-à-fait inutiles voire nocifs il y a seulement 10 ans, tant que les ressources naturelles étaint suffisemment abondantes et diversifiées, et le contexte de sevrage biologiquement adapté.

Références

Agostino, M. d' et Raimbault, A.M. (1979). L'enfant de la conception à 6 ans : son apprentissage à la vie. *L'enfant en milieu tropical*, 1, 17–18

Bahuchet, S. (1985). *Les Pygmées Aka et la forêt centrafricaine. Ethnologie écologique*. Collection Ethnosciences 1 (Paris : SELAF)

Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119

Chen, P.C.Y. (1979). Nondietary factors and nutrition. In Jelliffe, D.B. et Jelliffe, E.F.P. (eds) *Human Nutrition, A Comprehensive Treatise. 2 : Nutrition and Growth*, pp. 47–64 (New York et Londres : Plenum Press)

Crawford, M.A., Laurance, B.M. et Munhambo, A.E. (1977). Breast feeding and human milk composition. *Lancet*, 1, 99–100

Fabre, D. (1984). Enquête ethnographique sur la grossesse et l'allaitement. I : Les villageois Bagandou et Ngbaka de la Lobaye. In Pagezy, H. (ed.) *Etat de nutrition de la mère et de l'enfant de 0 à 4 ans en liaison avec les facteurs de l'environnement biologique et culturel*, pp. 175–202 Mimeograph 82 L1294 (Paris : Ministère de la Recherche et de la Technologie)

FAO/OMS/UNU (1986). *Besoins énergétiques et besoins en protéines. Rapport d'une consultation conjointe d'experts FAO/OMS/UNU*. Série de Rapports techniques 724 (Geneve : OMS)

Froment, A., Koppert, G.J.A. et Loung, J-F. (1996). Bien manger, vivre bien: état nutritionnel et santé des populations forestières du Cameroun. *Chapitre 33 du présent ouvrage*, pp. 559–568

Gardner, I. (1972) Deprivation and dwarfism. *Scientific American*, 227, 76–82

Garine, I. de (1980). Evolution contemporaine des croyances et interdits alimentaires. *Présence africaine*, 113, 129–146

Garine, I. de (1984), De la perception de la malnutrition dans les sociétés traditionnelles. *Information sur les Sciences Sociales*, SAGE, Paris, 23, 731–754

Gruenais, M.E. (1985). Mariages en ville et malnutritions aiguës. *Sciences Sociales et Santé*, 3, 57–85

Guedeney, A. (1986). Les aspects psychosomatiques des malnutritions protéino-caloriques de la première enfance en milieu tropical. Faits et hypothèses. *Psychiatrie de l'enfant*, 29, 155–189

Hansson, L. (1972). Planning of the study on lactose malabsorption among Lapps. In Hansson, L. et Palva, I.P. (eds) *Arctic Medical Research Report, Nordic Workshop on Lactose Malabsorption, Helsinki*, pp. 15–18 (Oulu : Oulu University Press)

Ichikawa, M. (1996). Déterminismes écologiques et culturels des choix alimentaires des chasseurs-cueilleurs Mbuti du Zaïre. *Chapitre 47 du présent ouvrage*, pp. 759–770

Jelliffe, D.B. (1968). *Infant Nutrition in the Subtropics and Tropics*. Monograph 29 (Geneva : WHO)

Jelliffe, D.B. et Jelliffe, E.P.F. (1976). Adaptive suckling, *Ecology of Food and Nutrition*, 5, 249–253

Jelliffe, D.B. et Jelliffe, E.F.P. (1979). Early infant nutrition : breast feeding. In Winick, M. (ed.) *Human Nutrition, a Comprehensive Treatise. I : Nutrition Pre-and Postnatal Development*, pp. 229–260 (New York et Londres : Plenum Press)

Jenkins, C.L., Orr-Ewing, A.K. et Heywood, P.F. (1984). Cultural aspects of early childhood growth and nutrition among the Amele of lowland Papua New Guinea. *Ecology of Food and Nutrition*, 14, 261–276

Kardiner, A., Linton, R., du Bois, C. et West, J. (1945). *The Psychological Frontiers of Society* (New York : Columbia University Press)

Keusch, G.T. et Katz, M. (1979). Malnutrition and infection. In Wynick, M. (ed.) *Human Nutrition, A Comprehensive Treatise. I : Nutrition Pre and Post-natal Development*, pp. 307–332 (New York et London : Plenum Press)

Kortland, A. (1985). Habitat richness, foraging range and diet in chimpanzees and some other primates. In Chivers, D.J., Wood, B.A. and Bilborough, A. (eds) *Food Acquisition and Processing in Primates*, pp. 119–160 (New York et Londres : Plenum Press)

Lestradet, H. et Desjeux, J.F. (1977). La prévention des affections grâce à l'allaitement maternel. *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, 12, 60–62

Masseyeff, R. et Cambon, A. (1955) *Enquête sur l'alimentation et la nutrition des populations du Cameroun méridional, le groupement d'Evodoula* (Paris : IRCAM/ORSTOM)

Matthes, H. (1964). *Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. Etude systématique et écologique*. Annales série 8, Sciences Zoologiques, 126 (Tervuren, Belgique : Musée Royal de l'Afrique Centrale)

Monod-Cassidy, C. (1980). Benign neglect and toddler malnutrition. In Greene, L.S. et Johnston, F.E.(eds) *Social and Biological Predictors of Nutritional Status, Physical Growth and Neurological Development*, pp.109–182 (New York, London, and San Francisco : Academic Press)

Montague, S.P. (1984). Infant feeding and health care in Kaduwaga village, the Trobriand islands. *Ecology of Food and Nutrition*, 14, 249–258

Nestel, P.S. (1989). Food intake and growth in the Maasai. *Ecology of Food and Nutrition*, 23, 17–30

Olivier, G. (1960). *Pratique anthropologique* (Paris : Vigot)

Pagezy, H. (1975). Les interrelations homme-faune de la forêt du Zaïre. In *L'Homme et l'Animal, Premier colloque d'ethnozoologie*, pp. 63– 88 (Paris : Institut International d'Ethnosciences)

Pagezy, H. (1983). The attitude of the Ntomba society towards the primiparous woman and its biological effects. *Journal of Biosocial Science*, **15**, 421–431

Pagezy, H. (1984). Enquête ethnographique sur la grossesse et l'allaitement, II : Les Pygmées Aka de la Lobaye. In Pagezy, H. (ed.) *Etat de nutrition de la mère et de l'enfant de 0 à 4 ans en liaison avec les facteurs de l'environnement biologique et culturel*, pp. 204–221. Mimeograph 82 L 1294 (Paris : Ministère de la Recherche et de la Technologie)

Pagezy, H. (1988). *Contraintes nutritionnelles en milieu forestier équatorial liées à la saisonnalité et la reproduction : réponses biologiques et stratégies de subsistance chez les ba-Oto et les ba-Twa du village de Nzalekenga (lac Tumba, Zaïre)*. Thèse de doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III

Pagezy, H. (1989). L'alimentation de la femme primipare chez les Ntomba du Zaïre. In Hladik, C.M., Bahuchet, S. et Garine, I. de (eds) *Se nourrir en forêt équatoriale*, pp. 89–91 (Paris : UNESCO/MAB/CNRS)

Pagezy, H. (1995). De l'adaptation nutritionnelle à la malnutrition : interactions écologiques et socio-culturelles dans l'alimentation des Ntumba du Zaïre. In R. Devisch, F. Deboeck et D. Jonckers (eds). *Alimentations, traditions et développements en Afrique intertropicale*. pp. 272-303 (Paris : L'Harmattan)

Pagezy, H. (sous presse). L'obésité culturelle : un artéfact dans la croissance des jeunes femmes en Afrique centrale. *Biométrie Humaine*

Pagezy, H. et Subervie, A.M. (1990). A propos d'une intervention nutritionnelle en Afrique centrale. *Ecologie Humaine*, **8**, 86–89

Radbill, S.X. (1945). Child hygiene among the American Indians. *Texas Reports on Biology and Medicine*, 3-4, 419–452

Reddy, V., Bhaskaram, C., Raghuramulu, N. et Jagadeesan, V. (1977). Antimicrobial factors in human milk. *Acta Pediatrica Scandinaviae*, **66**, 229–232

Robbe, P., (1989). *Le chasseur arctique et son milieu : stratégies individuelles et collectives des Inuit d'Ammasalik*. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI

Roitt, I.M. (1971). *Essential Immunology* (Oxford : Blackwell)

Shahani, K.M., Kwan, A.J. et Friend, B.A. (1980). Role and significance of enzymes in human milk. *American Journal of Clinical Nutrition*, 33, 1861–1868

Stini, W.A., Weber, C.W., Kemberling, S.R. et Vaughan, L.A. (1980). Lean tissue growth and disease susceptibility in bottle-fed versus breast-fed infants. In Greene, L.S. and Johnston, F.E.(eds) *Social and Biological Predictors of Nutritional Status, Physical Growth and Neurological Development*, pp. 61–79 (New York, London, and San Francisco : Academic Press)

Takeda, J. (1990). The dietary repertory of the Ngandu people of the tropical rain forest : an ecological and anthropological study of the subsistence activities and

food procurement technology of a slash-and-burn agriculturist in the Zaire river basin. *African Study Monographs*, Supplement **11**, 1–75

Takeda, J. et Sato, H. (1996). Stratégies de subsistance et apports en protéines du régime alimentaire des cultivateurs Ngandu et Boyela de la Cuvette Centrale du Zaïre. *Chapitre 48 du présent ouvrage*, pp. 771–780

Tan, M.G., Djumadias, Suhargo, Julfita Rahardjo, Sutedjo, Sunardjo (1973). *Social and Cultural Aspects of Food Patterns and Food Habits in Five Rural Areas in Indonesia* (Leknas, LIPI : National Institute of Economic and Social Research and Directorate of Nutrition, Department of Health, Republic of Indonesia)

Tu Nga, N. et Wiessner, P. (1986). Breast-feeding and young child nutrition in Uong Bi, Quang Ninh Province, Vietnam. *Journal of Tropical Pediatrics*, **32**, 137–139

Vis, H.L. (1974). Le lait de femme et le lait de vache. *L'enfant*, **6**, 1–25

Vis, H.L. et Hennart, P. (1978). Decline in breast feeding. About some of its causes. *Acta Paediatrica Belgica*, **31**, 195–206

Younoszai, M.K. (1974). Gastrointestinal function during infancy. In Fomon, S.J. (ed.) *Infant Nutrition*, pp. 95–108 (Philadelphia : Saunders Company)

VARIATION SAISONNIÈRE DU RÉGIME ALIMENTAIRE ET ÉTAT NUTRITIONNEL
des enfants dans les villages du Kwango-Kwilu (Zaïre)

Lukowa KUKWIKILA,
Léonard MASHAKO, Feti KWILU
et Théophile MBEMBA FUNDU

Introduction

Le régime alimentaire des populations du Kwango-Kwilu dans le Sud-Ouest du Zaïre est pauvre en protéines et déficitaire en calories (Mbemba et Kukwikila, 1989). C'est pourquoi de nombreux enfants âgés de moins cinq ans souffrent de malnutrition protéino-énergétique notamment le kwashiorkor et le marasme.

Depuis 1985, un projet œuvre dans ces villages, dans les buts d'inventorier tous les produits alimentaires traditionnels consommés ou ayant été consommés, de déterminer la valeur nutririve de ces aliments et de combattre la malnutrition par la vulgarisation des produits alimentaires de bonne valeur (Mbemba *et al.*, 1991a).

La région du Kwango-Kwilu (figure 35.1) est couverte de savanes parsemées de galeries forestières longeant les cours d'eau. Le climat est équatorial avec quatre saisons: deux saisons sèches (la petite saison sèche de janvier à février et la grande saison sèche de juin à août) alternent avec deux saisons des pluies (la petite saison des pluies de mars à mai et la grande saison pluvieuse de septembre à décembre).

Ce travail présente les différents produits alimentaires disponibles pour les populations rurales au cours du cycle saisonnier et les résultats des enquêtes nutritionnelles des enfants au regard des indicateurs cliniques et anthropométriques.

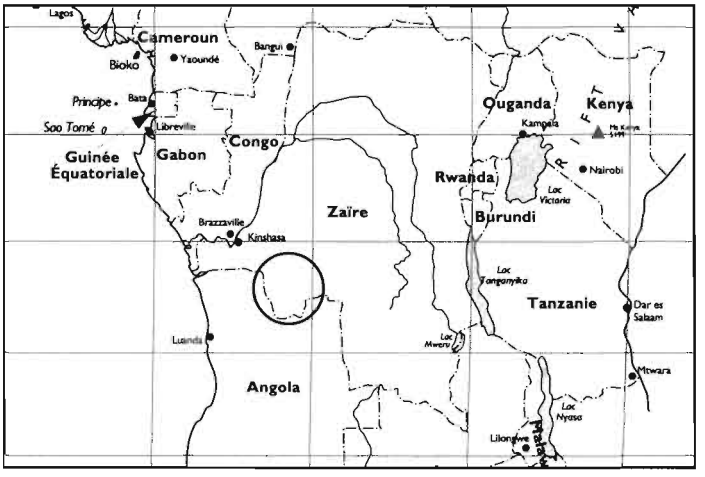


Figure 35.1 Carte du Zaïre avec la zone d'étude encerclée.

Variation saisonnière des denrées alimentaires

Le manioc, aliment de base dans le Kwango-Kwilu, est disponible durant toute l'année. Les champs de manioc sont généralement préparés pendant la saison sèche et cultivés juste avant le début des pluies. Les tubercules sont récoltés en général un an après, et la récolte peut durer trois ans quoique la production décroisse progressivement. L'igname, la patate douce, le maïs, le millet, les céréales constituent les autres sources d'hydrates de carbone. Ils sont récoltés à différentes saisons de l'année.

L'huile de palme, extraite des noix de palme (*Elaeis guineensis*) est la principale source de lipides. Les produits de la chasse, de la pêche et de la cueillette qui accompagnent le repas de base, ne sont pas disponibles toute l'année. Ils constituent avec les insectes (particulièrement les chenilles), les graines de courge (*Cucumeropsis edulis, C. mannii, Citrullus lanatus, Cucurbita maxima*) et plusieurs espèces des légumineuses telles que les arachides (*Arachis hypogaea*), les pois voandzou (*Voandzeia subterranea*) et les niébé (*Vigna unguiculata*), les principales sources des protéines.

Quelques fruits et feuilles sauvages sont disponibles pendant toute l'année mais les feuilles sauvages cueillies dans la forêt sont trouvées en grande quantité pendant la saison des pluies. De nombreux produits de cueillette sont en voie de disparition à cause de la forte déforestation liée à la pratique de l'agriculture itinérante sur brûlis qui s'intensifie à la hauteur des besoins d'une population locale dont le taux de croissance reste élevé.

Même le *Gnetum africanum* (*Mfumbwa*), de récolte facile autrefois, est devenu difficile à trouver (Mialoundama, chapitre 15 du présent ouvrage).

Tableau 35.1 Variation saisonnière des denrées alimentaires au cours de l'année dans les villages de Kibangu dans le Kwango-Kwilu.

Petite saison sèche (janv.-fév.)	Petite saison des pluies (mars-mai)	Grande saison sèche (juin-août)		Grande saison des pluies (sept.-déc.)
Période de récolte		*Période sèche*	*Transition*	*Période de soudure*
Aliments riches en protéines :				
Chenilles fraîches (au Kwilu)		Gibier (dont rats)	Insectes	Chenilles sèches (au Kwango)
Voandzou		Serpents	Courges	Produits achetés : poisson frais, viande, conserves de poisson
Niébé		Grillons frais	Niébé séché	
Arachides		Courges	Arachides séchées	
Haricots		Niébé		
Aliments riches en lipides :				
Huile de palme		Huile de palme	Huile de palme	Huile de palme
Noix de palme		Noix de palme	Noix de palme	Noix de palme
Aliments riches en glucides :				
Manioc en farine		Manioc	Manioc	Manioc en farine
Maïs		Millet	Millet	
Manioc en tubercules		Ignames	Ignames	
		Patates douces	Patates douces	
Aliments riches en vitamines :				
Fruits		Fruits	Fruits	Fruits
Feuilles sauvages		Feuilles sauvages	Feuilles sauvages	Feuilles sauvages
Feuilles cultivées (dont manioc)		Champignons		Feuilles cultivées (dont manioc)

Le pois carré africain « *Kikalakasa* » (*Psophocarpus scandens*), légume sauvage très consommé traditionnellement, est vulgarisé pour éviter sa disparition.

D'une manière générale, le régime alimentaire peut être divisé en quatre périodes correspondant à la disponibilité des produits alimentaires au cours de différentes saisons comme illustrés par les résultats d'une enquête réalisée dans les villages de Kibangu (tableau 35.1).

(1) La *période de récolte* (petite saison sèche et de pluies de janvier à mai) est la meilleure saison au regard de la disponibilité et de la consommation de denrées alimentaires cultivées et des produits de la chasse. L'abondance des produits de cueillette (champignons, sauterelles) et agricoles comme le manioc, les voandzou, les arachides et les haricots, permet aux familles d'augmenter leur revenu et de manger deux repas par jour. La pâte de manioc (*fufu*) est mangée chaque jour accompagnée des feuilles comme les feuilles de manioc, des champignons, des sauterelles, de la courge et du gibier.

(2) Pendant la *période sèche* (juin à août), la nourriture n'est pas très variée ; les aliments produits sont destinés à la consommation familiale et à

la vente. La plupart des gens mangent seulement une fois par jour, d'autant qu'ils sont mobilisés par la préparation des champs. Les sources d'amidon telles que l'igname et la patate douce sont récoltées à partir de début juin soit au début de la grande saison sèche, environ neuf mois après qu'elles aient été plantées. La production de la courge suit le même cycle. Le millet et le niébé sont aussi récoltés à cette période. La grande saison sèche est aussi la saison de la pêche en eau douce dans les rivières et les fleuves, et celle de la chasse dans les régions marécageuses et en forêts.

