

■ REPÈRES

Biodiversité et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest

Pratiques traditionnelles conduisant
à *Dioscorea rotundata*

Roland Dumont, Alexandre Dansi,
Philippe Vernier, Jeanne Zoundjihèkpon



CIRAD

IPGRI

LES AUTEURS

Roland Dumont est un agronome du Cirad aujourd'hui retraité. Il eut le privilège d'être élève du professeur Jacques Miège. Plus de trente années de sa longue carrière africaine furent consacrées aux ignames cultivées et sauvages, notamment en approfondissant le savoir paysan sur ces thèmes.

Alexandre Dansi est généticien spécialiste des ressources phylogénétiques. Ses travaux portent essentiellement sur les ressources génétiques des ignames africaines. Il est chercheur à la faculté des sciences et techniques de l'université d'Abomey-Calavi au Bénin et président de l'organisation non gouvernementale Irdcam (Institut de recherche et de développement sur la biodiversité des plantes cultivées, aromatiques et médicinales).

Philippe Vernier, agronome au Cirad, travaille depuis près de quinze ans sur les pratiques paysannes et les systèmes de culture fondés sur l'igname. Il a été en poste en Nouvelle-Calédonie et en Afrique de l'Ouest.

Jeanne Zoundjihèkpon est maître de conférence en génétique. Elle enseigne à l'université d'Abomey-Calavi au Bénin. Elle est également responsable régionale pour l'Afrique francophone de l'organisation non gouvernementale Grain (Genetic Resource Action International) qui œuvre pour la gestion durable de la biodiversité agricole avec les communautés locales.

LE CIRAD

Le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Cirad, est l'institut français de recherche agronomique au service du développement des pays du Sud et de l'outre-mer français. Il privilégie la recherche en partenariat. Il emploie 1 850 personnes, dont 950 cadres. Son budget opérationnel s'élève à 170 millions d'euros.

