

LES IGNAME 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 amylicés 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 amylicée 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 amylicées, 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 (Zaire) 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

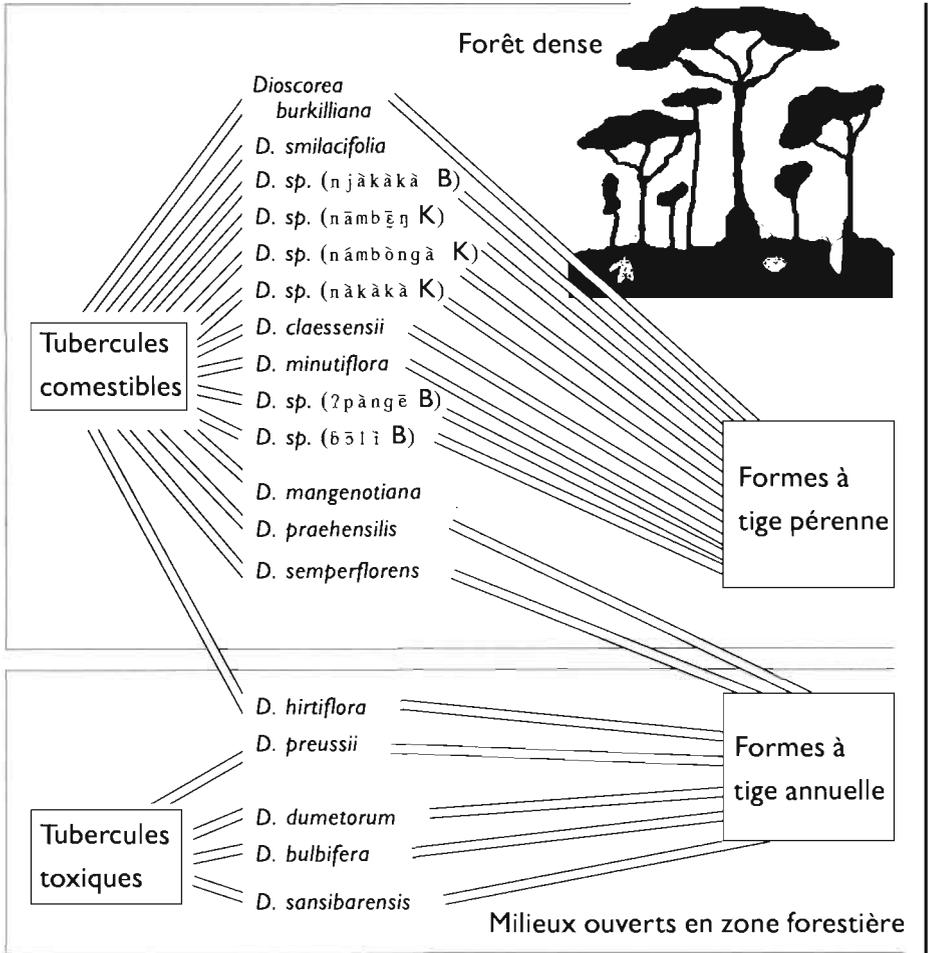


Figure 14.1

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*.