(3) La *période de transition* (mi-août à novembre) située entre la grande saison sèche et la grande saison des pluies, est caractérisée par une plus faible quantité d'aliments disponibles. Les aliments importés et les insectes deviennent plus importants dans l'alimentation aux dépens des produits de la chasse et de la pêche. Par contre, la vente des haricots donne aux enfants l'opportunité de consommer les sources de protéines de haute qualité complétées par les céréales, avant d'affronter la période de soudure. Cette époque est aussi celle des épidémies (rougeole, grippe).

(4) La *période de soudure* caractérisée par la rareté des denrées alimentaires (particulièrement en décembre) se situe dans la grande saison pluvieuse (octobre à décembre). C'est la saison de la cueillette des feuilles, des champignons et des chenilles qui apparaissent à partir du début de mois de novembre. La période de décembre à janvier est la plus difficile de l'année ; très peu des denrées alimentaires sont disponibles, alors que les enfants sont affaiblis par les épidémies et les femmes par de durs travaux de la période précédente. Malgré la disponibilité des chenilles, très peu sont consommées, la plus grande quantité étant destinée à la vente. Une étude de consommation alimentaire de 24 familles des neuf villages, réalisée pendant la grande saison sèche (mai-août), a permis de confirmer nos observations sur les espèces alimentaires connues et celles consommées actuellement.

Le régime alimentaire traditionnel est potentiellement très diversifié dans ces villages, avec une variété de préparations à partir de nombreuses espèces de produits comestibles. Mais une étude relative à la production et aux cycles d'activités menée dans quatre villages choisis pour leur diversité ethnique et leur distance par rapport à la route de Kinshasa-Kenge-Kikwit, et à partir du centre urbain de Kikwit (Mbemba, 1988) dans la région, a montré que le régime alimentaire actuel de la population est très déséquilibré. Cette étude, même si elle n'était pas menée pendant la période de soudure, a révélé un régime alimentaire ayant une faible déficience en calories, estimée à 27 % par rapport avec les besoins nutritionnels tels que définis par FAO/OMS/UNU (1986), et une déficience en protéines de 46 %.

Tableau 35.2 Prévalence de malnutrition chez les enfants de moins de cinq ans pendant la période de soudure, en rapport avec les indicateurs cliniques.

	Âge (mois)						
État nutritionnel	0-6	7-11	12-24	25-36	37-48	49-60	Moyenne
Normal (%)	93	83	75	85	84	78	82 %
Kwashiorkor (%)	2	10	16	10	11	12	11 %
Marasme (%)	4	7	9	5	5	9	7 %
n =	58	41	120	106	93	74	492

Ces résultats apparaissent à première vue paradoxaux au regard de la diversité des aliments disponibles dans la région, particulièrement les feuilles, les champignons, les racines, les tubercules riches en protéines et les graines riches à la fois en protéines et en lipides (Mbemba *et al.*, 1991b)

La déficience en protéines est plus élevée chez les femmes et les enfants de moins de cinq ans (50 %) que chez les hommes adultes (31 % : Mbemba et Kukwikila, 1989). L'état nutritionnel des enfants a été étudié en détail pendant la grande saison pluvieuse, appelée période de soudure parce que les produits alimentaires sont plus difficiles à trouver.

État nutritionnel des enfants

L'état nutritionnel des enfants âgés de zéro à cinq ans a été étudié pendant la période au cours de laquelle l'organisme est soumis à des contraintes parce que la nourriture est difficile à trouver. L'étude a été menée dans neuf villages totalisant 2 409 habitants. L'état nutritionnel des 492 enfants était apprécié sur base des indicateurs cliniques (cheveux, peau, présence d'œdèmes, comportement, dépérissement), et des indicateurs anthropométriques : poids par rapport à l'âge (P/A), taille par rapport à l'âge (T/A) et poids par rapport à la taille (P/T). Les mesures anthropométriques ont été comparées avec les normes NCHS (1976).

Malnutrition en fonction des indicateurs cliniques

Parmi les enfants malnutris (tableau 35.2), il a été possible de distinguer cliniquement ceux présentant des signes de kwashiorkor (malnutrition due à la déficience en protéines) et du marasme (malnutrition due à la sous-alimentation par rapport aux besoins de l'enfant). L'enfant atteint de kwashiorkor présente les oedèmes, particulièrement dans les membres inférieurs, une décoloration des cheveux et une apathie générale qui se remarque par l'indifférence avec le milieu environnant. L'enfant atteint de marasme montre un extrême dépérissement qui n'est pas associé avec l'apathie.

Tableau 35.3 Prévalence de malnutrition chez les enfants de moins de cinq ans pendant la période de soudure, en rapport avec le critère Poids/Taille

	Âge (mois)						
État nutritionnel	0-6	7-11	12-24	25-36	37-48	49-60	Moyenne
Normal (%)	94	77,4	72,4	79,6	64,6	74,2	75,7
Malnutrition (%)							
– légère	6	22,6	23,3	18,4	32,9	17,7	21,2
– modérée	0	0,0	4,3	1,9	2,4	6,5	2,9
– sévère	0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,2
n =	50	31	116	103	82	62	444

Conformément aux indicateurs cliniques de malnutrition, 18 % d'enfants examinés étaient malnutris, dont 11 % présentaient des symptômes de kwashiorkor, et 7 % de marasme. Baker *et al.* (1982) ont montré que les critères cliniques avaient la valeur des indicateurs de mortalité, morbidité et performance intellectuelle et physique. Par classe d'âge, les enfants entre 12 et 24 mois étaient les plus affectés avec 16 % atteints de kwashiorkor et 9 % de marasme.

Malnutrition en fonction des critères anthropométriques

Nous avons utilisé le critère du poids par rapport à l'âge comme un indicateur de l'état nutritionnel (Tanner, 1976). Une malnutrition récente retarde seulement la croissance en poids ; la taille qui réagit plus lentement aux contraintes de l'environnement n'est pas affectée à moins que la malnutrition ne se prolonge. La position relative de la taille ou du poids de chaque sujet comparée avec les normes de référence, place chacun dans une catégorie définie par Waterlow *et al.* (1977), qui différencie les enfants eutrophiques (ceux dont la croissance est normale) avec les enfants malnutris, dont la croissance est retardée. L'analyse du poids en fonction de l'âge, qui sont les indicateurs d'une contrainte nutritionnelle récemment accrue, montre qu'une malnutrition sévère affecte particulièrement les enfants entre 12 et 24 mois (20 %) et persiste jusqu'à l'âge de trois ans.

L'analyse des mesures de la taille par rapport à l'âge qui indique une contrainte nutritionnelle prolongée montre que la malnutrition chronique modérée (23 % des enfants en moyenne) est bien établie à toutes les classes d'âge et qu'un retard sévère de croissance affecte 37 à 53 % des enfants entre un et cinq ans. L'analyse des données sur le poids par rapport à la taille (tableau 35.3) semble montrer que la malnutrition chronique et modérée a des répercussions sur le poids et la taille à partir de six mois.

Conclusion

L'ensemble de ces résultats indique que ce sont les enfants âgés de 12 à 24 mois qui sont les plus exposés à la malnutrition sévère pendant la période de soudure, et qu'il existe un lien entre le taux de malnutrition obtenu à partir des indicateurs cliniques et celui obtenu à partir du critère poids/âge. Ceci peut probablement s'expliquer par le fait que le sevrage commence aux environs d'un an et s'accompagne d'un traumatisme affectif et nutritionnel, notamment par la compétition, lors du repas, avec les gens plus âgés dans la famille.

Les données obtenues dans le Kwango-Kwilu sont similaires à celles recueillies par un des auteurs (Mashako, 1989) dans un environnement urbain. Quelques auteurs (Van Loon *et al.*, 1986) ont émis de doute sur l'interprétation des résultats rapportés à des normes internationales au lieu des normes locales; mais il n'est pas moins vrai que la malnutrition sévère affecte 20 % (selon le critère poids/âge) ou plus que 37 % (selon le critère taille/âge) des enfants au-dessus d'un an. Au point de vue clinique, 18 % des enfants sont sérieusement affectés.

Quoique cette situation puisse bien s'expliquer sur le plan nutritionnel, dans la mesure où la période de soudure se caractérise par la déficience en sources des protéines, il ne reste pas moins vrai que le contexte socio-économique et sanitaire joue un rôle important, car personne n'ignore que le Zaïre est confronté à une période de crise qui a empiré pendant ces dernières années. Ainsi, malgré le potentiel nutritionnel de la région, la plupart de ces produits sont vendus au lieu d'être consommés (chenilles pendant la période de soudure), de manière à satisfaire les besoins économiques minimum de la famille. La revalorisation des aliments traditionnels de haute valeur nutritive que nous avons entreprise pourrait contribuer à l'amélioration de la situation nutritionnelle des populations rurales.

Remerciements

Ce travail a été rendu possible grâce au cofinancement de la Fondation Universitaire pour la Coopération Internationale au Développement (FUCID), Namur (Belgique), de l'AGCD, et de la CEE. Nous remercions aussi les nutritionnistes du CEPLANUT qui ont contribué aux traitements de données des enquêtes.

Que les populations des villages enquêtés et qui ont soutenu le projet veuillent bien accepter enfin notre reconnaissance à leur égard.

Références

Baker, J.P., Detsky, A.S., Wesson, D.E., Wolman, S.L., Stewart, S., Whitewell, J., Langer, B. et Jeejeebhoy, K. (1982). Nutritional assessment: comparison of clinical judgement and objective measurements. *New England Medical Journal*, **306**, 969–972

FAO/OMS/UNU (1986). *Besoins énergétiques et besoins en protéines. Rapport d'une consultation conjointe d'experts FAO/OMS/UNU.* Série de Rapports techniques 724 (Genève: OMS)

Mashako, M.N.L. (1989). Etat nutritionnel des enfants pris en charge pour diarrhée aigue à Kinshasa (Zaïre). In Lemonnier D. et Ingenbleek Y. (eds) *Les carences nutritionnelles dans les PVD*, pp. 157–160 (Paris: Karthala-ACCT)

Mbemba F. (1988), Revalorisation des aliments traditionnels comme stratégie alimentaire au Kwango-Kwilu. In FUCID (ed.) *Santé et nutrition au Zaïre: Trois projets de recherche-action dans la région de Bandundu*, pp. 195–213 (Namur: Presse Universitaire de Namur)

Mbemba, F. et Kukwikila, L. (1989). Etude sur les aliments traditionnels et les habitudes alimentaires dans les villages du Kwango-Kwilu. In Lemonnier D. et Ingenbleek Y. (eds) *Les carences nutritionnelles dans les PVD*, pp. 530–536 (Paris: Karthala-ACCT)

Mbemba, F., Kukwikila, L., Paulus, J., Abraham, A. et Remacle, J. (1991a). Initiation d'un processus de développement rural à partir du projet « Revalorisation des aliments traditionnels »: cas des villages du Kwango-Kwilu, Zaïre. In Lemonnier, D., Ingenbleek, Y. et Hennart, P. (eds) *Alimentation et nutrition dans les pays en développement*, pp. 40–44 (Paris: ACCT-AUPELF-Karthala)

Mbemba, F., Kukwikila, L., Paulus, J., Abraham, A. et Remacle, J. (1991b). Inventaire et composition chimique des aliments et denrées alimentaires traditionnels du Kwango-Kwilu. In Lemonnier, D., Ingenbleek, Y. et Hennart, P. (eds) *Alimentation et nutrition dans les pays en développement*, pp. 119–122 (Paris: ACCT-AUPELF-Karthala)

Mialoundama, F. (1996). Intérêt nutritionnel et socio-économique du genre *Gnetum* en Afrique centrale. *Chapitre 15 du présent ouvrage*, pp. 295–300

NCHS National Center For Health Statistics. (1976). *Growth charts*. United States Department of Health Education and Welfare, Public Health Service, Health Ressources Administration, Rockville, Md, HRA 76-1120, 25, 3

Tanner, J.M. (1976). Growth as a monitor of nutritional status. *Proc. Nutr. Soc.*, **35**, 315–322

Waterlow, J.C., Buzina, R., Keller, W., Lane, J.M. et Nichaman, M.Z. (1977). The presentation and use of height and weight data for comparing the nutritional status of groups of children under the age of 10 years. *Bulletin of WHO*, **55**, 489–498

Van Loon, H., Saverys, V., Vuylesteke, J.P., Vlietninck, R.F. et Eeckels, R. (1986). Nutritional anthropometry on children from 0 to 6 years of age in different geographical areas. *Annals of Tropical Paediatrics*, **6**, 72–92

RELATIONS ENTRE MODÈLES DE CONSOMMATION ET ÉTAT NUTRITIONNEL
des enfants en forêt inondée du Nord du Congo

Isabelle GOMA, Félicité TCHIBINDAT
et Sidonie MIANZENZA

Introduction

L'état nutritionnel des enfants d'âge préscolaire (0 à 59 mois) au Congo est particulièrement alarmant (Cornu *et al.*, 1990). La forme de malnutrition la plus répandue est le retard de croissance staturale, révélateur d'un état de malnutrition chronique dont la prévalence est particulièrement élevée en milieu rural (27,5 % sur l'ensemble des classes d'âge, selon Cornu *et al.*, 1990) en comparaison avec le milieu urbain (13,9 % selon Simondon *et al.*, 1986).

La forêt inondée au nord du Congo est une zone marécageuse, épisodiquement inondée par des crues de rivières qui sillonnent la région (carte, figure 36.1). Les populations riveraines ont pour principale activité la pêche. L'agriculture est marginalisée à cause des contraintes exercées par le milieu, en particulier l'inondation des terres. Nous nous proposons de mettre en relation les caractéristiques de la malnutrition protéino-énergétiques selon des indicateurs anthropométriques et les modalités de sevrage des enfants.

L'appartenance à une zone écologique particulière (tableau 36.1) semble être un facteur de risque. Dans ce contexte, en ce qui concerne le retard de croissance (*stunting*, indice taille/âge) – indicateur d'une malnutrition protéino-énergétique chronique – la forêt inondée du nord présente une prévalence de 15,5 % ; tandis que la prévalence du retard pondéral (*underweight*, indice poids/âge) est de15,8 % ; celle de l'émaciation (*wasting*, indice poids/taille) de 3 %. Contrairement à ce que l'on observe dans les autres zones, ces valeurs sont proches de celles que l'on trouve en zone urbaine (Tchibindat *et al.*, 1989).

Tableau 36.1 , Prévalence des malnutritions en fonction des zones écologiques, standardisée par âge dans chaque zone (source : Cornu *et al.*, 1990, p.124)

	Émaciation poids pour taille		Retard de croissance taille pour âge		Insuffisance pondérale poids pour âge	
Zone écologique	%	n	%	n	%	n
Enfants privilégiés Brazzaville	0,6	373	2,3	373	–	–
Brazzaville	2,9	2034	13,9	2034	–	–
Forêt inondée du Nord	3,0	305	15,5	306	15,8	306
Forêt exondée du Nord	1,5	518	24,3	518	18,3	518
Plateau Central	8,5	781	26,1	783	23,3	783
Vallée du Niari	3,5	362	27,3	363	20,0	363
Massifs du Mayombe et du Chaillu	5,6	455	38,8	459	30,5	459

Méthodologie

L'étude a été réalisée sur un échantillon de 240 enfants âgés de moins de 60 mois, vivant dans une zone de forêt inondée. Des entretiens individuels approfondis avec les mères sur l'alimentation de la famille et des jeunes enfants ainsi que sur leur état de santé ont été menés à l'aide d'un questionnaire approprié.

L'appréciation de l'état nutritionnel protéino-énergétique des enfants fait appel à des indices anthropométriques calculés à partir de l'âge, du sexe, de la mesure du poids et de celle de la taille (Jelliffe, 1969). La longueur des enfants en position couchée pour les moins de 24 mois et la stature en position debout pour les plus de 2 ans ont été relevées au mm près. La mesure du poids a été réalisée au moyen d'un pèse-bébé (précision ± 20 g) pour les enfants de moins de 16 kg, et d'un pèse-personne (précision ± 100 g) pour les autres sujets. Le calcul de l'âge de enfants a été effectué dans la mesure du possible à partir du relevé de la date de naissance consignée sur un document officiel (état civil, carnets de soins ou de grossesse, etc.).

Les indices anthropométriques de croissance (WHO working group, 1986 ; Waterlow *et al.*, 1977) utilisés ici pour évaluer l'état nutritionnel des enfants, déterminer le type de malnutrition et en évaluer la prévalence sont : (1) P/T : poids en fonction de la taille ; (2) T/A : taille en fonction de l'âge ; (3) P/A : poids en fonction de l'âge.

L'analyse statistique des données a éte effectuée à l'aide des logiciels « Epi-info » pour ce qui concerne l'alimentation et l'état de santé, CASP II pour ce qui concerne les données anthropométriques, utilisant la population de référence NCHS (1976), les résultats étant exprimés en z-scores. Les enfants dont le P/T, la T/A ou le P/A, est inférieur à -2 écart-types de la médiane de référence NCHS, sont considérés respectivement comme émaciés, retardés en taille ou présentant une insuffisance pondérale.

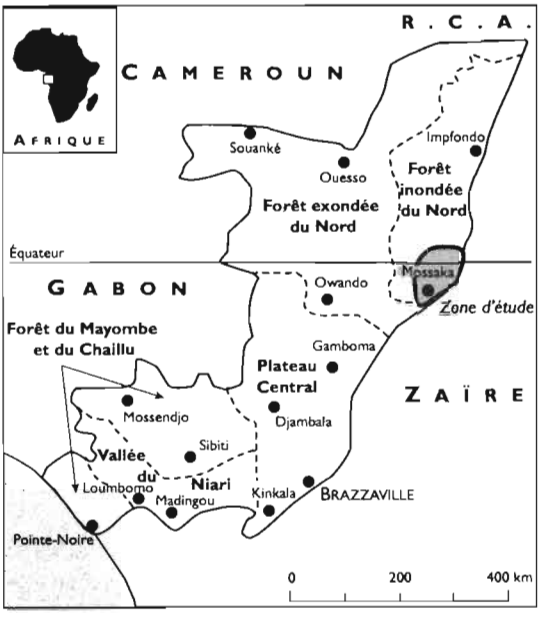


Figure 36.1
Carte du Congo avec les différentes zones écologiques et la zone d'étude (en grisé)

Résultats

Consommation alimentaire

Le régime alimentaire des jeunes enfants se diversifie à partir de 6 mois avec une prédominance du poisson local fumé ou frais (Pagezy, 1996, chapitre 34 du présent ouvrage), de chikouangue (pâte de manioc pilé, aliment de base des adultes), d'huile et de noix de palme (fruits du palmier *Elaeis guineensis*), d'huile de *kolo*, alors que la consommation de bouillie (de manioc notamment) s'effondre (tableau 36.2).