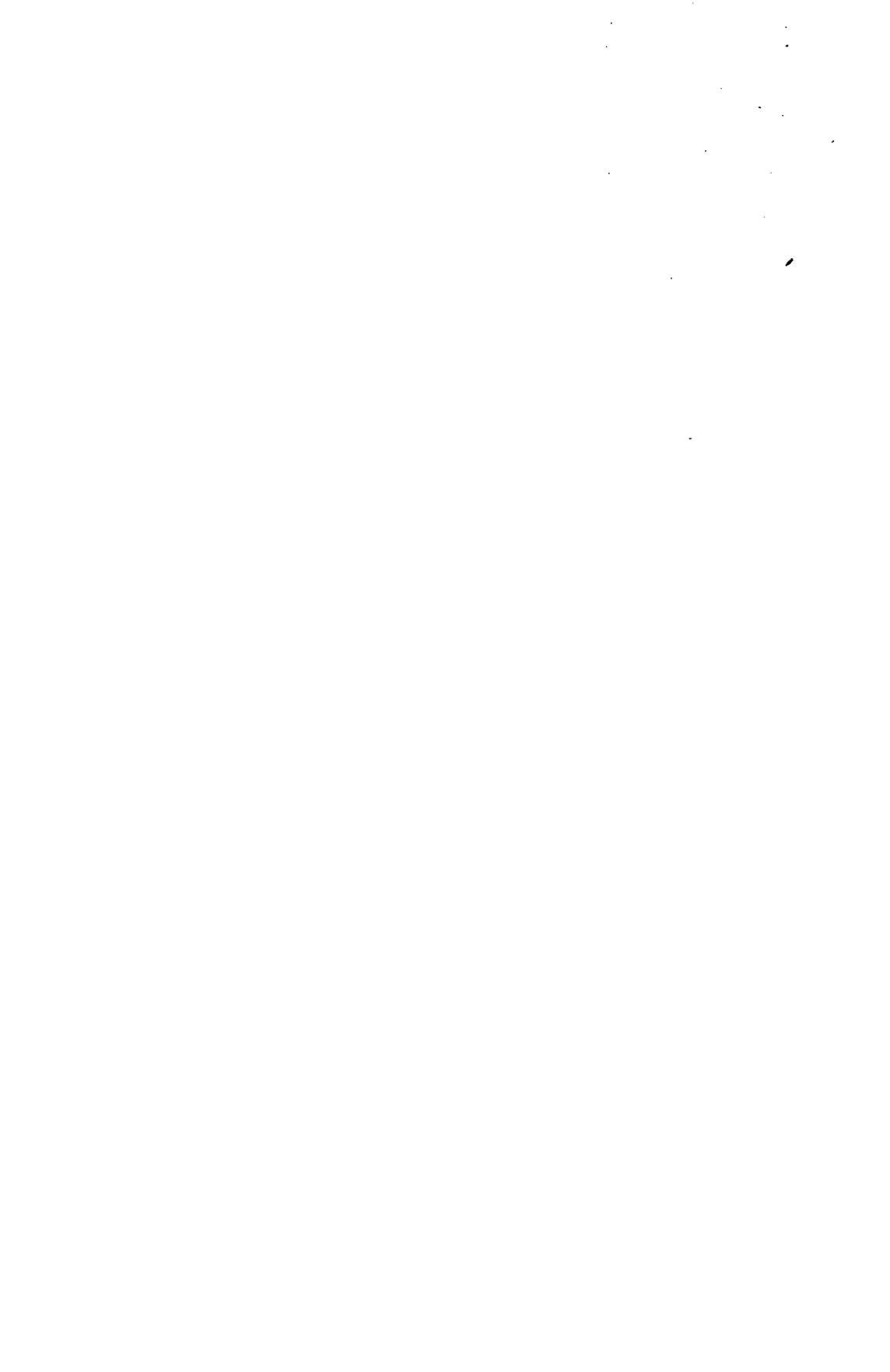
L'IPGRI

L'International Plant Genetic Resources Institute, Ipgrri, est un institut de recherche international qui a pour mandat d'améliorer la conservation et l'utilisation de la diversité génétique pour le bien-être des générations actuelles et futures. C'est un Centre du Groupe consultatif pour la recherche agricole internationale (Ggrai). Créé en 1974, l'Ipgrri emploie environ 300 personnes réparties dans 22 bureaux à travers le monde. En 2004, son budget était de 35 millions de dollars.

Photo de couverture P. Vernier

Biodiversité et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest

Pratiques traditionnelles
conduisant à *Dioscorea rotundata*
Poir.



Biodiversité et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest

Pratiques traditionnelles
conduisant à *Dioscorea
rotundata* Poir.

Roland Dumont, roland.dumont6@wanadoo.fr

Alexandre Dansi, adansi2001@yahoo.fr

Philippe Vernier, philippe.vernier@cirad.fr

Jeanne Zoundjihèkpon, jeanne@grain.org

HOMMAGE

Cet ouvrage est dédié à la mémoire de nos illustres prédécesseurs, dans l'univers des Dioscoréacées, que furent I. H. BURKILL († 1965), D. G. COURSEY († 1983) et J. MIÈGE († 1993). Leur puissance d'observation et d'intuition a fourni les connaissances de base nécessaires à l'étude des ignames africaines. La voie a ainsi été ouverte vers un monde végétal aiguisant la curiosité scientifique, tant son caractère souvent déconcertant le rend fascinant.

Une préoccupation majeure de ces trois botanistes a été de comprendre l'origine botanique des *Dioscorea rotundata*. Les parents sauvages ont été identifiés de façon présomptive mais l'itinéraire technique les amenant vers l'agriculture est resté inexpliqué. Aujourd'hui, plusieurs études récentes nous fournissent des arguments suffisamment solides pour réexaminer ces questions, tout en avançant plusieurs interprétations et hypothèses qui sont autant de sujets ouverts au débat et aux initiatives de recherche.

Ce travail d'approfondissement est l'œuvre de scientifiques francophones mais les références bibliographiques font apparaître une riche contribution de la littérature anglophone. Dans les deux cas, l'apport des chercheurs africains est abondant et souvent de qualité élevée.