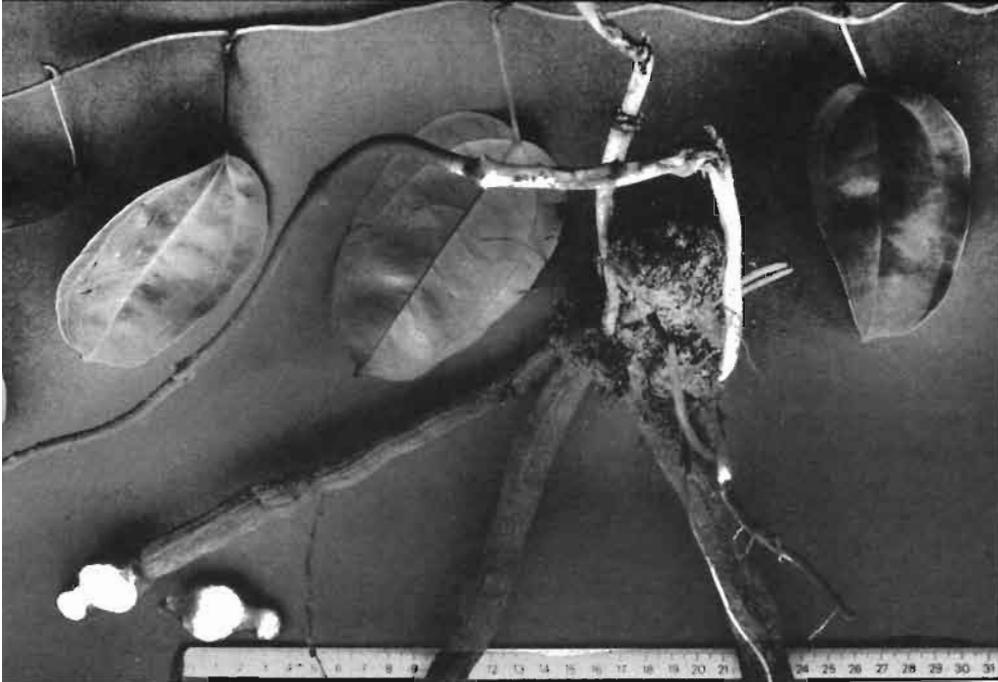


Figure 14.2
 Morphologie d'une igname forestière à tige et tubercule pérennes, *D. smilacifolia* (éch. A.H. 4475). Seule la partie distale (coupée longitudinalement), à l'extrémité d'une digitation fibreuse de la base ligneuse de l'igname, est comestible; photo A. et C.M. Hladik.

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-

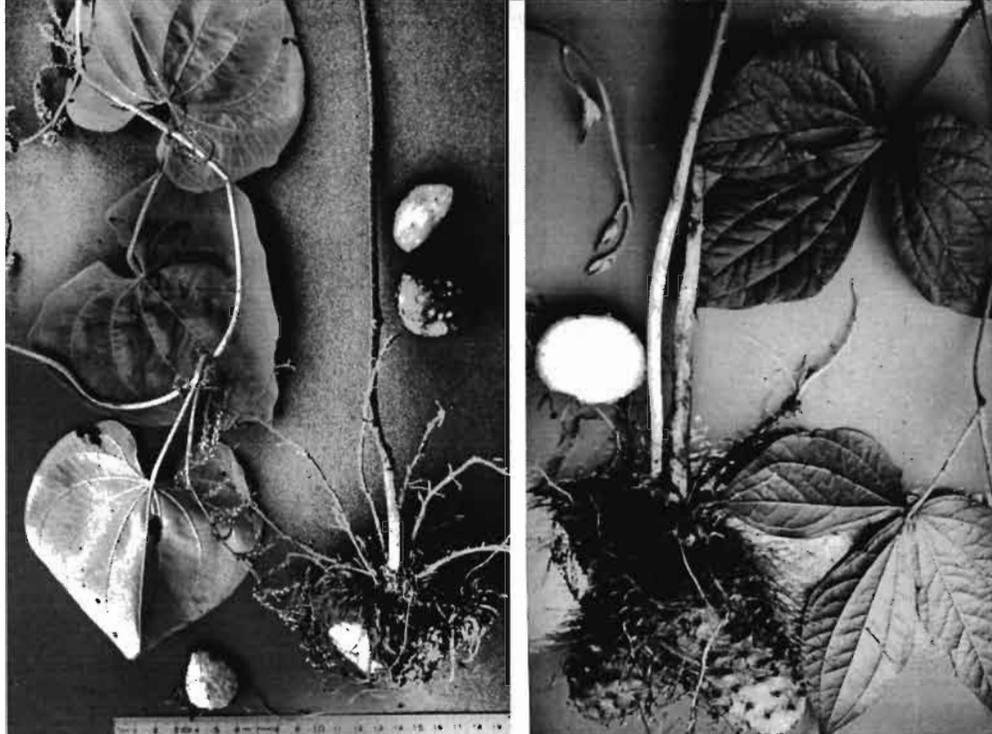


Figure 14.3 ,
 Ignames à tubercules toxiques des milieux ouverts de zone forestière : *Dioscorea bulbifera* (à gauche, éch. AH 4438) et *D. dumetorum* (à droite, éch. A.H. 4152); photos A. et C.M. Hladik.

tion *Enantiophyllum*), *D. smilacifolia*, *D. claussensii*, *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 :