Tableau 36.2 Fréquence de consommation (en % des jours) de groupes d'aliments par les enfants et par les adultes.

	0-6 mois	6-12 mois	12-18 mois	18-24 mois	Adultes
Amylacées	17	78	70	96	97
Animales	19	62	71	95	89
Lipides	13	49	57	74	70
Feuilles	4	26	13	48	47
Légumineuses	0	0	4	12	11
Fruits	0	0	10	?	6
Bouillies	43	7	4	4	0
Lait	9	12	0	6	4

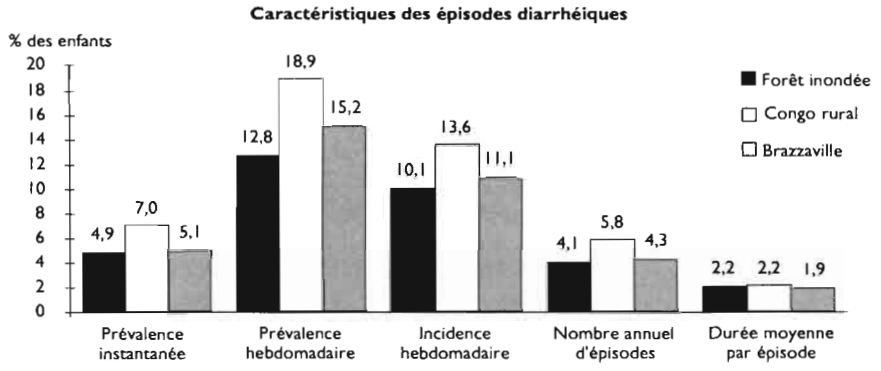


Figure 36.2
Caractéristiques des épisodes diarrhéiques en forêt inondée, au Congo rural et à Brazzaville.

À partir de 18 mois tous les enfants mangent comme les adultes (tableau 36.1). Quel que soit l'âge, les fruits, les produits laitiers autres que le lait maternel, et les légumineuses, apparaissent comme des aliments occasionnels.

État de santé

La pathologie la plus répandue dans la zone d'enquête est la diarrhée. Celle-ci est fortement asssociée à la morbidité des enfants au Congo quelle que soit la zone d'étude (figur 36.2).

La forêt inondée est particulièrement à risque avec des prévalences hebdomadaires de diarrhée s'élevant à 18,9 %. Les conditions d'hygiène, en particulier l'approvisionnement en eau potable, l'absence de latrines, ou l'hygiène défectueuse des latrines existantes, semblent être les facteurs les plus directement liés à ces pathologies.

État nutritionnel

Retard de croissance (T/A < -2 écart-types de la médiane)
La prévalence du retard de croissance atteint 14,5 % en forêt inondée comparée à 27,5 % pour l'échantillon rural de l'enquête nationale (n = 2429) et à 13,9 pour l'échantillon urbain (figure 36.3).

Insuffisance pondérale (P/A < -2 écart-types de la médiane)
La prévalence de l'insuffisance pondérale (11,1 %) en forêt inondée est, comme précedemment, comparables à celle de l'échantillon urbain (10,7 %, figure 36.3).

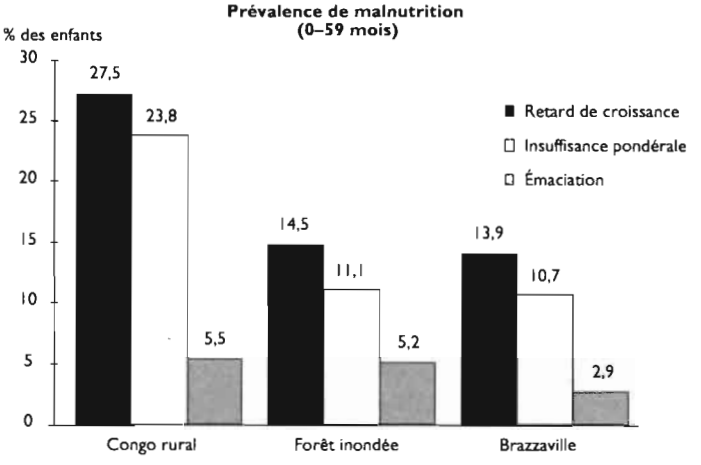


Figure 36.3 Prévalence de différentes formes de malnutrition, en forêt inondée, au Congo rural et à Brazzaville.

Selon la classification de Gómez (Gómez *et al.*, 1956), 0,8 % des enfants souffrent de marasme (figure 36.4). Ce résultat est encore très proche de celui trouvé en milieu urbain (0,7 %).

Émaciation (P/T < -2 écarts-types de la médiane)
En milieu rural en général et en forêt inondée en particulier, on trouve deux fois plus d'enfants amaigris qu'en milieu urbain (figure 36.3) où l'on observe un taux de 2,9 % entre 1 et 59 mois (Tchibindat *et al.*, 1989).

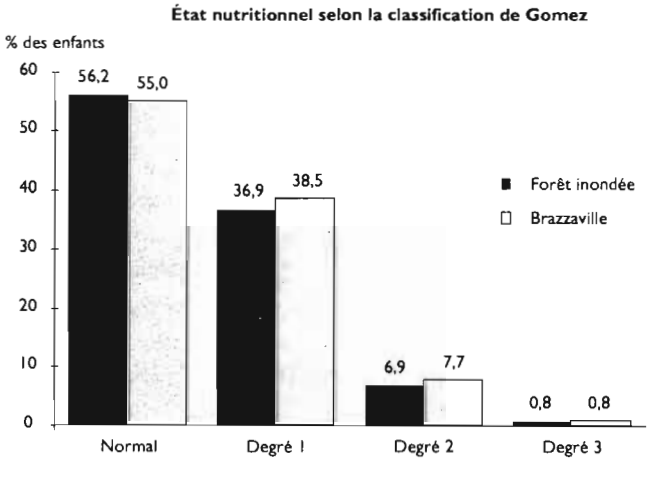


Figure 36.4 Prévalence, selon la classification de Gomez, de retard de poids pour l'âge en forêt inondée et à Brazzaville.

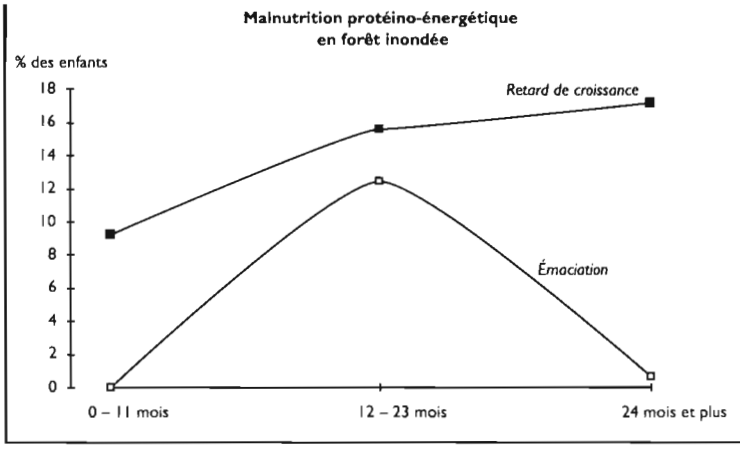


Figure 36.4 Taux d'émaciation et taux de retard de croissance à différents âges en forêt inondée.

Au Congo, l'émaciation est un phénomène nutritionnel limité dans le temps. En forêt inondé elle atteint son paroxysme entre 12 et 24 mois. Au delà, sa prévalence (0,6 %) se situe au-dessous de la valeur observée dans la population non favorisée de Brazzaville.

Conclusion

La forêt inondée se distingue nettement des autres régions du Congo en ce qui concerne la malnutrition et l'alimentation. L'analyse des déterminants de l'état nutritionnel des enfants congolais place le régime alimentaire et l'état de santé comme facteurs explicatifs importants. La forêt inondée du nord se distingue des autres zones écologiques du Congo par une prévalence élevée de diarrhées. Lorsque l'on sait que l'état de déshydratation entraîné par la diarrhée peut être à l'origine d'une malnutrition protéino-énergétique latente, ou aggraver une MPE marginale, on pourrait s'attendre à des prévalences alarmantes de malnutrition chez les enfants vivant en forêt inondée.

On constate que malgré les diarrhées et peut-être grâce au régime alimentaire comportant une importante consommation de poisson local, l'état nutritionnel des enfants est comparable à celui des zones urbaines. Ce régime alimentaire semble adapté aux besoins biologiques des enfants en ce qu'il leur permet de traverser de façon acceptable la période critique de sevrage. La pêche, associée à une intensification de l'agriculture et au développement des actions d'éducation nutritionnelle et sanitaire, est donc une activité à encourager dans la région.

Références

Cornu, A., Delpeuch, F., Simondon, F., Tchibindat, F., Faucon, L.D., Massamba, J.P., Goma, I., Olivola D. *et al.* (1990). *Enquête nationale sur l'état nutritionnel des enfants d'âge préscolaire au Congo.* (Paris : Éditions de l'Orstom)

Gómez, F., Ramos-Galvan, R., Frenk, S., Cravioto Menoz, J., Chavez, R. et Vazquez, J. (1956). Mortality in second and third degree malnutrition. *Journal of Tropical Pediatrics* 2, 77

Jelliffe, D.B. (1969). *Appréciation de l'état nutritionnel des populations.* Monographie N°53, (Genève : OMS)

NCHS. (1976). *Monthly and Vital Statistics Reports*, 25, supplément

Pagezy, H. (1996). Importance des ressources naturelles dans l'alimentation du jeune enfant en forêt tropicale inondée (Zaïre). *Chapitre 34 du présent ouvrage*, pp. 569–588

Simondon, F., Cornu, A., Delpeuch, F., Gueguen, R., Bonnefond, M., Lallemant, M., Tchibindat, F., Massamba, J.P., Et Goma, I. (1986). Enquête nutritionnelle à Brazzaville (quartiers Est). *Rapport préliminaire*, septembre 1986, (Montpellier-Brazzaville : Orstom)

Tchibindat, F., Goma, I., Cornu, A., Delpeuch, F., Faucon, L.D., et Simondon, F. (1989). Caractéristiques anthropométriques d'un groupe d'enfants socio-économiquement privilégiés de Brazzaville. In D. Lemonnier et Y. Ingenbleek (Eds) *Les Carences nutritionnelles dans les Pays en Voie de Développement*, Paris, Karthala-ACCT, pp. 57–62

Waterlow, J.C., Buzina, R., Keller, W., Lane, J.M., Nichaman, M.Z. et Tanner, J. (1977). The presentation and use of height and weight data for comparing the nutritional status of groups of children under the age of 10 years. *Bull. WHO*, 55, 489–498

WHO Working Group. (1986). Use and interpretation of anthropometric indicators of nutritional status. *Bull. WHO*, 64, 929–941

VARIATION SAISONNIÈRE DE LA PRODUCTION ALIMENTAIRE,

statut nutritionnel, fonction ovarienne et fécondité en Afrique centrale

Mark R. JENIKE, Robert C. BAILEY,
Peter T. ELLISON, Gillian R. BENTLEY,
Alisa M. HARRIGAN et Nadine R. PEACOCK

Introduction

Contrairement à une opinion répandue, les chutes de pluies sont saisonnières presque partout en forêt tropicale humide, ce qui entraîne au long de l'année de considérables différences de productivité à tous les niveaux trophiques (Eisenberg, 1983 ; Bailey et DeVore, 1989). Comme la périodicité des pluies et le cycle agricole sont corrélés, les habitants de la forêt sont fréquemment exposés à des variations saisonnières dans les disponibilités alimentaires, variations dont l'amplitude est souvent imprévisible. Presque chaque année à la même période, ces peuples souffrent de privations allant des petites pénuries aux grandes famines : cela a été bien mis en évidence en Afrique tropicale (Bailey et Peacock, 1988 ; Pagezy, 1988 ; Jenike, 1988) et dans beaucoup d'autres régions (Garine et Harrison, 1988 ; Hurtado et Hill, 1990). La perte de poids saisonnière, avec ses conséquences biologiques, pose un problème de santé publique dans la plupart des pays tropicaux.

Bien que, contrairement à ce qu'ont affirmé certains (James, 1971), elle ne soit pas universelle, la variabilité saisonnière des naissances a une large répartition géographique (Dyson et Crook, 1981 ; Lam et Miron, 1991) et se rencontre dans divers contextes écologiques, économiques et culturels, tels que celui des chasseurs-cueilleurs du désert (Wilmsen, 1979), des horticulteurs de la forêt de Nouvelle-Guinée (London et Scaglion, 1982) et des pays

industrialisés (Cowgill, 1966 ; James, 1990). La saisonnalité des naissances parmi les populations à économie agricole a été spécialement illustrée (Ayeni, 1986 ; Bantje, 1988 ; Beckes *et al.*, 1986 ; Dyson et Crook, 1981 ; Hill, 1888 ; Huss-Ashmore, 1988 ; Johnson *et al.*, 1975 ; Malina et Himes, 1977 ; Mosher, 1979 ; Pasternak, 1978 ; Stoeckel et Chowdhury, 1972 ; Thompson et Robbins, 1973).

La présente contribution à cette question rend compte de nos recherches sur les rapports entre chutes de pluies, production alimentaire, fluctuations de poids et fécondité dans deux populations vivant dans la forêt tropicale humide d'Afrique Centrale. Depuis 1980, nous menons des études sur les comportements, l'écologie, la démographie et la physiologie de la reproduction des Pygmées chasseurs-cueilleurs Éfé, et des horticulteurs Lésé, habitant dans la forêt de l'Ituri au Nord-Est du Zaïre. Ces populations vivent dans un environnement marqué par des variations saisonnières et subissent des pénuries alimentaires périodiques, qui permettent ce genre d'étude d'interactions. Dans ce chapitre, nous analyserons l'écologie de la périodicité des naissances chez les Lésé, au moyen d'un modèle spécifique qui lie les variables écologiques aux mécanismes physiologiques de la fécondité.

Contexte de la recherche

Au sein du projet Ituri (Bailey et DeVore, 1989), nous avons étudié l'écologie des chasseurs-cueilleurs Éfé, et des cultivateurs Lésé, vivant à approximativement 2°15' de latitude Nord, et 28°80' de longitude Est. Les Éfé vivent de la chasse et de la collecte des ressources sauvages de la forêt, utilisées pour leur propre consommation et pour les échanges avec les cultivateurs Lésé, contre des produits agricoles, du fer, des vêtements, et d'autres objets utilitaires. À peu près 65 % des calories consommées par les Éfé proviennent des denrées agricoles obtenues par ce troc avec les Lésé (Bailey et Peacock, 1988). Les Lésé, quant à eux, pratiquent l'horticulture sur brûlis. Chaque année, ils dégagent un nouvel espace de forêt, secondaire ou dense, pour y cultiver manioc, plantains, arachides et riz, ainsi que d'autres denrées de moindre importance. Les hommes s'occupent du défrichage des nouveaux espaces, alors que le travail de plantation, d'entretien, de récolte et de transformation est principalement le fait des femmes. Les Éfé aident les Lésé aux champs et à la cuisine. La vie de ces deux peuples repose presque exclusivement sur les aliments qu'ils cultivent, les animaux qu'ils chassent et les plantes qu'ils cueillent en forêt. Le revenu annuel moyen d'une famille Lésé est inférieur à 50 dollars, et bien moindre encore chez les Éfé.

Tant chez les Éfé que chez les Lésé, la fécondité est basse, autour de 2,6 enfants chez les premiers, et 2,4 chez les seconds (Bailey, 1989). Une fécon-

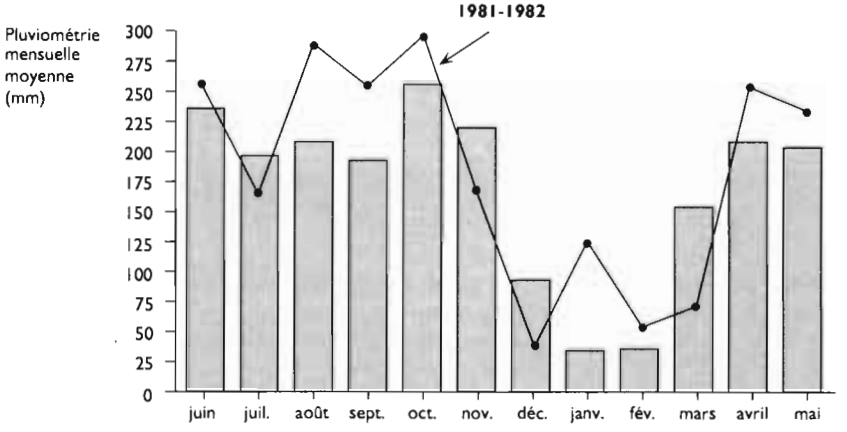


Figure 37.1
Pluviométrie mensuelle moyenne (en mm) mesurée à la station de Recherche de Ngodingodi, région de l'Ituri, entre mars 1980 et décembre 1987, montrant la saison sèche de décembre à février. La pluviométrie mensuelle entre juin 1981 et mai 1982 s'écartait de la moyenne avec une pluviométrie plus élevée en janvier et février.

dité aussi basse n'est pas rare en Afrique Centrale, elle est généralement due en grande partie à la stérilité primaire ou secondaire liée aux maladies sexuellement transmissibles (Bailey et Aunger, sous presse; Belsey, 1976; Frank, 1983; Romaniuk, 1967). Toutefois, ce taux de fécondité bas est aussi lié à de longs intervalles de naissance. Il est douteux que de tels espacements soient dus aux MST ; ils reflètent probablement une réduction de la fonction ovarienne des femmes Lésé, par rapport à celle des femmes occidentales, en bonne santé et bien nourries (Ellison *et al.*, 1986; 1989). Les Éfé et les Lésé ont des interdits sexuels postnataux de durée variable, allant jusqu'à un an. Il existe des témoignages non confirmés d'usage de produits abortifs; sinon, ni les Éfé ni les Lésé ne pratiquent aucune forme de contraception artificielle.