© Cirad, 2005

ISSN 1251-7224

ISBN (Cirad) 2-87614-611-8

ISBN (Ipgri) 92-9043-650-6

ISBN13 (Ipgri) 978-92-9043-650-8

Sommaire

7	Remerciements
9	Avant-propos
11	Introduction
13	L'igname <i>Dioscorea rotundata</i> Poir.
13	Les aspects botaniques
18	Distribution géographique
19	Origines botaniques des ignames <i>Dioscorea rotundata</i>
20	L'organisation de la diversité chez <i>Dioscorea rotundata</i>
43	Les ignames sauvages <i>Dioscorea praehensilis</i> Benth et <i>Dioscorea abyssinica</i> Hochst ex Kunth
43	Aspects généraux
46	L'espèce <i>Dioscorea praehensilis</i>
51	L'espèce <i>Dioscorea abyssinica</i>
55	Addenda : L'espèce <i>Dioscorea togoensis</i> Knuth

57	Les phénomènes susceptibles d'expliquer la variabilité des ignames sauvages et domestiquées
57	Une suite de perturbations climatiques
60	Une succession de pressions anthropiques
64	Des flux de gènes réciproques entre ignames sauvages et cultivées
66	Les effets de la jachère périodique
67	Des variations dans l'expression du génome
69	Les mutations
70	La ploïdisation
71	La domestication conduisant à <i>Dioscorea rotundata</i>
71	Définitions et aspects généraux
73	Justifications et limites de la domestication
81	Les techniques culturelles utilisées pour passer des ignames sauvages aux <i>Dioscorea rotundata</i> à deux récoltes
81	Idées générales
82	Déroulement de la domestication et effets induits
87	Réflexions à propos de la domestication aboutissant aux <i>Dioscorea rotundata</i> à deux récoltes
95	Conclusions
99	Glossaire des termes techniques
105	Bibliographie

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement les personnes suivantes, pour avoir accepté de relire le manuscrit et pour leurs suggestions et leurs conseils pertinents :

Annette HLADICK, Centre national de la recherche scientifique, Muséum national d'histoire naturelle, Laboratoire d'écologie générale,

Jean-Louis PHAM, Institut de recherche pour le développement, Unité mixte de recherche 1097 Diversité et génomes des plantes cultivées,

Raymond VODOUHÉ, International Plant Genetic Resources Institute, bureau sous-régional en l'Afrique de l'Ouest,

Vincent LEBOT, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Unité propre de recherche 75 Amélioration génétique d'espèces tropicales à multiplication végétative.

AVANT-PROPOS

La domestication des ignames sauvages est encore largement pratiquée en Afrique de l'Ouest. Sur le plan mondial, c'est une des rares opportunités subsistantes pour comprendre comment un savoir empirique, détenu par les paysans, tire parti des ressources génétiques de plantes sauvages afin d'en faire des produits adaptés à l'agriculture. Jusqu'à un passé récent, ce processus organisateur et créateur d'agrobiodiversité est curieusement resté peu étudié, voire même ignoré, des agronomes et des sélectionneurs travaillant sur les ignames.

L'ambition de ce livre est de combler cette lacune en rassemblant les connaissances disponibles. Le sujet est original et riche en perspectives d'avancées scientifiques, à un moment où les scientifiques prennent conscience du potentiel de progrès technique et d'adaptation aux changements environnementaux que recèlent les savoirs et les pratiques paysans relatifs à la gestion des ressources génétiques.

L'ouvrage est volontairement limité à la domestication conduisant aux ignames *Dioscorea rotundata*, de loin les plus cultivées en Afrique de l'Ouest et sur la planète. Toutefois, cette igname et ses parents sauvages posent des problèmes de taxonomie et d'identité botanique dont la clarification est indispensable avant d'accéder au thème de la domestication. Cette contrainte a conduit les auteurs à consacrer une importante première partie à la biodiversité des ignames *D. rotundata* et à celle des formes sauvages dont elles dérivent, selon le plan détaillé ci-après.

D'abord, les ignames *D. rotundata* sont définies et caractérisées, d'une part, en examinant leurs relations phylétiques avec l'espèce *D. cayenensis* et, d'autre part, en fonction de critères botaniques, agronomiques, technologiques et génétiques.

Ensuite, les auteurs s'intéressent aux ignames sauvages *D. abyssinica* et *D. prae-hensilis* utilisées par les agriculteurs « domesticateurs » pour créer *D. rotundata*. Leurs relations avec différents écosystèmes, leur diversité, leurs différences et leurs similitudes sont mises en relief.