- mbɔlɔ, le plateau ligneux pérenne situé près de la surface du sol ;
- mɔ.súɛ, les extensions fibreuses partant de ce plateau et présentant éventuellement des renflements terminaux ;
- yɔkɔ, 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									
<i>D. semperflorens</i> ^(fr)	75	5,5	–	3,3	4,7	2,6	0,4	78,8	2,1
<i>D. semperflorens</i> ^(st)	65	5,3	0,1	1,2	5,0	1,6	0,3	81,3	1,7
<i>D. mangelotiana</i>	68	9,0	–	1,0	6,2	2,0	0,3	75,9	3,5
<i>D. praehensilis</i>	–	7,1	0,6	5,8	11,9	7,6	2,7	58,3	3,1
<i>D. burkilliana</i> ^(st)	67	6,8	0,2	1,7	12,8	1,8	0,5	69,9	2,5
<i>D. burkilliana</i> ^(fr)	55	5,6	0,2	0,7	7,0	1,6	0,2	78,2	2,5
<i>D. minutiflora</i>	69	4,6	–	3,4	11,4	4,6	0,3	73,4	2,3
Ignames de zone ouverte									
<i>D. dumetorum</i>	–	9,1	1,0	2,9	5,9	6,6	1,5	68,2	2,3
<i>D. preussii</i>	82	9,4	0,2	4,6	21,6	5,5	2,2	48,4	6,1
<i>D. bulbifera</i>	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. mangelotiana*, 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 médicaux. 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⁾ (République Centrafricaine)	20 200 m ² (7)	91	45 (16-100)	1,0 kg
Forêt sempervirente continentale ⁽¹⁾ (Gabon)	13 400 m ² (4)	29	22 (17-50)	–
Forêt sempervirente côtière ⁽²⁾ (Cameroun)	28 000 m ² (9)	113	40 (10-100)	–
Forêt semi-décidue ⁽²⁾ (Cameroun)	20 000 m ² (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 reconnaître, 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 effectuées 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 m ² (1)	7	175	-
Jachère en forêt (Cameroun)	800 m ² (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.

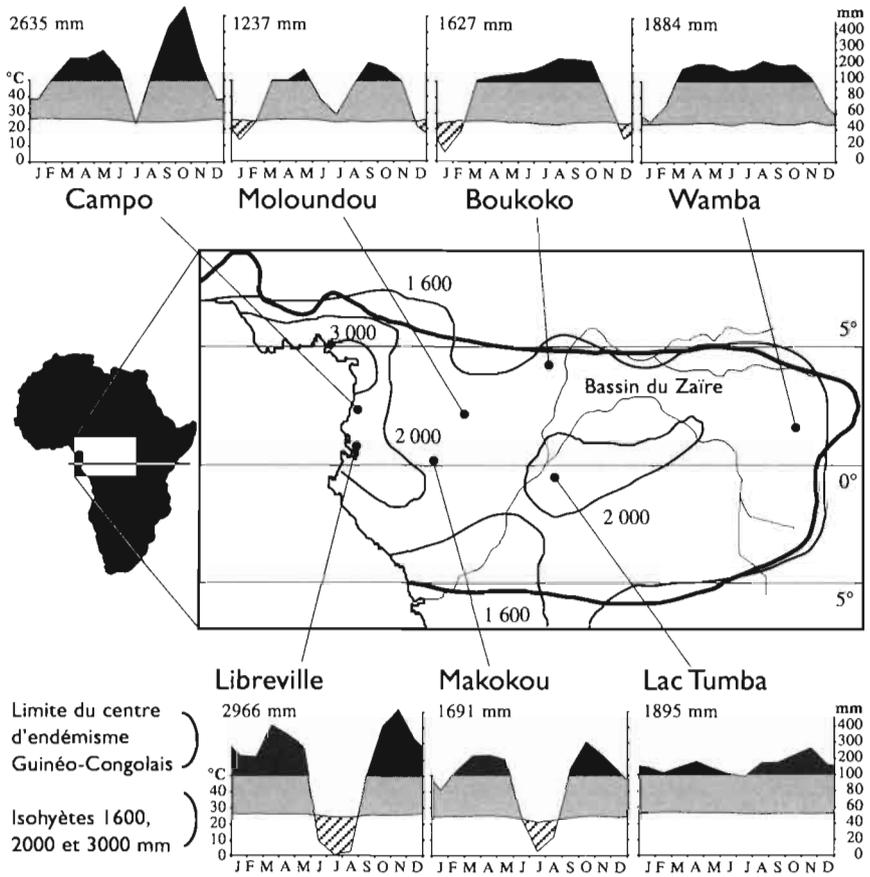


Figure 14.4 ,
Données climatiques sur les différents sites d'étude des ignames spontanées des forêts denses. Les précipitations mensuelles et la température moyenne (sources : Anon., 1983 ; 1990 ; Bahuchet, 1985 ; Gérard, 1960 ; Pagezy, 1988) définissent les périodes de saison sèche (parties hachurées).