Pluviométrie et cycle agraire

Le cycle agraire annuel est intimement lié à la périodicité des pluies (figure 37.1). Normalement, la saison sèche va de début décembre à mi-mars. Le reste de l'année, les pluies sont approximativement uniformes, octobre étant le mois le plus arrosé. Les Lésé débroussaillent leurs nouveaux champs en décembre et brûlent la végétation à la fin de février et en mars. Fin mars, au moment où commencent les grandes pluies, ils entreprennent des cultures qui seront récoltées fin juin. Les arachides et le riz sont stockés dans les ca-

ses, et si les réserves sont suffisantes, elles sont consommées tout au long de l'année. Le manioc, aliment de base, est laissé dans le sol pour être récolté à la demande.

Pendant le cycle agricole, au cours des mois d'avril, mai, et juin, les stocks de l'année précédente s'épuisent et la récolte suivante n'est pas mûre, c'est la période de soudure. Cette période d'avril à juin est aussi celle de moindre disponibilité des ressources forestières, et celle où les animaux sauvages sont plus maigres (Hart et Hart, 1986 ; Bailey et Peacock, 1988) ; elle est désignée par les Lésé et les Éfé comme la saison de la faim.

Certaines années, d'avril à juin, la disette est plus sévère qu'à d'autres, dans le cas d'une déviation anormale du régime pluviométrique moyen. Si les pluies reprennent plus tôt, les champs ne peuvent être brûlés convenablement, et ont donc une surface réduite. De plus petits champs produisent de moindres récoltes qui s'épuisent plus vite, conduisant à des périodes de famine prolongées et sévères (Jenike, 1988 ; Jenike et Bailey, 1989). Par exemple, en 1982, pendant les mois de janvier et février, des pluies anormalement fortes ont entraîné une limitation des espaces cultivés. La situation s'est aggravée en 1983 à cause d'une sécheresse prolongée, d'où une grande disette qui a causé de sévères amaigrissements entre décembre 1982 et juin 1983 (Ellison *et al.*, 1986).

Relation entre taille des champs et état nutritionnel

La variabilité dans la taille des champs (figure 37.2) est directement liée à celle des précipitations. En 1986, les pluies reprirent plus tôt, la plupart des champs Lésé avaient une superficie de 0,156 ha, beaucoup plus petite que la

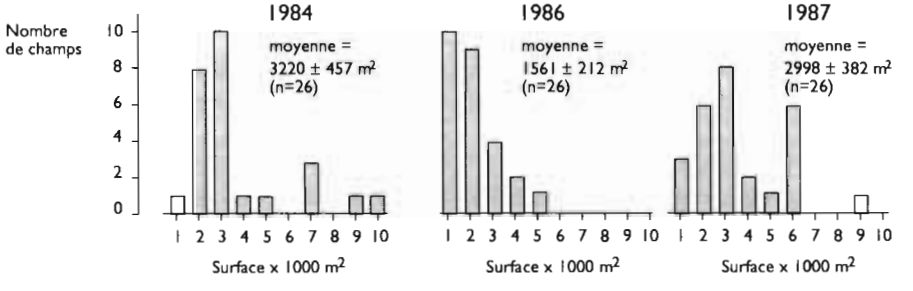


Figure 37.2

La distribution des surfaces des champs (en m² en 1984, 1986 et 1987. La taille des champs était significativement diminuée en 1986 à cause de l'interruption du cycle normal des pluies l'année précédente.

Tableau 37.1 Moyenne de l'âge, de la taille, du poids et du poids pour la taille² (± écart type de la moyenne) des Éfé et Lésé, hommes et femmes, en juin 1980.

	n	Age	Taille (cm)	Poids (kg)	Poids/taille²
Éfé					
Hommes	95	39,4	144,8 ± 0,4	42,4 ± 0,5	20,2 ± 0,2
Femmes	68	31,5	137,1 ± 0,5	38,1 ± 0,6	20,2 ± 0,3
Lésé					
Hommes	23	34,7	161,8 ± 1,2	56,8 ± 1,5	21,6 ± 0,4
Femmes	23	35,2	153,2 ± 1,6	50,9 ± 1,6	21,7 ± 0,6

moyenne de 0,322 ha de 1984 (test de Kolmogorov-Smirnoff bilatéral, $p<0,05$) ou les 0,300 ha de 1987 ($p<0,05$, bilatéral). En 1984 et 1987, quand les pluies reprirent leur distribution normale en commençant à la mi-mars, la taille des champs était comparable ($p=0,41$, bilatéral). Elle fut à nouveau réduite en 1986 à la suite de la précocité de leur retour.

Le statut nutritionnel a été évalué par anthropométrie en juin, au moment où le *stress* nutritionnel est le plus fort, et en décembre quand la nourriture est relativement abondante (Bailey et Peacock, 1988). Les poids ont été pris à 0,25 kg près, sur un pèse-personne placé sur un plan, avec zéro étalonné avant chaque pesée. Les tailles ont été mesurées à l'aide d'une toise portable de Martin (GPM Gneupel) sur une surface plane, au mm près, suivant la méthode décrite par Cameron (1984). Tous les Lésé et les Éfé vivant dans la zone d'étude (Bailey et DeVore, 1989) ont été pesés et mesurés, mais les sujets de moins de 21 ans et les femmes enceintes ont été exclus de l'analyse. La taille de l'échantillon est réduite à certaines périodes, en raison des difficultés à suivre régulièrement des sujets au mode de vie instable.

Les moyennes de taille, poids, et poids/taille² (Indice de Masse Corporelle ou Body Mass Index, BMI) des sujets Éfé et Lésé des deux sexes au début de l'étude, en juin (tableau 37.1) montrent que les hommes et les femmes des deux groupes sont maigres. Le BMI des Lésé, hommes et femmes, est inférieur au 25è centile des Noirs Américains de même âge (Cronk et Roche, 1982) de l'échantillon du NCHS (Centre National des Statistiques de Santé des USA), avec une valeur comprise entre 19,4 et 22,3 chez les hommes, et entre 19,8 et 21,9 chez les femmes. Les Éfé sont plus maigres que les Lésé de même sexe. Chez les Éfé, le BMI des hommes était au-dessous, et celle des femmes juste au-dessus, du 10è centile des Noirs Américains de l'échantillon NCHS : de 19,2 à 21,0 chez l'homme, de 19,0 à 21,0 chez la femme. Ces résultats montrent que les adultes en âge de procréer sont minces, même en période de relative abondance, chez les Lésé comme les Éfé.

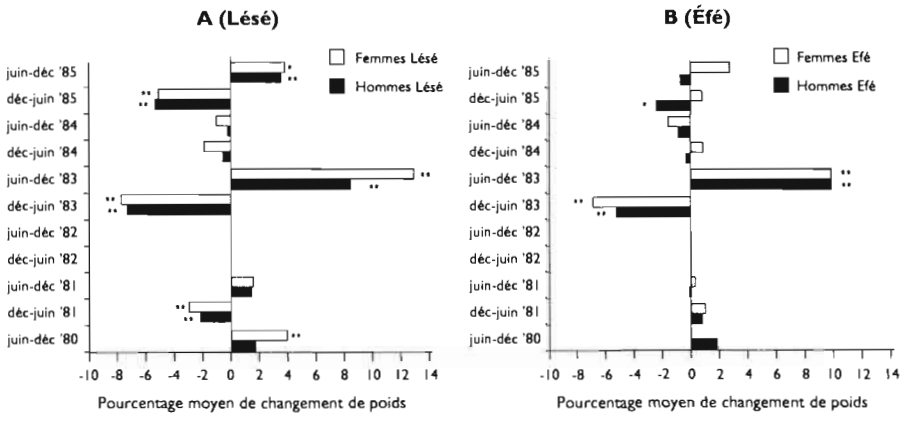


Figure 37.3
Variations saisonnières, en pourcentage moyen, du poids de (A) hommes et femmes adultes Lésé et (B) hommes et femmes adultes Éfé entre juin 1980 et décembre 1985.
* indique une différence significative à $p < 0,05$ et ** indique une différence à $p < 0,01$.

L'évolution saisonnière du poids des adultes Lésé et Éfé sur la période juin 1980-juin 1985 est indiquée dans la figure 37.3. Sur cette durée de 5 ans, les Lésé (A) montrent de plus grands changements de poids que les Éfé (B). La perte moyenne de poids entre décembre et juin parmi les Lésé était statistiquement significative en 1981, 1983 et 1985, tandis que les hommes Éfé montrent un amaigrissement notable en 1983 et 1985, et les femmes Éfé seulement en 1983. Ces résultats prouvent que les Lésé sont plus sensibles aux fluctuations des ressources alimentaires d'origine agricole que les Éfé.

Les hommes et les femmes des deux groupes ont subi leur plus grande perte de poids entre décembre 1982 et juin 1983, période de disette due au retour précoce des pluies lors de la saison sèche de 1982. Durant cette période, la perte de poids moyenne des femmes Lésé a été de 8,1 % (n=10) et celle des femmes Éfé de 6,8 % (n=16). Les deux groupes se rattrapent durant les six mois suivants, récupérant même davantage que ce qu'ils avaient perdu. Ce phénomène de rattrapage après une période d'amaigrissement significatif s'est révélé général, tout au long de la période d'observation.

Pendant les autres périodes de faim, la perte de poids chez les femmes Lésé était moins spectaculaire qu'en 1983, mais néanmoins significative. En 1981, les femmes Lésé ont perdu 2,9 % (n=33) de leur masse corporelle ; en 1985, elles ont perdu 5,3 % (n=23), et en 1987 (ce qui n'est pas indiqué dans la figure 37.3), 2,3 % (n=25), soit respectivement 1,5 kg, 2,6 kg et 1,2 kg.

Figure 37.4
Une femme Lésé donnant un échantillon de sa salive (photo A.M. Harrigan).

Perte de poids et fonction ovarienne

La fonction ovarienne de 35 femmes Lésé a été suivie entre juillet et novembre 1984, par la mesure bihebdomadaire (figure 37.4) du taux salivaire de progestérone (Ellison *et al.*, 1986, 1989 ; Ellison, 1988). Deux indicateurs de la fonction ovarienne ont été recherchés dans la salive : la présence d'une élévation significative de la progestérone, indiquant une ovulation dans les deux semaines précédant les règles, et l'amplitude de ce pic, indiquant un soutien hormonal au stade initial de l'implantation de l'œuf fécondé et au début de la gestation. Le profil de progestérone des Lésé était considérablement plus bas que celui de Bostoniennes de même âge (Ellison *et al.*, 1989).

Le degré de suppression de l'ovulation était directement lié au statut nutritionnel des sujets, lequel a décliné durant l'étude. Les pics de progestérone tout comme la fréquence ovulatoire, étaient plus bas chez les femmes ayant un faible indice de corpulence, et plus basses chez les femmes ayant perdu plus de deux kg au cours de l'étude, par rapport à celles qui en avaient perdu moins de deux, ou en avaient gagné. Ces résultats montrent que la fonction ovarienne est déprimée lorsque le statut nutritionnel s'altère.

Entre février et août 1989, des données concernant l'anthropométrie et la fonction menstruelle ont été collectées dans un échantillon de 46 femmes Lésé (Bentley *et al.*, 1990). La fonction ovarienne d'un sous-échantillon de 40 de ces femmes a été suivie entre avril et août. La période d'observation

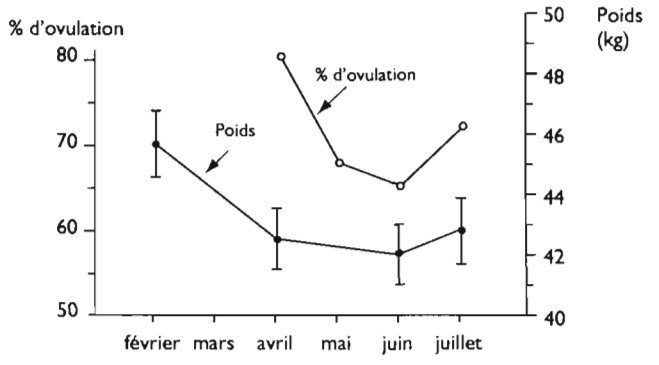


Figure 37.5 Evolution du poids moyen (± écart type) et de la fréquence d'ovulation chez les femmes Lésé (n=46) dans le printemps de 1989.

incluait une saison de pénurie, où, comme prévu, les femmes ont montré une perte de poids progressive, en passant d'une moyenne de 45,6 ± 1,1 kg en février, à 42,0 ± 1,0 kg en juin. Il y eut une nette reprise de poids en juillet, après le début des récoltes. La fréquence ovulatoire a suivi une courbe parallèle à celle du poids, en déclinant de 80 % en avril, à 65 % en juin, pour ensuite remonter à 72 % en juillet, quand le poids des femmes s'est redressé (figure 37.5).

Le cycle menstruel, lui aussi, varie en même temps que le poids. Sa durée moyenne augmente de février à la période de mars à juin, puis elle diminue. D'autre part, la durée moyenne des règles a diminué significativement de janvier à la période de pré-récolte, sans aucune reprise notable jusqu'à la fin de l'étude, en août. En général, la longueur du cycle a suivi une courbe inverse de celle du poids, alors que la durée des règles lui était relativement parallèle au cours de l'étude. La durée du cycle menstruel était prolongée par le fléchissement de l'état nutritionnel alors que le flux menstruel diminuait. Nous interprétons la réduction de ce flux comme l'indice d'une suppression de la stimulation œstrogénique de l'endomètre, qui réduit la probabilité d'implantation de l'œuf.

Ces résultats prouvent que l'altération périodique du statut nutritionnel des femmes Lésé cause une réduction de la fertilité, en perturbant la fonction ovarienne, et en abaissant la probabilité d'implantation de l'embryon.

La saisonnalité des naissances

En fonction de notre connaissance de la fonction de reproduction, et des données anthropométriques montrant une baisse cyclique de l'état nutritionnel, nous avions prédit une réduction significative des conceptions pendant les mois de mai, juin et juillet. Aussi avons-nous enregistré toutes les naissances

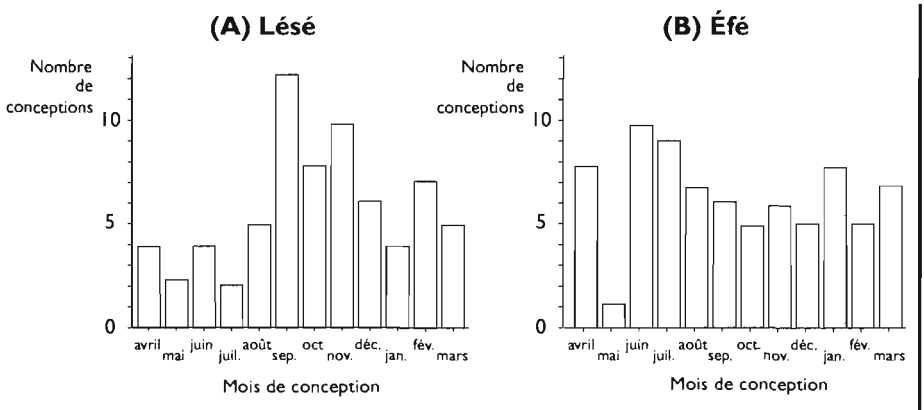


Figure 37.6
A. La fréquence des naissances Lésé selon le mois de conception. Les naissances par mois de conception ont été corrigées pour le nombre de jours de chaque mois. La distribution des conceptions chez les Lésé s'écarte significativement d'une distribution uniforme (χ^2 =21,93 ; ddl=11 ; p<0,025).
B. La fréquence des naissances Éfé selon le mois de conception. Les conceptions chez les Éfé ne diffèrent pas d'une distribution uniforme (χ^2 =9,12 ; ddl=11 ; p<0,58).

survenues entre janvier 1980 et août 1987 chez les Lésé, et les Éfé vivant en association avec des villages, sur une distance de 12 km au long de la route, soit 147 naissances durant cette période de 92 mois.

Après soustraction de 9 mois à la date de naissance pour déterminer le mois probable des conceptions, la répartition mensuelle de celles-ci (corrigée pour tenir compte du nombre variable de jours dans le mois) n'a montré aucune périodicité statistiquement significative, que ce soit sur la série totale ou sur les 77 naissances Éfé, malgré un ralentissement marqué en mai (figure 37.6 A). Les naissances Lésé s'écartaient par contre significativement d'une distribution uniforme (chi carré=21,93 ; ddl=11 ; p < 0,025) avec les plus grands écarts à la normalité en septembre, novembre, mai et juillet (figure 37.6 B).

Le test sur échantillon unique de Kolmogorov-Smirnoff n'est pas significatif et montre qu'aucun mois ne présente ni excès, ni déficit particulier dans les conceptions, alors que le chi carré suggère qu'il existe un pic de conception chez les Lésé de septembre à novembre et un déficit de mai à juillet.

Pour tester notre prédiction d'une réduction significative des conceptions observée en mai, juin et juillet, une transformation en racine carrée a été utilisée pour normaliser les fréquences mensuelles standardisées des naissances, et un test *t* a été effectué sur la moyenne des conceptions mensuelles de

Figure 37.7
Modèle de la variation saisonnière des naissances, montrant comment les variations en pluviosité sont liées à la fécondité par une chaîne causale de variables écologiques et physiologiques.

la période mai-juillet, comparée à la moyenne du reste de l'année. Chez les Lésé cette différence est nettement significative (t=2,56, p=0,012), mais pas chez les Éfé (t=0,59, p=0,554). La différence reste significative lorsque l'on combine les deux échantillons (t=2,21, p=0,028).