Enfin, les phénomènes susceptibles de modifier la variabilité des ignames sauvages et de les rendre aptes à la domestication sont présentés et discutés.

Ce n'est qu'après avoir traité ces thèmes que les deux chapitres « La domestication conduisant à *Dioscorea rotundata* » et « Les techniques culturales utilisées pour passer des ignames sauvages aux *Dioscorea rotundata* à deux récoltes » abordent la domestication proprement dite. La signification et l'importance pratique de ce processus sont analysées. Les auteurs décrivent les techniques utilisées par les agriculteurs pour obtenir *D. rotundata* à partir des ignames sauvages prélevées dans le milieu naturel.

L'ouvrage s'achève par la formulation d'hypothèses pouvant expliquer les transformations phénotypiques provoquées par les pratiques de domestication et leur maintien par multiplication végétative. Ces hypothèses demandent encore à être évaluées par la recherche et sont des thèmes d'étude potentiels, notamment pour les généticiens. Certaines sont d'ailleurs déjà en cours de vérification avec les techniques de marquage moléculaire les plus récentes, mises en œuvre par des équipes associant des chercheurs du Nord et du Sud.

Introduction

Selon une étude de l'Ifpri (International Food Policy Research Institute, Washington, SCOTT *et al.*, 2000), l'Afrique subsaharienne fournirait près de 96 % des disponibilités mondiales en ignames et la production africaine aurait augmenté de 183 % entre 1983 et 1996. Il faut ajouter que la quasi-totalité de cette production se situe en Afrique de l'Ouest où elle est composée, pour près de 90 %, de l'espèce *Dioscorea rotundata*. Seule la Côte d'Ivoire fait exception à la règle avec plus de 70 % de sa production assurée par *D. alata* (DOUMBIA, 1998) mais les ignames *D. rotundata* alimenteraient 75 % du commerce national (TOURÉ *et al.*, 2003).

L'adaptation des ignames à la monoculture (*lato sensu*) serait l'œuvre de la civilisation de l'igname (MIÈGE, 1952). L'aire géographique concernée est, pour sa majeure partie, une zone de savane succédant probablement à un environnement plus forestier dont les actuels résidus de forêt mésophile seraient la trace. AUBRÉVILLE (*in* SCHNELL, 1971) a particulièrement développé l'idée d'une savanisation anthropique des régions initialement forestières.

Les scientifiques qui se sont intéressés à la civilisation de l'igname ont très vite été frappés par l'importance de ses aspects culturels. Plusieurs études les ont abordés, dont COURSEY (1976), SEIGNOBOS (1992), ASSOGBA (1993) et ALLOMASSO (2001). Dans tous les cas, elles renvoient très loin dans le passé des sociétés ouest-africaines.

La civilisation de l'igname est une construction conduisant à la sédentarisation et au renforcement de l'organisation sociale. Quand l'ensemble de ses avantages est exploité, l'igname *D. rotundata* assure la sécurité vivrière pendant la quasi-totalité de l'année. Plusieurs ethnies d'Afrique de l'Ouest ont pleinement utilisé cette opportunité, d'autres n'ont retenu que les cultivars à production précoce, soit parce qu'ils permettent de faire la soudure alimentaire entre deux productions de céréales, soit parce que les conditions climatiques locales sont défavorables aux cultivars tardifs, ou encore parce que ces derniers, peu nombreux et faiblement performants, ne peuvent concurrencer les ignames *D. alata* (Côte d'Ivoire).