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 km². 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*.

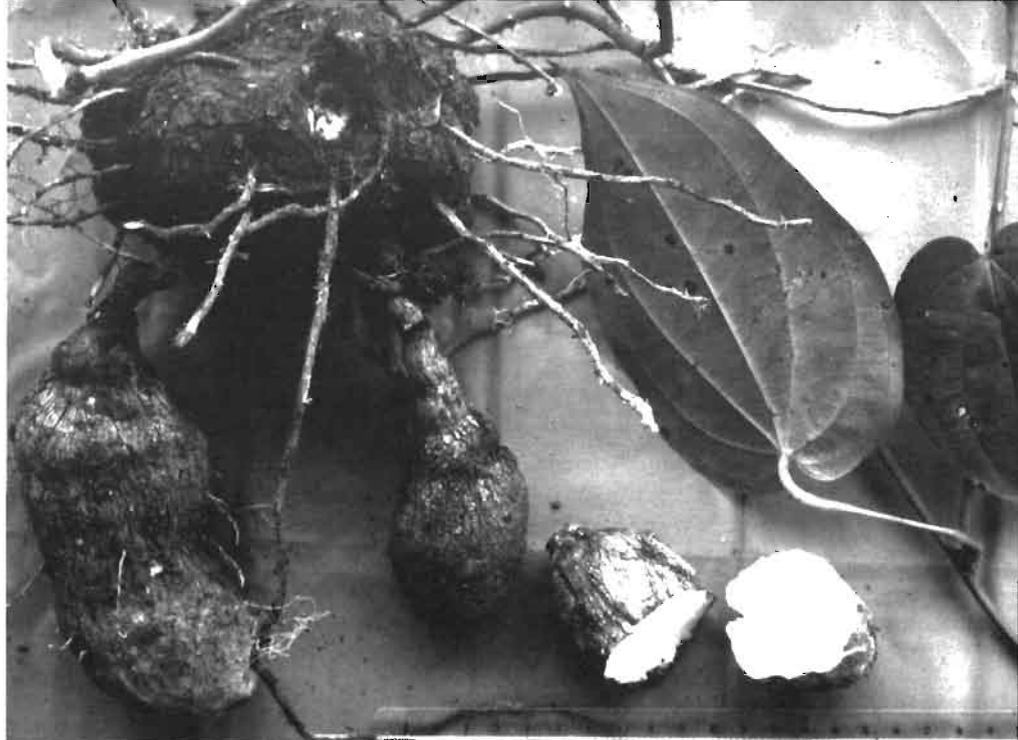


Figure 14.6 ,

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 independent 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 Homi- nisés 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 Zaire. *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, Zaire)*. 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. *Theoretical 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)

<i>Dioscorea bulbifera</i> L.,	<i>D. sansibarensis</i> Pax,
<i>D. burkilliana</i> Miège,	<i>D. semperflorens</i> Uline,
<i>D. claessensii</i> De Wild.,	<i>D. smilacifolia</i> De Wild. and Dur.,
<i>D. dumetorum</i> (Kunth) Pax,	<i>D. sp.</i> 6511 (B): E.D. 91.110
<i>D. hirtiflora</i> Benth.,	<i>D. sp.</i> n à k à k à (K): E.D. 90.192
<i>D. mangelotiana</i> Miège,	<i>D. sp.</i> n ā m b ē η (K): E.D. 90.158
<i>D. minutiflora</i> Engl.,	<i>D. sp.</i> n ā m b ò n g à (K): A.H. 4823
<i>D. praehensilis</i> Benth.,	<i>D. sp.</i> n j à k à k à (B): E.D. 90.67
<i>D. preussii</i> Pax,	<i>D. sp.</i> ? p à n g ē (B): E.D. 90.56