Dans la mesure où les Lésé et les Éfé ne subissent pas d'amaigrissement chaque année, nous avons choisi les années au cours desquelles des baisses de poids significatives s'étaient produites (1981, 1983 et 1985), et avons comparé la moyenne mensuelle des conceptions durant les mois de mai à juillet de ces 3 années (soit 9 mois) à la moyenne mensuelle des conceptions durant les 83 autres mois. Il est très clair que les femmes Lésé ont eu nettement moins de conceptions durant ces périodes de carence que pendant les autres mois (t=3,82, p=0,02) ; en ce qui concerne les femmes Éfé, la différence est à la limite de la signification (t=1,94, p=0,055). Ce résultat appuie l'hypothèse selon laquelle ces périodes de baisse de poids coïncident avec une perte de la capacité à concevoir.

Discussion

Ces analyses montrent que la répartition saisonnière des pluies dans la forêt de l'Ituri induit une variation de la taille des champs Lésé, ce qui conduit à des soudures difficiles. L'altération de l'état nutritionnel des femmes provoque une réduction de la fonction ovarienne, et donc du taux de conception. Le cycle saisonnier des naissances est donc le résultat de variations écologiques et de mécanismes physiologiques reliés par une chaîne de causalité : les variations de précipitations produisent une modulation de chaque maillon de cette chaîne qui passe des précipitations à la taille des jardins, au statut nutritionnel, à la fonction ovarienne et à la fécondité. Ce modèle rendant compte du cycle des naissances est décrit à la figure 37.7.

Contrairement aux femmes Lésé, les femmes Éfé ne présentent pas de variation saisonnière des naissances, et n'ont pas subi de perte de poids cyclique aussi répétée que les Lésé. Étant donné que la fréquence et l'amplitude de l'amaigrissement chez les femmes Éfé sont inférieures à celles des femmes Lésé, le modèle prédit que les Éfé devraient subir une moindre altération de

la fonction ovarienne, et moins de fluctuations dans le taux de conception. Le fait qu'on n'observe pas de variation saisonnière significative des naissances chez eux est conforme à cette hypothèse.

La différence de fréquence et de degré d'amaigrissement entre les deux groupes serait due à la capacité des Éfé de compléter, durant la soudure ressentie par les Lésé, leur faible consommation de produits agricoles avec de la viande, des noix, des tubercules, et du miel provenant de la forêt, bien que nous ayons trouvé peu d'exemples de cette pratique (Bailey et Peacock, 1988). Les Éfé sont aussi protégés des carences périodiques en produits agricoles par leur mobilité ; n'étant pas attachés à un village ou à un champ particulier, ils se déplacent là où la nourriture est la plus abondante. Quand elle se raréfie dans notre zone d'étude, bon nombre d'Éfé partent à deux ou trois jours de marche en forêt là où d'autres Lésé, ou des agriculteurs Mamvu, ont des jardins plus productifs (Bailey et Peacock, 1988 ; Grinker, 1990). Les Éfé sont capables de changer leur affiliation d'un village d'agriculteurs à un autre, en maintenant des liens étroits avec plusieurs villageois dans des endroits différents. Lorsque les aliments deviennent rares quelque part, cette stratégie simple et très répandue leur permet d'éviter la famine.

La modulation de la fonction ovarienne par la balance énergétique maternelle est encore illustrée par le fait que chez les Lésé le taux de conception ne décline pas chaque année en mai-juin-juillet mais seulement les années où de sévères disettes et un amaigrissement significatif surviennent. La baisse des conception en mai-juin-juillet lors de ces soudures difficiles est suffisante pour outrepasser l'absence de déclin à la même période les bonnes années, ce qui indique que la saisonnalité de naissance des Lésé n'est pas liée à un facteur ou un groupe de facteurs agissant systématiquement à la même période chaque année, et donne un argument supplémentaire à notre modèle d'association entre perte de poids et réduction de la fonction ovarienne.

Un autre argument concernant l'aspect physiologique de ce modèle provient d'une étude faite chez les Tamang du Népal, où les femmes subissent une surcharge de travail agricole et un amaigrissement lors de la mousson. Panter-Brick *et al.* (1993) ont constaté que la fonction ovarienne était réduite chez les femmes qui perdaient du poids mais pas chez celles qui en gagnaient, et que la modification du taux de progestérone était proportionnelle à la perte de poids, ce qui confirme nos observations (Bentley *et al.*, 1990) chez les femmes Lésé. Ces auteurs signalent aussi que la période de ralentissement du fonctionnement ovarien correspond à l'un des deux creux saisonniers de conception chez les Tamang.

Bien d'autres explications de la saisonnalité des naissances ont été basées, explicitement ou non, sur un modèle causal utilisant un ensemble dif-

férent d'étapes intermédiaires pour la relier à l'alternance des saisons. Les variations de charge du travail aux champs par exemple, ont été tenues pour importantes. On considère que de fortes charges réduisent la probabilité de conception, soit en abaissant la fertilité féminine, soit en provoquant un espacement des rapports sexuels (Bentley, 1985 ; Thompson et Robbins, 1973 ; Nurge, 1970 ; Panter-Brick *et al.*, 1993 ; Rajagopalan *et al.*, 1981 ; Ulijaszek, 1993). Bullen *et al.* (1985) et Beitins *et al.* (1991) ont montré que l'exercice physique supprime la fonction ovarienne indépendamment de la perte de poids ; il est donc probable que de fortes charges de travail puissent expliquer périodiquement une baisse des fréquences de conception. Nous n'avons pas encore analysé les données quantitatives concernant la dépense énergétique saisonnière des Lésé, mais on peut penser que les époques où le travail est maximal pour les femmes se situent en février-mars pendant la préparation des champs, et septembre-décembre pour la récolte et le traitement du riz. Ces périodes ne coïncident pas avec le creux de conception de mai à juillet. Il faut cependant admettre que le déficit énergétique maternel peut ne pas être dû uniquement à la réduction des apports alimentaires, mais aussi à l'excès de travail, ou à une combinaison des deux.

L'influence de la répartition des pluies sur la fréquence des rapports sexuels a parfois été évoquée. Pendant les pluies, les femmes sont supposées voyager moins et dormir davantage, ce qui accroît les occasions de rapports (Thompson et Robbins, 1973 ; Dyson et Crook, 1981). Dans notre échantillon Lésé, les mois à forte pluviométrie sont aussi des mois de conceptions élevées, mais ceux à conception faibles sont également pluvieux alors que le taux de fécondité ne diminue pas en saison sèche. Il n'y a pas de corrélation entre les précipitations et la moyenne mensuelle standardisée des conceptions, que ce soit chez les Lésé ou chez les Éfé qui, en raison de la précarité de leur habitat, sont plus exposés à l'influence des pluies.

Il est vraisemblable que dans la plupart des sociétés agricoles, les pluies affectent la saisonnalité des naissances moins par un effet direct sur la fréquence des rapports que par des mécanismes intermédiaires relatifs au cycle des cultures. Celui-ci influence la durée du sommeil et les occasions de rapports par le biais de l'intensité du travail (Stoeckel et Chowdhury, 1972 ; Thompson et Robbins, 1973) des migrations (Huss-Ashmore, 1988 ; Chen *et al.*, 1974) de l'époque des mariages (Guptill *et al.*, 1990), du sevrage (Becker et al., 1986 ; Guptill *et al.*, 1990), et du calendrier des rituels et des fêtes (Scaglion, 1978 ; Johnson *et al.*, 1975).

Bien qu'il existe des preuves, dans certaines situations spéciales telles qu'au Lesotho (Huss-Ashmore, 1988) où les paysans migrent saisonnièrement en Afrique du Sud, que le mode de résidence et la fréquence des rapports

influencent significativement les naissances, la situation est moins claire ailleurs. Udry et Morris (1967) n'ont pas trouvé de lien entre les variations saisonnières de fréquence des rapports sexuels et le taux de fécondation aux USA. Becker *et al.* (1986) ont constaté, dans un village du Bangladesh, que la fréquence coïtale est la plus élevée au moment où les conceptions sont les plus basses, et le statut nutritionnel des femmes le moins bon. Bongaarts et Potter (1983) ont développé un modèle algébrique selon lequel une augmentation de fréquence des rapports n'a d'influence sur la fécondité que si la fréquence initiale est basse au départ. Cela va dans le sens de l'étude empirique de Barrett et Marshall (1969) qui ont constaté qu'il existe une grande différence de fécondation entre un seul acte sexuel et deux, mais peu entre deux et davantage. Nous avons peu d'information sur le rythme coïtal des Lésé et des Éfé. Les entretiens menés par R. Ginker (comm. pers.) suggèrent que les hommes Lésé mariés ont en moyenne deux rapports par semaine avec leur femmes, mais nous n'avons pas de notion d'une variation saisonnière.

La température est souvent citée comme pouvant influencer la distribution saisonnière des naissances. La corrélation est négative pour certains, (Chang *et al.*, 1963 ; Clark et Thompson, 1987 ; Stoeckel et Chowdhury, 1972 ; Parkes, 1976), positive pour d'autres (Bantje, 1988 ; James, 1990) Une influence pourrait jouer de plusieurs façons. Le nombre et la vitalité des spermatozoïdes décline l'été (Levine *et al.*, 1988 ; Levine, 1994), bien que l'on ne sache pas si cette réduction est suffisante pour influencer la probabilité de conception. La fréquence des rapports peut baisser pendant les mois les plus chauds, soit pour une simple question de confort (Ayemi, 1986 ; Leslie et Fry, 1989 ; Thompson et Robbins, 1973), soit parce que les occasions de sorties sont plus nombreuses (Clark et Thompson, 1987 ; Condon et Scaglion, 1982 ; Dyson et Crook, 1981). Udry et Morris (1967) ont trouvé, dans un petit échantillon de femmes nord-américaines, des variations saisonnières de fréquence des rapports, mais celles-ci ne correspondent pas à la distribution des naissances au niveau national. Des températures élevées peuvent aussi provoquer davantage de fausses-couches. Dans l'Ituri, la température journalière moyenne la plus élevée survient durant la saison sèche, de décembre à février, alors que la plus basse s'observe en juin-juillet (Bailey et Peacock, 1988 : 95) ; les minimales nocturnes se voient en saison sèche. Puisque les conceptions sont, chez les Lésé, les plus élevées de septembre à novembre, et les plus basses en mai-juin, il ne semble pas que les températures journalières ou nocturnes puissent affecter la saisonnalité des naissances dans l'Ituri si ce n'est, indirectement, par leurs effets sur le cycle agricole.

D'autres travaux que le nôtre ont explicitement discuté la relation entre saisonnalité des naissances et état nutritionnel de la mère à l'époque de la

fécondation : Hill (1988) en Inde rurale, Mosher (1979) dans un village chinois, Leslie et Fry (1989) chez les pasteurs nomades Turkana du Kenya, Panter-Brick *et al.*, (1993) au Népal, Wilmsen (1979) chez les femmes San du Botswana, et Ulijaszek (1993) en Gambie rurale. Mais seuls Panter-Brick *et al.* (1993) ont montré un lien direct entre la variation de poids, *la fertilité,* et la saisonnalité des naissances. Personne n'a démontré l'association entre les variations annuelles de poids et celles des naissances. Certaines études ont montré un lien entre variation de poids de la mère et fréquence de conception, mais elles ont ignoré ou minimisé la signification de la réduction de fertilité. À Matlab au Bangladesh, le poids est au minimum en septembre, époque où les conceptions sont aussi les plus basses (Becker et Sardar, 1981), cependant bien d'autres hypothèses sont avancées (Becker *et al.*, 1986). Scaglion (1978) a avancé comme facteur principal, des croyances qui préconisent une abstinence sexuelle de six mois chez les cultivateurs d'ignames d'ouest-Abelam en Papouasie-Nouvelle-Guinée. Il a signalé que la réduction d'apports alimentaires pendant la saison précédant la récolte pouvait contribuer à la baisse des conceptions à cette période. Malina et Himes (1977) ont attribué le fléchissement des conceptions en mai-juin, dans une communauté rurale zapotèque du Mexique, à une hausse du niveau d'anxiété qui réduisait la fréquence des rapports sexuels et des capacités masculines. Cependant, comme l'a souligné Mosher (1979 : 172-173), les périodes de plus faibles coïncident avec celles où l'état nutritionnel est le plus mauvais, alors que la plupart des conceptions surviennent en période d'abondance alimentaire.

En combinant le modèle présenté ici avec ce que l'on sait des variations alimentaires saisonnières dans le monde, il semble hautement vraisemblable que les variations de la balance énergétique maternelle (baisse des apports ou hausse de la charge de travail), en modulant la fonction ovarienne, influencent bien davantage qu'on ne l'a cru la saisonnalité des naissances. La plupart des populations rurales vivant d'agriculture de subsistance subissent des variations cycliques de disponibilité alimentaire. Les études anthropologiques ont amplement constaté, dans le monde entier, des périodes de soudure difficile, y compris dans la forêt équatoriale (voir Messer, 1989 pour une revue de la littérature et Chambers *et al.*, 1981 ; Ferro-Luzzi et Branca, 1993 ; Garine et Harrison, 1988 ; Huss-Ashmore *et al.*, 1988 ; Sahn, 1989). Les populations qui ne font qu'une seule récolte par an couvrent rarement leurs besoins nutritionnels annuels et manquent de numéraire pour acheter des suppléments alimentaires. Dans beaucoup de régions d'Afrique, les agriculteurs souffrent d'une soudure qui dure plusieurs semaines. En Asie, elle survient avant la principale récolte de riz. Au Mexique et dans d'autres régions d'Amérique Centrale et du Sud, la faim saisonnière est ressentie avant la

récolte du maïs et des autres plantes. De plus, cette disette existe aussi chez les populations dont la subsistance ne dépend pas de l'agriculture mais de l'élevage ou de la cueillette (Wilmsen, 1979 ; Condon, 1982 ; Leslie et Fry, 1989 ; Hurtado et Hill, 1991).

Puisque la saisonnalité des disponibilités alimentaires est si répandue et que l'on a montré que la fonction ovarienne réagissait au stress alimentaire chez des femmes fort différentes sur le plan génétique, ou vivant dans des milieux géographiques ou écologiques très variés (Ellison, 1991, 1994 a, 1994 b ; Ellison *et al.*, 1993), nous pensons que ce modèle reliant production alimentaire, balance énergétique, fonction ovarienne et fécondité s'applique à une grande diversité de situations culturelles, économiques et géographiques. En outre, puisque l'humanité a connu des variations saisonnières d'état nutritionnel pendant toute la durée de son évolution et singulièrement depuis l'invention de l'agriculture et de l'élevage (Armelagos et Cohen, 1984), il est probable que le phénomène de saisonnalité des naissances, causé par les réductions périodiques d'apports énergétiques et leur conséquence sur la fonction ovarienne sont, depuis des millénaires, caractéristiques de notre espèce.

Des modèles tels que celui-ci, qui mettent l'accent sur une approche écologique de l'étude de la biologie humaine, sont très prometteurs pour intégrer à celle-ci la connaissance des comportements et des pratiques culturelles. Dans la mesure où la saisonnalité des naissances a d'importantes conséquences sur la démographie, et une influence significative sur les capacités des pays en développement à maintenir des conditions sanitaires convenables pour les accouchements, ce genre de modèle devrait aider à la compréhension des phénomènes touchant à la biologie et à la santé, et donc guider les planificateurs qui s'occupent de la protection maternelle et infantile dans les pays tropicaux.

Remerciements

Nous sommes redevables à tous les membres de l'équipe du projet Ituri d'avoir rendu cette étude possible en dépensant sans compter leur temps et leur énergie pour la collecte des données. R.V. Aunger a fourni d'intéressants commentaires et R. Snyder a travaillé à l'analyse des données. Nous remercions spécialement les Lésé et les Éfé qui ont participé à l'étude. Cette recherche a été prise en charge par des fonds (BNS79-26664, BNS83-06620 et BNS 86-17832) de la *National Sciences Foundation*, de la *National Geographic Society*, du *Swan Fund*, et de l'*Academic Senate* de l'UCLA.

Références

Armelagos, G. et Cohen, M. (1984). *Paleopathology at the Origins of Agriculture* (New York : Academic Press)

Ayeni, O. (1986). Seasonal variation of births in rural southwestern Nigeria. *International Journal of Epidemiology*, 15, 91–94

Bailey, R.C. (1989). The demography of foragers and farmers in the Ituri Forest, Zaire. Paper presented at the 88th Annual Meeting of the American Anthropological Association, Washington, D.C.