Dès 1939, BURKILL est convaincu que les ignames *D. rotundata* sont des domestications opérées par l'agriculteur africain à partir des ignames sauvages existant dans la flore naturelle. Toutefois, il a fallu attendre la fin du XX^e siècle pour asseoir cette idée sur des résultats scientifiques. Des outils très puissants (marqueurs enzymatiques et moléculaires, cytométrie en flux) ont été utilisés pour révéler les relations génétiques entre *D. rotundata* et les ignames sauvages. Le savoir scientifique sur les méthodes traditionnelles de domestication s'est aussi enrichi. D'abord, un travail d'enquête a été mené dans 150 exploitations distribuées dans deux régions du Bénin septentrional (DUMONT et VERNIER, 1997a) et des informations plus ponctuelles ont été recueillies dans d'autres pays africains. Ensuite, le sujet s'est trouvé considérablement approfondi avec cinq études effectuées au Bénin (BACO, 2000 ; OKRY, 2000 ; ADOUKONOU, 2001 ; ALLOMASSO, 2001 ; MIGNOUNA et DANSI, 2002). Des enquêtes conduites au Nigeria (VERNIER et al., 2003) indiquent que la domestication des ignames est pratiquée dans plusieurs régions de ce pays avec des techniques semblables à celles observées au Bénin. Enfin, les travaux de HILDEBRAND (2003), dans le sud-ouest de l'Ethiopie, mettent en lumière l'existence d'une domestication locale partant de plusieurs ignames sauvages et présentant de nombreuses similitudes avec les pratiques d'Afrique de l'Ouest.

Il apparaît aujourd'hui opportun d'ébaucher une synthèse des connaissances disponibles, de près ou de loin en rapport avec la domestication des ignames africaines. Pour mener à bien cette entreprise, on dispose d'un grand nombre de publications, d'une quantité non négligeable de résultats expérimentaux non publiés ou parfois inexploités et, surtout, de nombreuses observations réalisées sur le terrain. Une grande partie de ce capital vient du Bénin et de la Côte d'Ivoire. Des informations ont aussi été recueillies en Guinée, au Togo, au Burkina Faso, au Nigeria et au Cameroun. La majeure partie de l'Afrique de l'Ouest est donc concernée, à des degrés divers, par le travail de synthèse proposé. Enfin, celui-ci débordé à de multiples occasions vers les régions d'Afrique centrale et orientale.

Pour conduire cette réflexion de synthèse, le risque est pris d'aller au delà des résultats scientifiques éprouvés. De nombreuses hypothèses sont avancées et plusieurs d'entre elles s'appuient sur des théories dont certaines, très récentes, élargissent considérablement le champ de la génétique. L'avenir fera le tri parmi les idées proposées.

L'igname

Dioscorea rotundata

Poir.

Les aspects botaniques

Une grande confusion existe depuis longtemps à propos des ignames *Dioscorea rotundata* Poir. et *D. cayenensis* Lam. En Afrique de l'Ouest anglophone, particulièrement au Nigeria, ces ignames sont respectivement connues sous les noms de *White yam* et de *Yellow yam*. Toutes deux sont regroupées sous le terme de *Guinea yam*. De leur côté, les agriculteurs de l'Afrique de l'Ouest francophone n'établissent pas de séparation nette entre *D. rotundata* et *D. cayenensis*, alors qu'un nom générique s'applique à chacune des autres ignames cultivées (*D. alata*, *D. bulbifera*, *D. dumetorum*, *D. esculenta*), celles-ci n'étant toutefois pas considérées comme de « vraies ignames » par beaucoup d'ethnies (figure 1). Les diagnoses de LAMARCK (1792) et de POIRET (1813) sont aussi apparues insuffisamment précises pour séparer *D. cayenensis* et *D. rotundata* (in MIÈGE et LYONGA, 1982). Enfin, dans l'édition de 1968 de la *Flora of West Tropical Africa*, MIÈGE considérait encore *D. rotundata* comme une sous-espèce de *D. cayenensis*. Ce statut botanique conféré à *D. rotundata*, d'abord par GRISEBACH en 1854, avait ensuite été adopté par PRIN et BURKILL en 1919 et CHEVALIER en 1936 (in COURSEY, 1976). Cette situation floue a conduit au concept de complexe botanique *D. cayenensis* - *D. rotundata* proposé à l'occasion du séminaire sur l'igname qui s'est déroulé en 1978 au Cameroun (MIÈGE et LYONGA, 1982), financé par l'Ifs (International Foundation

for Science, Stockholm, Suède). L'idée a ensuite été défendue par HAMON (1987) pour « regrouper sous un même vocable toutes les ignames cultivées originaires de l'Afrique de l'Ouest, non bulbifères et à feuilles entières. »