Bailey, R.C. et Aunger, I. (1996, sous presse). Sexuality, infertility, and sexually transmitted disease among farmers and foragers in Central Africa. In Abramson, P.A. et Pinkerton, S.D. (eds) *Sexual Nature/Sexual Culture* (Chicago : University of Chicago Press)

Bailey, R.C. et DeVore, I. (1989). Research on the Efe and Lese populations of the Ituri Forest, Zaire. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 459–471

Bailey, R.C. et Peacock, N.R. (1988). Efe Pygmies of northeast Zaire : subsistence strategies in the Ituri Forest. In Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds) *Coping with Uncertainty in Food Supply*, pp. 88–117 (Oxford : Oxford University Press)

Bantje, H.F.W. (1988). Female stress and birth seasonality in Tanzania. *Journal of Biosocial Science*, 20, 195–202

Barrett, J.C. et Marshall, J. (1969). The risk of conception on different days of the menstrual cycle. *Population Studies*, 23, 455–461

Becker, S. et Sardar, M.A. (1981). Seasonal patterns of vital events in Matlab Thana, Bangladesh. In Chambers, R., Longhurst, R. et Pacey, A. (eds) *Seasonal Dimensions to Rural Poverty*, pp. 149–156 (London : Frances Pinter)

Becker, S., Chowdury, A. et Léridon, H. (1986). Seasonal patterns of reproduction in Matlab, Bangladesh. *Population Studies*, 40, 457–472

Beitins, I.Z., McArthur, J.W, Turnbull, B.A., Skrinar, G.S. et Bullen, B.A. (1991). Exercise induces two types of hormone luteal dysfunction : confirmation by urinary free progesterone. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 72, 1350–1358

Belsey, M.A. (1976). The epidemiology of infertility : A review with particular reference to sub–Saharan Africa. *Bulletin of World Health Organization*, 54, 319–341

Bentley, G.R. (1985) Hunter-gatherer energetics and fertility : A reassessment of the !Kung San. *Human Ecology*, 13, 79–109

Bentley, G.R., Harrigan, A.M. et Ellison, P.T. (1990). Ovarian cycle length and days of menstruation of Lese horticulturalists. Paper presented at the 59th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists, Miami

Bongaarts, J. et Potter, R.G. (1983). *Fertility, Biology, and Behaviour* (New York : Academic Press)

Bullen, B.A., Skrinar, G.S., Beitins, I.Z., Vonmering, G., Turnbull, B.A. et McArthur, J.W. (1985). Induction of menstrual disorders by strenuous exercise in untrained women. *New England Journal of Medicine*, 312, 1349–1353

Cameron, N. (1984). *Measurement of Human Growth* (London : Croom Helm)

Chambers, R., Longhurst, R. et Pacey, A. (1981). *Seasonal Dimensions to Rural Poverty* (London : Frances Pinter)

Chang, K.S.F., Chan, S.T., Low, W.D. et Ng, C.K. (1963). Climate and conception rates in Hong Kong. *Human Biology*, 35, 366–376

Chen, L C., Ahmed, S., Gesche, M. et Mosley, W.H. (1974). A prospective study of birth interval dynamics in rural Bangladesh. *Population Studies*, 28, 277

Clark, S.J. et Thompson, R.W. (1987). Seasonal distribution of live births in a rural community in the southern United States. *Human Ecology*, 15, 289–300

Condon, R.G. (1982). Inuit natality rhythms in the Central Canadian Arctic. *Journal of Biosocial Science*, 14, 167–177

Condon, R.G. et Scaglion, R. (1982). The ecology of human birth seasonality. *Human Ecology*, 10, 495–511

Cowgill, U.M. (1966). Season of birth in man. Contemporary situation with special reference to Europe and the southern hemisphere. *Ecology*, 47, 614–623

Cronk, C. E. et Roche, A. F. (1982). Race-and-sex-specific reference data for triceps and subscapular skinfolds and weight/stature^2. *American Journal of Clinical Nutrition*, 35, 347–354

Dyson, T. et Crook, N. (1981). Seasonal patterns in births and deaths. In Chambers, R., Longhurst, R. et Pacey, A. (eds) *Seasonal Dimensions to Rural Poverty*, pp. 135–162 (London : Frances Pinter)

Eisenberg, J.F. (1983). Behavioural adaptations of higher vertebrates in tropical forests. In Golley, F.B. (ed.) *Tropical Rain Forest Ecosystems : Structure and Function*, pp. 267–278 (New York : Elsevier)

Ellison, P.T. (1994a). Advances in human reproductive ecology. *Annual Review of Anthropology*, 23, 255–75.

Ellison, P.T. (1994b). Salivary steroids and natural variation in human ovarian function. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 709, 287–298

Ellison, P.T. (1991). Reproductive ecology and human fertility. In Lasker, G.W. et Mascie-Taylor, C.G.N. (eds) *Applications of Biological Anthropology to Human Affairs* (Cambridge : Cambridge University Press)

Ellison, P.T. (1988). Human salivary steroids : methodological considerations and applications in physical anthropology. *Yearbook of Physical Anthropology*, 31, 114–142

Ellison, P.T., Panter-Brick, C., Lipson, S.F. et O'Rourke, M.T. (1993). The ecological contest of human ovarian function. *Human Reproduction*, 8, 2248–2258

Ellison, P.T., Peacock, N.R. et Lager, C. (1989). Ecology and ovarian function among Lese women of the Ituri Forest, Zaire. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 519–526

Ellison, P.T., Peacock, N.R. et Lager, C. (1986). Salivary progesterone and luteal function in two low-fertility populations of northeast Zaire *Human Biology*, 58, 473–483

Ferro-Luzzi, A. et Branca, F. (1993). Seasonal variation in nutritional status of adults and children in rural Senegal. In Ulijaszek, S.J. et Strickland, S.S. (eds) *Seasonality and Human Ecology*, pp. 149–165 (Cambridge : Cambridge University Press)

Frank, O. (1983). Infertility in sub-Saharan Africa : estimates and implications. *Population and Development Review*, **9**, 137–144

Garine, I. de et Harrison, G.A. (eds). (1988). *Coping with Uncertainty in Food Supply* (Oxford : Clarendon Press)

Grinker, R. (1990). *Ambivalent Exchanges : The Lese Farmers of Central Africa and Their Efe Pygmy Trading Partners*. PhD Dissertation, Harvard University, Cambridge

Guptill, K., Berendes, H., Forman, M.R., Chang, D., Sarov, B., Naggan, L. et Hundt, G.L. (1990). Seasonality of births among Bedouin Arabs residing in the Negev Desert of Israel. *Journal of Biosocial Science*, 22, 213–223

Hart, J.A. et Hart, T.B. (1986). Ecological basis of hunter-gatherer subsistence in African rain forest : the Mbuti case of Zaire. *Human Ecology*, **14**, 29–55

Hill, S.A. (1888). The life statistics of an Indian province. *Nature*, **38**, 245–247

Hurtado, A.M. et Hill, K.R. (1990). Seasonality in a foraging society : variation in diet, work effort, fertility, and sexual division of labor among the Hiwi of Venezuela. *Journal of Anthropological Research*, **46**, 293–346

Huss-Ashmore, R., Curry, J.J. et Hitchcock, R.K. (1988). *Coping with Seasonal Constraints* (Philadelphia : University Museum, University of Pennsylvania)

Huss-Ashmore, R. (1988). Seasonal patterns of birth and conception in rural Highland Lesotho. *Human Biology*, **60**, 494–506

James, W.H. (1971). Social class and season of birth. *Journal of Biosocial Science*, **3**, 309–320

James, W.H. (1990). Seasonal variation in human births. *Journal of Biosocial Science*, 22, 113–119

Jenike, M.R. (1988). *Seasonal Hunger Among Tropical Africans : The Lese Case*. Masters Thesis, University of California, Los Angeles

Jenike, M.R. et Bailey, R.C. (1989). *Coping with Seasonality in the Ituri Forest, Zaire*. Paper presented at the 88th Annual Meeting of the American Anthropological Association, Washington, D.C.

Johnson, J.T., Ann, T.B. et Palan, V.T. (1975). Seasonality of births for west Malaysia's two main racial groups, *Human Biology*, 47, 295–307

Lam, D.A. et Miron, J.A. (1991). Seasonality of births in human populations. *Social Biology*, **38**, 51–78.

Leslie, P.W. et Fry, P.H. (1989). Extreme seasonality of births among nomadic Turkana pastoralists. *American Journal of Physical Anthropology*, **79**, 103–115

Levine, R.J. (1994). Male factors contributing to the seasonality of human reproduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **709**, 29–45

Levine, R.J., Bordson, B.L., Mathew, R.M., Brown, M.H., Stanley, J.M. et Starr, T.B. (1988). Deterioration of semen quality during summer in New Orleans. *Fertility and Sterility*, **49**, 900–907

Malina, R.M et Himes, J.H. (1977). Seasonality of births in a rural Zapotec Municipio, 1945–1970. *Human Biology*, **49**, 125–137

Messer, E. (1989). Seasonality in food systems: anthropological perspective on household food security. In Sahn, D.E. (ed.) *Seasonal Variability in Third World Agriculture*, pp.151–175 (Baltimore: Johns Hopkins University Press)

Mosher, S.W. (1979). Birth seasonality among peasant cultivators: The interrelationship of workload, diet, and fertility. *Human Ecology*, 7, 151–181

Nurge, E. (1970). Birth rate and work load. *American Anthropologist*, 72, 1434–1439

Pagezy, H. (1988). *Contraintes nutritionnelles en milieu forestier équatorial liées à la saisonnalité et la reproduction: réponses biologiques et stratégies de subsistance chez les ba-Oto et les ba-Twa du village de Nzalegenka (Lac Tumba, Zaïre)*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix- Marseille III

Panter-Brick, C., Lotstein, D.S. et Ellison, P.T. (1993). Seasonality of reproductive function and weight loss in rural Nepali women. *Human Reproduction*, **8**, 684–690

Parkes, A.S. (1976). Seasonal changes in sexual activity and the birth rate. In *Patterns of Sexual Equality and Reproduction* (London: Oxford University Press)

Pasternak, B. (1978). Seasons of birth and marriage in two Chinese localities. *Human Ecology*, **6**, 299–323

Rajagopalan, S., Kymal, P.K. et Pu-Ai Pei (1981). Births, work and nutrition in Tamail Nadu, India. In Chambers, R., Longhurst, R. et Pacey, A. (eds) *Seasonal Dimensions to Rural Poverty*, pp. 156–162 (London: Frances Pinter).

Romaniuk, A. (1967). *La Fecondité des Populations Congolaises* (The Hague: Mouton)

Sahn, D.E. (1989). *Seasonal Variability in Third World Agriculture* (Baltimore: Johns Hopkins University Press)

Scaglion, R. (1978). Seasonal births in a western Abelam Village, Papua New Guinea. *Human Biology*, **50**, 313–323

Stoeckel, J. et Chowdhury, A. (1972). Seasonal variation in births in rural East Pakistan. *Journal of Biosocial Science*, 4, 107–114

Thompson, R.W. et Robbins, M.C. (1973). Seasonal variation in conception in rural Uganda and Mexico. *American Anthropologist*, 75, 676–686

Udry, J.R. et Morris, N.M. (1967). Seasonality of coitus and seasonality of birth. *Demography*, 4, 673–679

Ulijaszek, S.J. (1993). Seasonality of reproductive performance in rural Gambia. In Ulijaszek, S.J. et Strickland, S.S. (eds) *Seasonality and Human Ecology*, pp. 149–165 (Cambridge: Cambridge University Press)

Wilmsen, E.N. (1979). *Diet and Fertility among Kalahari Bushmen*. Working Papers No. **14**. (Boston: African Studies Center, Boston University)

LA DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE AU COURS D'ACTIVITÉS JOURNALIÈRES
de villageois Lésé de la forêt de l'Ituri (Zaïre)

Anja BISSCHOP, Mark R. JENIKE,
Ekisawa NKIAMA,
et Joseph GHESQUIERE

Introduction

L'étude du bilan énergétique de populations isolées peut être effectuée, selon Beaton (1985), en prenant en considération soit l'absorption, soit la variation des réserves, soit encore les dépenses d'énergie. Les données relatives à l'absorption d'énergie sont très nombreuses en ce qui concerne le monde tropical ou le tiers monde. Les études qui font état de mesures du coût énergétique des activités journalières sont rares et n'ont souvent porté que sur un nombre limité d'individus. Citons parmi celles qui ont trait à des communautés vivant sous les tropiques, les études de Bleiberg *et al.* (1979) et de Brun *et al.* (1981) au Burkina-Faso, de Dufour (1984) en Amazonie, de Hipsley et Kirk (1965) en Nouvelle-Guinée, de Legg et Mahanty (1985) et de Balogun *et al.* (1986). Trop souvent encore, on se base sur des estimations de dépenses d'énergie établies dans la plupart des cas à partir de données provenant d'études conduites sur des sujets occidentaux (soldats) dont certaines datent du début du siècle (Rivers et Payne, 1982). Comme l'écrit Waterlow (1990), « il serait fort payant d'élargir de telles études à des peuples du tiers monde qui survivent avec des rations marginales ».

Pour ces raisons, nous avons entrepris de mesurer la dépense énergétique d'activités journalières de villageois Walese Dese (Lésé, dans ce texte), qui font l'objet d'un projet d'étude plus large sur le bilan énergétique réalisé par M. Jenike (Jenike *et al.*, 1996, chapitre 37 du présent ouvrage).

Contexte de l'étude et méthodes

Afin d'estimer la dépense journalière d'énergie, il y a lieu d'abord d'enregistrer le champ des activités journalières courantes et d'en choisir ensuite les plus représentatives. Ce faisant, il est important de se rappeler que le cycle des activités agricoles (défricher, brûler, planter, sarcler, récolter) varie d'une saison à l'autre. Hommes et femmes se partagent souvent ces activités. Dès lors, il est essentiel, lorsque l'on procède aux mesures, d'inclure des sujets des deux sexes pendant qu'ils exécutent les activités qui leurs sont propres. En outre, et pour autant que la chose soit possible, l'ensemble des tâches étudiées doit refléter le cycle complet des activités annuelles. La plupart du temps, la majeure partie de ces travaux incombe aux femmes, tout comme les besognes ménagères telles que l'approvisionnement en eau et en bois de chauffage, le ménage et la lessive, la cuisine et les soins donnés aux enfants. Les hommes, cependant, secondent les femmes pour une partie non négligeable du défrichage et de l'abattage des arbres. Le relevé détaillé de toutes ces activités, ou « actogramme », nous permettra de les classer.

Le stade suivant consistera à mesurer la dépense énergétique au cours des activités les plus représentatives sélectionnées, ainsi que le niveau d'énergie au repos. Le métabolisme de repos (MR) ou, si possible, le métabolisme de base (MB) des sujets nous permettra de calculer le coût énergétique « net » des différentes activités journalières. Mais surtout, ce métabolisme de base à lui seul fournira probablement la majeure partie de la dépense énergétique journalière totale (Pacey et Payne, 1985). La spirométrie ouverte reste la meilleure méthode pour mesurer la dépense énergétique sur le terrain. La consommation d'oxygène (VO_2) peut être convertie en kcal ou kJ et donne ainsi l'équivalent de l'énergie dépensée.

Dans le présent travail nous nous sommes limités à l'examen des résultats obtenus en mesurant les variations des réserves et les dépenses d'énergie au cours des différentes activités journalières.

Sujets

Les sujets de cette étude, tous volontaires, ont été recrutés parmi les Lésé de la forêt de l'Ituri, dans le Nord-Est du Zaïre. Les Lésé sont des agriculteurs-horticulteurs qui parlent une langue soudanaise, et qui vivent en symbiose avec les chasseurs-cueilleurs Pygmées Efé de la région. Ils entretiennent entre eux d'amples liens économiques, sociaux et rituels, et échangent de la nourriture et des prestations. Certains villageois Lésé prennent même une fille Efé comme seconde épouse, et leurs enfants seront considérés comme Lésé. Mais l'inverse ne se voit pratiquement pas, ce qui génère un flux génétique des Efé vers les Lésé, mais presque pas en sens inverse. En raison du mauvais état

Figure 38.1
Mesure de la dépense énergétique en cours d'activité dans un village Lésé (photo J. Ghesquiere).

de leurs structures routières, ils se trouvent relativement isolés des marchés extérieurs et pratiquent une économie de subsistance (pour une description plus complète des Lésé et des Efé de cette région, voir Bailey et De Vore, 1989).

Au total, 14 sujets participèrent à cette étude, dont 7 hommes âgés de 21 à 35 ans, et 7 femmes entre 23 et 46 ans. Toutes nos mesures furent effectuées pendant la saison des pluies (août), fin de la période dite « de soudure », lors des premières récoltes de la saison (arachides).

Mesures

Afin d'estimer l'état nutritionnel de nos sujets, nous avons mesuré leur taille, leur poids, les plis cutanés tricipital et sous-scapulaire, la circonférence du bras, et leur taux d'hémoglobine sanguin par micro-méthode (Ames micro lab.). Nous en avons dérivé l'indice de masse corporelle ou Body Mass Index (Quetelet II), la somme des plis cutanés ainsi que la section musculaire du bras utilisant la formule de Frisancho (1990, p. 20).

La dépense énergétique, en kJ, a été dérivée du VO_2 au cours des activités journalières (AJ) que nous avons mesurées par la méthode dite des « sacs de Douglas », ainsi que par Oxylog (Morgan). Dans la méthode des sacs de Douglas, le sujet respire l'air ambiant et expire à travers une valve double, utilisant un embout et un pince-nez (figure 38.1). L'air expiré est ainsi re-

cueilli dans un sac de 70 à 100 l, et mesuré (en litre par minute ou VE/min) au moyen d'un gazomètre sec, puis réduit aux conditions standard (STPD). La teneur en oxygène est mesurée par analyseur paramagnétique (Syborn, Taylor). La consommation d'oxygène est alors :

$$VO_2\ (SD) = VE\ (STPD) \times (20.93 - \%O_2 \text{ de l'air expiré})$$

Avec l'Oxylog, le sujet inspire également l'air ambiant par un embout et une valve double, utilisant un pince-nez. Le volume ventilatoire mesuré à l'inspiration et le contenu en O_2 de l'air expiré sont chiffrés à chaque expiration. Les signaux de ces deux mesures sont intégrés. Le volume expiratoire, VE (en BTPS), ainsi que le VO_2 (en STPD) sont affichés toutes les 30 sec, le VE total et le VO_2 cumulé peuvent être obtenus pendant toute la période d'observation.

Bien que la méthode des sacs de Douglas soit largement pratiquée, elle ne permet de mesurer l'oxygène absorbé que pendant quelques minutes. Nous l'avons utilisée pour les mesures en position de repos assis, penché vers l'arrière, après que le sujet ait atteint un rythme respiratoire et cardiaque calme et stable (la posture couchée désorientait trop les sujets et provoquait de l'hyperventilation, et a dû être abandonnée).

L'Oxylog, par contre, permet d'observer le sujet pendant de longues périodes d'activité, et a été généralement bien supporté. Ainsi, le sujet peut travailler à son propre rythme et choisir d'intercaler des temps morts pendant son travail.

La formule de Weir (1949) a été utilisée :

$$\text{Energie (kcal/min)} = \frac{4{,}92(\text{kcal})\ VE(\text{l/min})}{(20{,}93 - \%\ O_2 \text{ expiré})} \times 100$$

Cette formule rend superflue l'analyse du CO_2 dans l'air expiré, ce qui facilite considérablement les mesures sur le terrain (l'erreur liée à cette formule ne dépasse pas 0,5 % d'après ses auteurs). Le quotient respiratoire (Q.R.) étant de 0,90, nous avons appliqué l'équivalence de 20,6 kJ par litre d'O_2 consommé (pour un métabolisme non protéinique).

Sélection des activités

Les activités au cours desquelles la consommation d'O_2 a été mesurée, ont été sélectionnées sur la base des données rassemblées par Jenike au cours de ses enquêtes sur le bilan énergétique des Lésé (Jenike *et al.*, 1996, chapitre 37 du présent ouvrage) effectuées au cours des mois précédents, et elles représentent des activités typiques pour les hommes et les femmes du village.

Tableau 38.1 | Valeurs anthropométriques et physiologiques : moyenne et écart type des villageoises et villageois Lésé étudiés.

		Femmes (N=7)		Hommes (N=7)	
		moyenne	écart-type	moyenne	écart-type
1	Âge (ans)	30,7	8,2	31,3	4,7
2	Poids (kg)	48,8	4,9	58,8	5,2
3	Taille (cm)	149,0	7,4	164,4	7,5
4	Circonférence du bras (cm)	25,2	2,1	26,3	2,4
5	Circonférence du mollet (cm)	32,6	2,1	35,2	2,2
6	Pli cutané tricipital (mm)	11,5	3,2	7,1	2,0
7	Plis cutané sous-scapulaire (mm)	14,2	5,2	11,1	2,7
8	Somme de 6 + 7 (mm)	25,7	7,9	18,2	4,4
9	Hémoglobine (g/l)	133,0	11,0	145,0	11,9
10	Section musculaire du bras (cm^2)	37,1	4,2	47,1	7,6
11	IMC, Indice de Masse Corporelle	22,0	2,2	21,8	2,1

Analyse des résultats

L'analyse des données sera essentiellement descriptive. Nous nous sommes limités aux calculs des moyennes et des écarts-types ; les différences entre les moyennes ont été testées par le test de Student (t) non-apparié (Programme SAS™), le seuil de signification étant placé à 5 % ($p < 0,05$).

Résultats

Le tableau 38.1 fournit quelques valeurs anthropométriques et physiologiques de nos sujets. Ils se situent entre le 50e et le 5e percentile du rapport poids/taille pour les Africains-Américains présentés par Frisancho (1990), illustré à la figure 38.2.

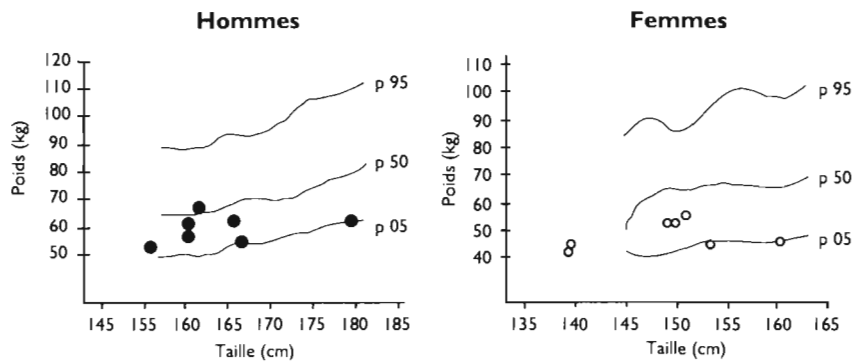


Figure 38.2 |
Rapport poids/taille de notre échantillon de 7 hommes et de 7 femmes Lésé par rapport aux normes (P_{95}, P_{50}, P_{05}) d'une population d'Africains-Américains proposées par Frisancho (1990).

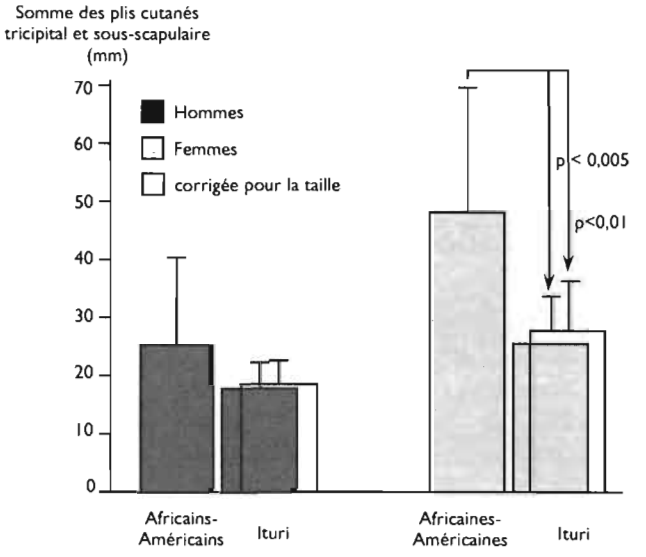


Figure 38.3
Somme des plis cutanés tricipital et sous-scapulaire (en mm) des hommes et femmes Lésé (étude présente), comparée à celle d'Africains-Américains (Frisancho, 1990).

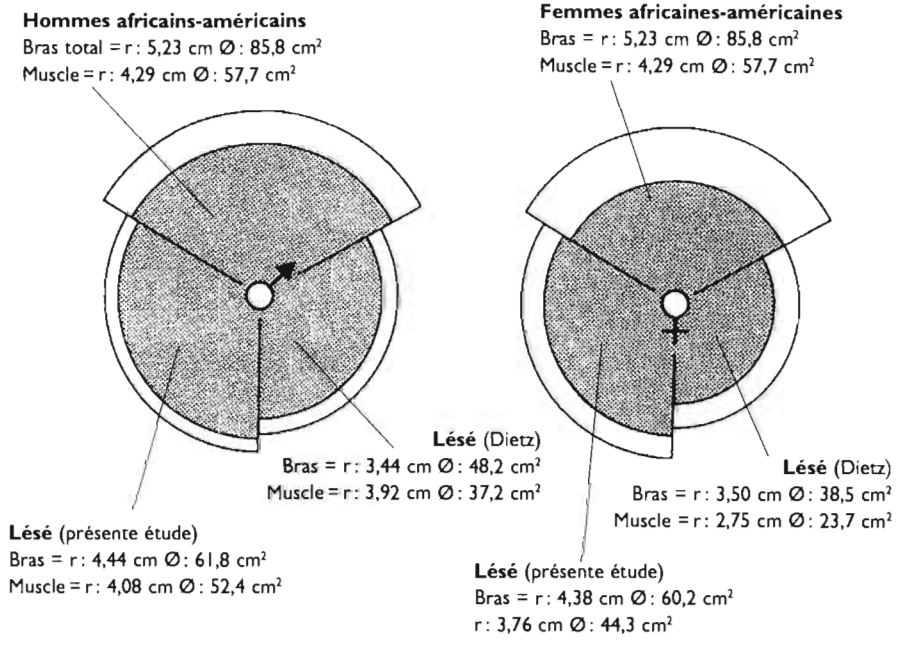


Figure 38.4
Section du muscle (en grisé) et du tissu gras sous-cutané du bras chez les hommes (à gauche) et les femmes (à droite) Lésé (de la présente étude), comparée à celle d'Africains-Américains (Frisancho, 1990) et d'autres Lésé (Dietz, 1989).

Tableau 38.2 Mesures antropométriques, moyenne et écart type (σ), des hommes et femmes Lésé étudiés comparées aux valeurs mesurées dans la même population par Dietz *et al.* (1989).

	Dietz *et al.* (1989)				Présente étude	
Age (ans)	19-29		30-39		21-35	
N=	23		7		7	
Hommes	moyenne	σ	moyenne	σ	moyenne	σ
Taille (cm)	159,3	7,4	158,2	14,0	164,4	7,5
Poids (kg)	51,4	11,4	52,0	14,1	58,8	5,2
IMC, Indice de Masse Corporelle	20		21		22	
Pli cutané tricipital (mm)	8,6	2,3	8,6	4,8	7,1	2,0
Pli cutané sous-scapulaires (mm)	10,2	1,9	8,1	1,8	11,1	2,7
Circonférence du bras (cm)	22,5	2,9	22,0	3,6	26,3	2,4
Age (ans)	19-29		30-39		23-46	
N=	14		11		7	
Femmes	moyenne	σ	moyenne	σ	moyenne	σ
Taille (cm)	152,9	7,9	156,1	6,3	149,0	7,4
Poids (kg)	53,0	8,7	50,6	5,9	48,8	4,9
IMC, Indice de Masse Corporelle	23		21		22	
Pli cutané tricipital (mm)	13,6	5,2	15,1	5,7	11,5	3,2
Pli cutané sous-scapulaire (mm)	11,4	3,4	12,1	2,0	14,2	5,2
Circonférence du bras (cm)	21,5	2,2	20,3	1,6	25,2	2,7

Le tableau 38.2 montre qu'en moyenne, les femmes de notre étude pesaient moins lourd et étaient plus petites que celle étudiées par Dietz *et al.* (1989) sur la même population, alors que les hommes que nous avons mesurés étaient plus lourds et plus grands.

Comme on peut le voir sur la figure 38.3, la somme des plis cutanés tricipital et sous-scapulaire de nos sujets est en moyenne significativement plus basse que celle rapportée pour les Africains-Américains (en grisé sur la figure), et reste plus basse même si nous la corrigeons en fonction de la stature (ligne de fond).

Ceci n'est plus valable pour la section du bras et de ses muscles. Comme le montre la figure 38.4, la surface de section du bras des hommes Lésé est significativement plus faible ($p<0,005$). Par contre, les femmes de notre échantillon ont une section des muscles du bras tout à fait semblable à celle des Africaines-Américaines rapportée par Frisancho (1990), compte tenu de leur taille plus petite.

Les plis cutanés de nos sujets sont semblables à ceux mesurés par Dietz *et al.* (1989), mais notre échantillon semble présenter une circonférence des bras nettement plus forte.

Le taux d'hémoglobine de nos sujets, bien que légèrement plus bas, ne diffère pas beaucoup de celui des Européens ou des Américains du Nord.

Tableau 38.3 | Taux sanguin d'hémoglobine (g/l) des villageois Lésé de l'Ituri de la présente étude, comparé à d'autre populations. < >: valeurs extrêmes.

	Hommes		Femmes	
	moyenne	écart-type	moyenne	écart-type
1) Lésé (Ituri) (étude présente)	145	<126 à157>	133	<116 à147>
2) Ghana (Bruce-Tagoe *et al.*,1977)				
– Ruraux: de 20 à 29 ans	144		114	
30 à 39 ans	134		113	
40 à 49 ans	138		122	
50 à 59 ans	135		120	
– Urbains: de 20 à 29 ans	138		117	
30 à 39 ans	135		112	
40 à 49 ans	133		111	
50 à 59 ans	131		111	
3) Zaïre (Kuvibidila *et al.*, 1991) de 15 à 42 ans		enceintes	122	19
4) Guatémaltèques (Schultz *et al.*, 1980)		allaitantes	133	10
		non-allaitantes	137	10
5) Européens (Dacie et Lewis, 1991)	155	25	140	25
6) Sud Africains (Brain *et al.*, 1979)				
Européens	157	12	137	10
Indiens	156	11	131	12
Africains	150	11	130	13
7) Européens-Canadiens Quebec (Kelly et Munan, 1977)				
20 à 24 ans	152,6	9,6	133,3	10,6
25 à 34 ans	152,8	9,6	132,7	10,0
35 à 44 ans	152,9	10,4	133,2	11,8
45 à 54 ans	154,0	10,9	132,5	12,9

Note: Le taux sanguin d'hémoglobine ne présente pas une distribution gaussienne dans une population normale. L'utilisation de l'écart-type, bien que d'usage courant, n'est donc pas correcte dans ce cas.

Comme on peut le voir sur le tableau 38.3, ce taux est tout-à-fait comparable à celui obtenu dans d'autres populations africaines.

De fait, ceci nous permet d'exclure une malnutrition sévère et aiguë parmi nos sujets au moment où l'étude a été effectuée. Néanmoins, un déficit de la taille résultant d'une malnutrition protéino-énergétique antérieure reste possible.

La figure 38.5 donne la consommation d'oxygène en millilitres par minute et par kilogramme de poids corporel (VO_2 ml/min/kg) pour le métabolisme de repos et la VO_2 « brute » (c'est-à-dire sans soustraction de la VO_2 du MB) pour un certain nombre d'activités journalières. Le coût énergétique de ces différentes activités est semblable pour les hommes et pour les femmes, exception faite pour le maniement de la houe, les hommes semblent alors travailler de façon plus intense.

Tableau 38.4 Dépense énergétique des femmes Lésé, en montant ou descendant une pente, sans charge ou avec une charge de 20 à 30 % de leurs poids corporel sur le dos ou sur la tête.

Type de marche	Charge (% du poids corporel)	Consommation d'oxygène (ml/min/kg) Moyenne	écart-type	Coût énergétique (cal/min/kg) Moyenne	écart-type
Monter une côte					
	0 %	16,5	1,4	81	6,9
	20 % sur le dos	18,3	2,7	90	13,3
	20 % sur la tête	18,3	2,4	90	11,8
	30 % sur la tête	18,9	1,8	93	8,9
Descendre une pente					
	0 %	11,2	1,2	55	5,9
	20 % sur le dos	12,3	1,2	60	5,9
	20 % sur la tête	12,5	1,5	62	7,4
	30 % sur la tête	13,4	1,6	66	7,9

Le tableau 38.4 donne la VO_2 (« brute ») des femmes Lésé montant ou descendant une pente, sans charge ou portant des charges de 20 et de 30 % de leur poids corporel, sur la tête ou sur le dos (leur façon habituelle de porter des charges). Les femmes marchaient sur une piste dont la pente variait de 1,5 % à 2,5 %.

Discussion

Comme nous l'indiquions plus haut, il existe peu de données dans la littérature qui permettent une comparaison objective. Les études de Balogun *et al.* (1986), de Pimental et Pandolf (1979), et de Legg et Mahanty (1985) ne permettent pas de comparaison directe. Certains de ces auteurs ont utilisé des militaires comme sujets, et le but de leurs études était différent, tout comme les méthodes utilisées. Il s'avère souvent difficile de standardiser les conditions expérimentales sur le terrain en pleine forêt équatoriale.

Quelques travaux plus récents consacrés à des populations vivant sous les tropiques nous permettent néanmoins de procéder à quelques comparaisons. Il s'agit notamment des études de Bleiberg *et al.* (1980) au Burkina-Faso (anciennement Haute-Volta), de Schultz *et al.* (1980) chez des femmes allaitantes du Guatémala, de Dufour (1984 et 1992) sur des femmes du Nord-Ouest de l'Amazonie, de Pasquet et Koppert (1996, chapitre 29 du présent ouvrage) sur des populations du Cameroun. D'autres, comme l'étude de Brun *et al.* (1979 et 1980) sur des agriculteurs Iraniens, ou de Pearson (1990) sur des populations de Samoa et Honolulu sont moins spécifiques quant aux dépenses d'énergie. Lors de nos observations, les sujets travaillaient dans leurs champs, et marchaient le long de sentiers, souvent irréguliers. Les sujets choisissaient leur propre rythme de travail, intercalant des temps morts à leur guise. Les conditions atmosphériques pouvaient varier au cours de la

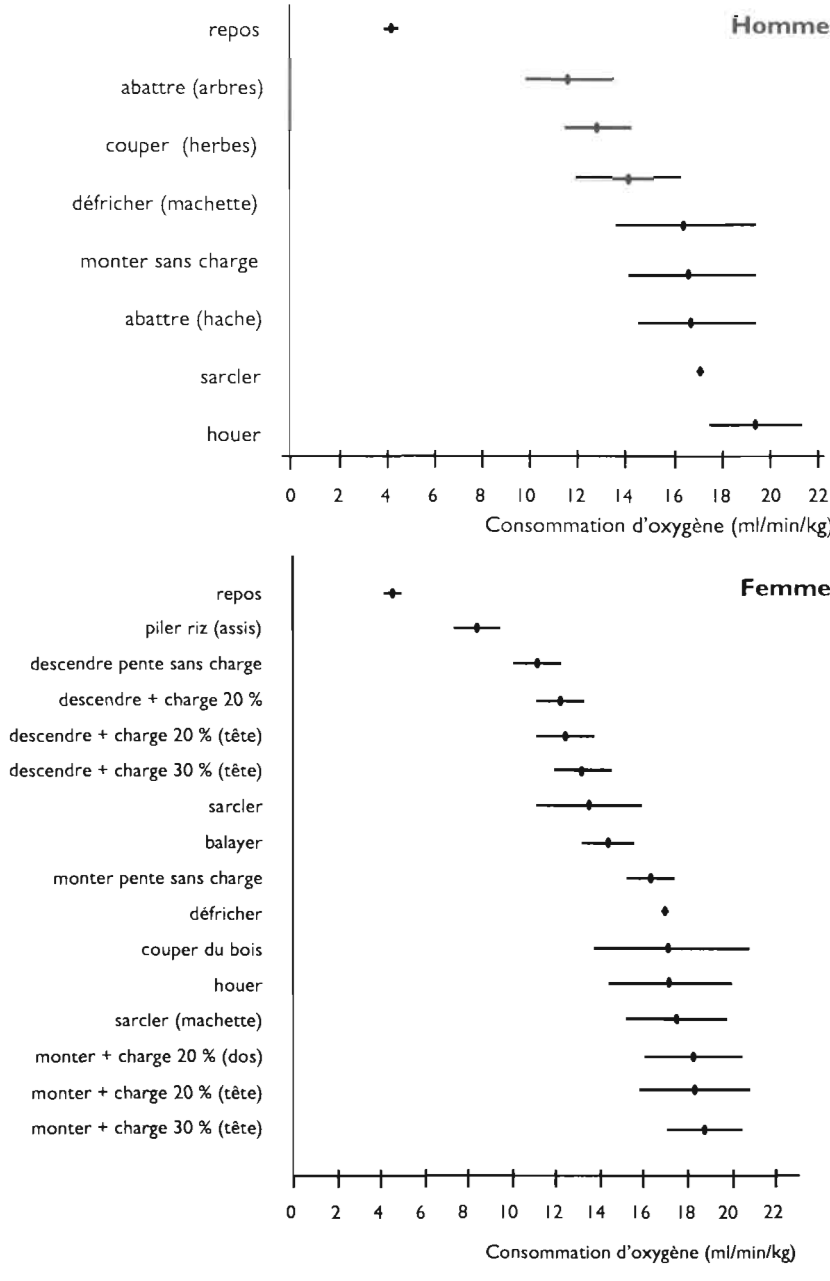


Figure 38.5
Consommation d'oxygène (brut, en ml/min/kg de poids corporel) au repos et lors d'activités journalières chez les hommes et femmes Lésé étudiés. Moyenne et ± 1 écart-type

Tableau 38.5 Dépense énergétique lors de différentes activités dans divers échantillons de populations (moyenne et, entre parenthèses, l'écart type, en cal/min/kg).