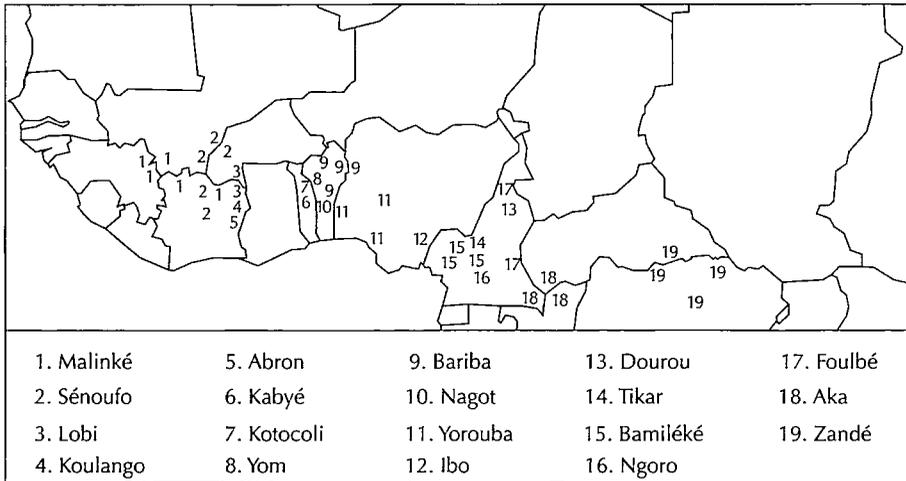


Figure 1. Distribution géographique des ethnies citées dans l'ouvrage.

D. cayenensis et *D. rotundata* sont des domestications obtenues à partir de Dioscoréacées sauvages de la section *Enantiophyllum* Uline dont la spéciation s'est opérée en Afrique. Ces deux ignames cultivées divergent par plusieurs caractères botaniques et génétiques sans jamais être séparées de façon indiscutable. L'igname *D. rotundata* ne peut donc être étudiée sans présenter d'abord *D. cayenensis*.

D. cayenensis stricto sensu (diagnose POIRET) se rencontre de l'ouest à la partie centrale de l'Afrique. Dans l'Ouest, elle coexiste avec *D. rotundata* en étant toujours marginale dans l'agriculture. Dans la partie centrale (essentiellement forestière), *D. cayenensis* et *D. alata* assurent la quasi-totalité d'une production excluant souvent *D. rotundata*. A cause de cette vaste distribution géographique, *D. cayenensis* est pourvue de nombreux noms vernaculaires : Yaobadou chez les Baoulé de Côte d'Ivoire (HAMON, 1987), Banoussé, Alakissa (Ikéni) et Kanlin respectivement chez les Bariba, les Nago et les Adja du Bénin (DANSI *et al.*, 1999), Ji oku et Ishu kpukpa chez les Ibo et les Yuruba du Nigeria (ORKWOR, communication personnelle), Mbip et Ekoto chez les Dourou et les Bamiléké du Cameroun (DUMONT *et al.*, 1994 ; MIGNOUNA *et al.*, 2002a), Akô chez les populations d'Afrique centrale de langue téké (N'KOUNKOU, 1993). Cette liste est évidemment loin d'être exhaustive.

On dispose aujourd'hui de plusieurs études scientifiques et d'observations diverses se rapportant aux relations phylétiques entre *D. cayenensis* et d'autres

ignames africaines de la section *Enantiophyllum* dont *D. rotundata*. Cependant, la situation reste embrouillée. Elle se résume de la façon suivante.

TERAUCHI *et al.* (1992), RAMSER *et al.* (1997) ainsi que CHAÏR *et al.* (2005) indiquent que *D. cayenensis* et *D. rotundata* possèdent le même ADN chloroplastique (ce qui en ferait une même espèce), étranger à celui existant chez *D. burkilliana*. En se fondant sur les caractéristiques de l'ADN ribosomique nucléaire, TERAUCHI *et al.* (1992) font par ailleurs apparaître *D. cayenensis* comme un hybride interspécifique. Le parent femelle pourrait être *D. rotundata*, *D. praeheensis* Benth, *D. liebrechtsiana* De Wild ou *D. abyssinica* Hochst ex Kunth, toutes caractérisées par un appareil végétatif et un tubercule se renouvelant chaque année. Le géniteur mâle serait *D. burkilliana*, *D. minutiflora* Engl. ou *D. smilacifolia* De Wild, toutes à plateau pérenne.