Population	Reposer	Marcher plat	Monter	Descendre	Travaux de champ	Piler assis	Sarcler	Couper du bois de chauffage	Nettoyer et balayer
Femmes									
Lésé	22 (2,9)	–	81 (6,8)	55 (6,1)	85 (7,2)	47 (14,5)	67 (12,5)	85 (18,5)	71 (7,1)
1	21	73	–	–	85	–	47	–	–
2	22	66	100	53	–	–	51	–	–
3	29 (6,8)	–	109 (7,0)	57 (6,5)	–	–	–	–	60 (11,5)
4	–	71	–	–	82 (2,0)	–	48	116 (3,5)	56 (4,4)
5	–	–	–	–	65	–	–	–	–
6	21 (12)	–	–	–	–	42 (5,7)	–	–	–
7	21 (3,2)	57 (4,8)	–	–	–	–	–	–	–
8	23 (4,2)	55 (10,0)	–	–	–	–	–	–	–
9	19 (3,2)	42 (5,6)	–	–	–	–	64 (12,2)	58 (11,3)	–

Population	Reposer	Marcher plat	Monter	Descendre	Déblayer champ	Couper herbes	Sarcler	Couper du bois de chauffage	Couper arbres
Hommes									
Lésé	21 (1,5)	–	84 (13,5)	58 (10,1)	82 (15,0)	71 (11,9)	85	–	84 (12,9)
1	22	75	–	–	–	–	48	–	100
2	22	72	100	57	85	–	55	–	–
3	27 (2,7)	–	136 (10)	64 (7,7)	82 (20)	74 (3,6)	56 (7,1)	78	91 (18,8)
4	–	71	–	–	–	–	48	116 (3,5)	–
5	22	–	–	–	–	–	–	109	–
9	21 (3,2)	46 (5,1)	–	–	78 (13,0)	–	–	–	–
10	23 (4,1)	60 (10,0)	–	–	–	–	–	–	–

Population (Source) : 1. Nouvelle-Guinée : Kaul (Norgan *et al.*, 1974) ; 2. Nouvelle-Guinée : Lufa (Norgan *et al.*, 1974) ; 3. Yukpa (Sackett, 1985) ; 4. Saraguro (Sackett 1985) ; 5. Nouvelle-Guinée (Hipsley et Kirk, 1965) ; 6. Guatémala (Schutz *et al.*, 1980) ; 7. Amazonie (Dufour, 1984) ; 8. Burkina Faso (Bleiberg *et al.*, 1980) ; 9. Cameroun (Pasquet et Koppert, 1996, chapitre 29 du présent ouvrage) ; 10. Burkina Faso (Brun *et al.*, 1981).

journée, tout comme le degré de fatigue et l'état émotionnel des sujets. Finalement, nous devons tenir compte du fait que ces villageois avaient un MR moyen bas (22 cal/min/kg pour les femmes, 21 cal/min/kg pour les hommes) et étaient de petite taille (149 cm pour les femmes et 164 cm pour les hommes) ce qui peut diminuer les besoins énergétiques totaux. Certains auteurs (McNeill *et al.*, 1987) ont cru pouvoir déceler un MB (et par implication un MR) bas chez des personnes de petite taille, ainsi que chez les peuples vivant sous les tropiques, bien que ce dernier point ne soit pas suffisamment élucidé (Waterlow, 1990).

Le tableau 38.5 permet de comparer nos observations à celles trouvées dans la littérature.

Etant donné que ces sujets sont originaires de régions très dispersées, que les conditions environnantes sont très variables d'un groupe à l'autre et qu'en

outre les outils qu'ils utilisent sont, dans certains cas, eux aussi très différents, on ne peut que souligner la similitude étonnante des données obtenues.

En ce qui concerne le port de charges et la question de l'économie liée au portage sur la tête, on observe que, chez ces femmes Lésé, monter une pente sans charge le long d'un sentier requiert à peu près autant d'énergie que celle qui est communément exigée pour marcher à travers un terrain vague à pente variable (82 cal/min/kg, voir McArdle *et al.*, 1991, appendix). Une charge de 20 % du poids du corps portée sur la tête en montant une côte augmentait la dépense énergétique de 11 % par rapport à l'ascension de cette même côte mais sans charge ; une charge de 30 % l'augmentait de 4 % supplémentaires (voir figure 38.6). De même, en descendant et en ne portant qu'une charge de 20 % du poids corporel, la dépense énergétique augmentait de 13 % par rapport à la descente sans charge, et de 7 % en plus lorsque cette charge était augmentée jusqu'à 30 % du poids.

La façon de porter la charge n'influençait pratiquement pas la dépense énergétique : il n'y avait que peu de différence lorsque le sujet portait la charge de 20 % de son poids sur le dos ou sur la tête, en montant ou en descendant.

Maloiy *et al.* (1986) ont mesuré la VO_2 de Kenyanes portant des charges croissantes et marchant à plat sur un tapis roulant dans des conditions de laboratoire bien standardisées. Ils arrivent à la conclusion que ces femmes africaines, en portant sur leur tête des charges allant jusqu'à 20 % de leur poids corporel, n'augmentent pas leur dépense énergétique au-delà de celle observée lors de la marche sans charge.

Lorsque la charge est augmentée au-delà de 20 % de leur poids, la dépense énergétique augmente en proportion avec la charge. De même, Jones *et al.* (1987) ont trouvé que des femmes en Gambie qui présentaient une masse grasse différente, n'augmentaient pas leur dépense énergétique en marchant, aussi longtemps que la charge totale (c'est-à-dire la charge externe + le poids du tissu adipeux) ne dépassait pas 40 % de la masse maigre du corps.

Nos observations n'ont pas montré cette « enjambée économique » attribuée aux femmes africaines (Maloiy *et al.*, 1986). Nos mesures ont été réalisées sur le terrain, les sujets marchant pieds nus à leur propre allure sur un sol inégal pentu. Il est à noter que la montée d'une côte augmente fortement la dépense énergétique au dessus du taux de la marche à plat.

Mais même en descendant la pente, la dépense énergétique de ces sujets féminins augmentait de façon significative lorsqu'elles étaient chargées. Il est possible que descendre une pente avec une charge de 20 % du poids corporel, rende la démarche moins stable, ce qui peut influencer la dépense énergétique. Mais attribuer une augmentation de la VO_2 de 13 % à ce phénomène nous semble hasardeux, d'autant plus que la pente parcourue par ces femmes Lésé était légère.

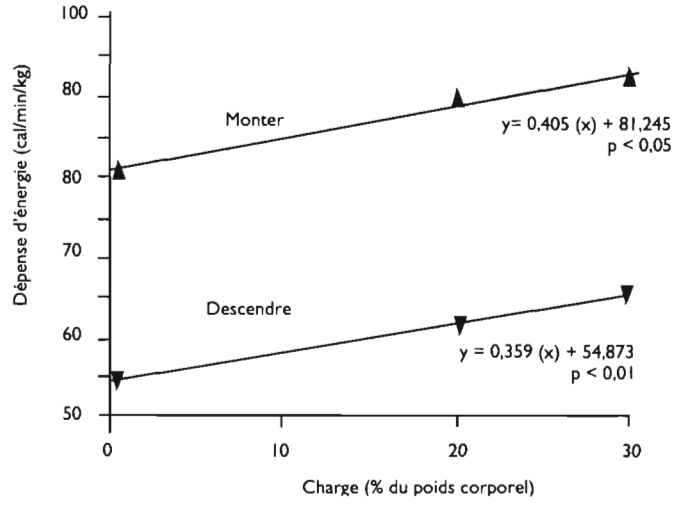


Figure 38.6 Dépense énergétique (en cal/min/kg de poids corporel) des femmes Lésé (N=7), montant ou descendant une pente de 1,5 à 2,5 %, sans charge ou portant des charges de 20 % et 30 % de leur poids corporel.

C'est pourquoi nous ne pouvons confirmer les affirmations de Maloiy *et al.* (1986) ou de Jones *et al.* (1987). Nos résultats montrent une relation pratiquement linéaire entre l'augmentation de la charge et l'accroissement de la dépense énergétique, aussi bien en montant qu'en descendant (figure 38.6). Cette question exige, à notre avis, une étude ultérieure plus approfondie.

Conclusions

Les villageois de l'Ituri sont nettement plus petits et pèsent moins lourd que les Africains-Américains étudiés par Frisancho (1990). Leur rapport poids/taille, leurs plis cutanés, leur métabolisme de repos ainsi que la section musculaire de leur bras témoignent tous d'une structure corporelle svelte, signe d'un régime maigre. Néanmoins, leur taux d'hémoglobine atteint des niveaux acceptables, ce qui exclut une malnutrition sevère dans l'état actuel des choses tout au moins. Leur petite taille peut être la conséquence d'une déficience protéinique précoce ou infantile entrainant un freinage de la croissance.

La dépense énergétique lors de différentes activités journalières est conforme aux données trouvées dans la littérature, pour autant qu'une comparaison directe soit possible. Nous ne pouvons confirmer l'assertion de Maloiy *et al.* (1986) selon laquelle les africaines n'augmentent pas leurs dépenses énergétiques au-delà de celles obtenues au cours de la marche sans charge, et ce même lorsqu'elles portent des charges ne dépassant pas 20 % de leur poids corporel, pratiquant, ainsi selon les auteurs précités, une prétendue « enjambée économique ».

Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce au support financier apporté par le *Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek* (Bruxelles).

Références

Bailey, R.C. et De Vore, I. (1989). Research on the Efe and Lese populations of the Ituri forest, Zaïre. *American Journal of Physical Antropology*, 78, 459–471

Bain, B., Seed, M. et Godsland, I. (1984). Normal values for peripheral blood white cell counts in women of four different ethnic origins. *Journal of Clinical Pathology*, 37, 188–193

Balogun, J.A., Robertson, R.J., Goss, F.L., Edwards, M., Cox, R.C. et Metz, K.F. (1986). Metabolic and perceptual responses while carrying external loads on the head and by yoke. *Ergonomics*, 12, 1623–1635

Beaton, G.H. (1985). The significance of adaptation in the definition of nutrient requirements and for nutrition policy. In Waterlow, J.C. et Baxter (Eds) *International Symposium on Nutritional Adaptation in Man*, 219-232. (London: Royal Winsor)

Bleiberg, F. (1979). *État nutritionnel, consommation alimentaire et dépense énergétique du paysan Mossi*. Thèse de 3e cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, (non publ.)

Bleiberg, F.M., Brun, T.A. et Goihman, S. (1980). Duration of activities and energy expenditure of female farmers in dry and rainy seasons in Upper-Volta. *British Journal of Nutrition*, 43, 71–82

Brain, P., Buckle, G.C. et Jamieson, M. (1979). Haematological differences in three population groups. *South African Medical Journal*, 55, 635–636

Bruce-Tagoe, A.A., Belcher, D.W., Wurapa, F.K., Turkson, P., Nicholas, D.D. et Ofosu-Amaah, S. (1977). Haematological values in a rural Ghanaian population. *Tropical Geography and Medecine*, 29, 237–244

Brun, T.A., Geissler, C.A., Mirbagheri, I., Hormozdiary, H., Bastani, J. et Hedayat, H. (1979). The energy expenditure of Iranian agricultural workers. *American Journal of Clinical Nutrition*, 32, 2154–2161

Brun, T., Bleiberg, F., Ancey, G. et Bonny, S. (1980). *Environ. Afric., Dakar*, 73, 15

Brun, T., Bleiberg, F. et Goihman, S. (1981). Energy expenditure of male farmers in dry and rainy seasons in Upper-Volta. *British Journal of Nutrition*, 45, 67–75

Dacie, J.V. et Lewis, S.M. (1991). Practical Haematology. 7th ed., p.12 (Edinburgh: Churchill Livingstone)

Dietz, W.H., Martino, B., Peacock, N. et Bailey, R.C. (1989). Nutritional status of Efe pygmies and Lese horticulturists. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 509–519

Dufour, D.L. (1984). The time and energy expenditure of indigenous women horticulturalists in the northwest Amazon. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 37–46

Dufour, D.L. (1992). Nutritional ecology in the tropical rain forests of Amazonia. *American Journal of Human Biology*, 4, 197–207

Frisancho, R. (1990). *Antropometric standards for the assessment of growth and nutritional status* (Ann Arbor: University of Michigan Press)

Hipsley, E.H. et Kirk, N. (1965). *Studies of dietary intake and expenditure of energy by New Guineans*. (Noumea: South Pacific Commission Technical paper n°147)

Jenike, M.R. Bailey, R.C., Ellison, P.T., Bentley, G.R., Harrigan, A.M. et Peacock, N.R. (1996). Variation saisonnière de la production alimentaire, statut nutritionnel, fonction ovarienne et fécondité en Afrique centrale. *Chapitre 37 du présent ouvrage*, pp. 605–623

Jones, C.D.R., Jarjon, M.S., Whitehead, R.G. et Jéquier, E. (1987). Fatness and energy cost of carrying loads in African women. *Lancet*, ii, 1331–1332

Kelly, A. et Munan, L. (1977). Haematologic profile of natural populations : red cell parameters. *British Journal of Haematology*, 35, 153–160

Kuvibidila, S., Mbela, K., Masabi, M. et Mbendi, N. (1991). Iron status of Zairian pregnant women with and without serological markers of hepatitis B virus infection. *Journal of Tropical Medecine and Hygiene*, 94, 104–109

Legg, S.J. et Mahanty, A. (1985). Comparison of five modes of carrying a load close to the trunk. *Ergonomics*, **28**, 1653–1660

Maloiy, G.M.O., Heglund, N.C., Prager, L.M., Cavagna, G.A. et Taylor, C.R. (1986). Energy costs of carrying loads : have African women discovered an economic way? *Nature*, **319**, 668–669

McArdle, W.D., Katch, F.I. et Katch, V.L. (eds), (1991). *Exercise physiology: energy, nutrition and human performance*, 3rd edition (Philadelphia : Lea and Febiger)

McNeill, G., Rivers, J.P.M., Payne, P.R., de Britto, J.J. et Abel, R. (1987). Basal metabolic rate of Indian men. *Human Nutrition : Clinical Nutrition*, 41C, 473–484

Norgan, N.G., Ferro-Luzzi, A. et Durnin, J.V.G.A. (1974). The energy and nutrient intake and energy expenditure of 204 New Guinean adults. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B 268**, 309–348

Pacey, A. et Payne, P.R. (eds), (1985). *Agricultural Development and Nutrition* (London : Hutchinson and Co.)

Pasquet, P. et Koppert, G.J.A. (1996). Budget-temps et dépense énergétique chez les essarteurs forestiers du Cameroun. *Chapitre 29 du présent ouvrage*, pp. 497–510

Pearson, J.D. (1990). Estimation of energy expenditure in Western Samoa, American Samoa, and Honolulu by recall interviews and direct observation. *American Journal of Human Biology*, 3, 313–326

Pimental, N.A. et Pandolf, K.B. (1979). Energy expenditure while standing or walking slowly uphill with loads. *Ergonomics*, **22**, 963–973

Rivers, J.P,W. et Payne, P.R. (1982). The comparison of energy supply and energy need : a critique of energy requirements. In G.A. Harrison (ed.) *Energy and Effort* pp. 85–105 (London : Taylor and Francis)

Sackett, R.D. (1985). *Anthropology and Human Energy Expenditure*. Unpublished M.A. paper, Department of Anthropology, Univ. of Cal., Los Angeles

Schultz, Y., Lechtig, A. et Bradfield, R.B. (1980). Energy expenditure and food intakes of lactating women in Guatemala. *American Journal of Clinical Nutrition*, 33, 892–902

Waterlow, J.C. (1990). Mechanisms of adaptation to low energy intakes. In Harrison, G.A. et Waterlow, J.C. (eds) *Diet and disease in traditional and developing societies*, pp. 5–23 (Cambridge : Cambridge University Press)

Weir, J.B. de V. (1949). New methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *Journal of Physiology*, **109**, 1–9

l'Alimentation en forêt tropicale

Interactions bioculturelles et perspectives de développement

Depuis qu'elles constituent l'habitat de certaines populations humaines, les forêts tropicales procurent des ressources alimentaires extrêmement variées, dont l'abondance résulte souvent des transformations que l'Homme leur a fait subir depuis des millénaires. Leur futur, auquel est lié celui des peuples qui y vivent, dépend très largement des options de gestion de ces ressources.

Dans cet ouvrage en deux volumes indissociables, des scientifiques de différentes disciplines – allant de la biologie aux sciences de l'Homme et de la société – ont mis en évidence les interactions bioculturelles qui s'appliquent à la fois à l'écosystème forestier et aux stratégies d'utilisation des ressources alimentaires des communautés locales, dont le contexte socioculturel et socio-économique est un facteur clé. L'ouvrage est structuré en six parties, focalisées respectivement sur les ressources alimentaires en relation avec les tendances évolutives et le peuplement des différents blocs continentaux, la production et la valeur nutritionnelle des espèces spontanées et semi-domestiquées, les aspects adaptatifs de la consommation alimentaire et de la dépense énergétique, les stratégies alimentaires en milieu forestier, les choix alimentaires dans leur contexte socioculturel et le futur des forêts tropicales en fonction des systèmes d'amélioration et de valorisation des productions animales et végétales. Pour chacune de ces parties, un chapitre d'introduction fait le point des connaissances afin de situer les textes présentés dans un ensemble cohérent, en fonction des problèmes généraux abordés dans le cadre de ces différents thèmes.

L'approche interdisciplinaire de cet ouvrage et les présentations détaillées qui en constituent la trame apportent un renouvellement des idées dans un domaine des connaissances où les sciences biologiques et les sciences humaines doivent être simultanément mises à profit. Elle apporte surtout, pour les applications aux projets de développement, une matière à réflexion et des données originales favorisant la prise des décisions les mieux adaptées à l'avenir des peuples forestiers du monde tropical.

ISBN : 92-3- 203381-X

illustration de couverture : José Chan

92-3-203381-X
9 789232 033819