Les marqueurs enzymatiques ou moléculaires, appliqués à l'ADN total, fournissent des résultats dont certains vont dans le sens des idées précédentes tandis que d'autres s'en écartent. MIGNOUNA *et al.* (2002a) et MIGNOUNA et DANSI (2002) distinguent bien *D. cayenensis* de *D. rotundata* sans toutefois les séparer. HAMON (1987) envisage l'éventualité d'une hybridation interspécifique à l'origine de *D. cayenensis* tout en soulignant l'intervention probable de *D. burkilliana*. D'autres auteurs voient *D. cayenensis* très voisine sur le plan phylétique de *D. burkilliana*, ou même comme une domestication de cette igname (AKORODA et CHHEDA, 1983 ; ONYILAGHA et LOWE, 1985 ; MIGNOUNA *et al.*, 1998 ; DANSI *et al.*, 2000b). Enfin, H. M. BURKILL (1985) ainsi que EDEOGA et OKOLI (2001), considèrent *D. cayenensis* et *D. rotundata* comme deux espèces distinctes.

Plusieurs observations de terrain renforcent l'idée d'une proximité phylétique entre *D. cayenensis* et *D. burkilliana*. En Côte d'Ivoire, HAMON (1987) indique que *D. burkilliana* produit des tubercules assez semblables à ceux de *D. cayenensis* après transfert dans l'agriculture. Dans ce pays, des graines de *D. burkilliana* ont fourni des tubercules de type *D. cayenensis* après trois années de culture sur buttes (DUMONT, observation personnelle). L'ethnie bamiléké du Cameroun part aujourd'hui encore de *D. burkilliana* pour créer des ignames *D. cayenensis* (DUMONT *et al.*, 1994). Chez l'ethnie nago-idatcha, occupant le centre-ouest du Bénin, *D. cayenensis* connue sous le nom de Ikéni est aussi appelée Itschotinto, signifiant « l'igname mille pattes » (DUMONT, observation personnelle), probablement à cause de la ressemblance de son ancêtre sauvage avec les iules du genre *Pachybolus* ; or seule *D. burkilliana* correspond à cette image.

On a donc divers arguments ramenant *D. cayenensis* vers *D. burkilliana*. Cependant, bien que l'appareil végétatif soit monomorphe, une variabilité assez large apparaît au niveau du tubercule. Les bosselures de l'épiderme (caractère reconnu par BURKILL en 1918) existent chez le Yaobadou de Côte d'Ivoire mais pas chez le Mbip du nord du Cameroun. Le tubercule de ce dernier cultivar a une silhouette en col de cygne jamais vue en Côte d'Ivoire.

D. cayenensis est aussi séparée par deux types de pré-tubercules. L'un, volumineux et de forme irrégulière, est commun en Afrique de l'Ouest et du Centre. L'autre, de faible calibre et sphérique, est moins répandu ; il a été vu en grand nombre au Cameroun, surtout dans la région de Yaoundé (DUMONT, observation personnelle) et quelques exemplaires ont été rencontrés dans le centre-ouest du Bénin (DANSI, observation personnelle). Cette variabilité morphologique du tubercule permet de penser que *D. cayenensis* pourrait avoir plusieurs origines. Cette idée expliquerait peut-être l'actuelle divergence d'opinions sur la nature botanique de cette igname. En admettant notamment que le pré-tubercule est le résidu du plateau fibreux caractéristique chez la plupart des ignames sauvages possédant un appareil végétatif pluriannuel ou pérenne, on peut déjà imaginer une double origine pour *D. cayenensis*. L'une serait *D. burkilliana* dont le plateau allongé, à croissance plagiotrope, peut excéder 50 centimètres. L'autre serait *D. minutiflora*, qui forme un plateau circulaire de taille beaucoup plus modeste. Depuis peu, cette dernière igname est regardée comme une forme de *D. burkilliana* (MIGNOUNA et DANSI, 2003 ; CHAIR *et al.*, 2005), ce qui implique un large polymorphisme de l'espèce. Mais il n'est pas certain que les deux ignames puissent être totalement confondues. En Côte d'Ivoire, les marqueurs enzymatiques révèlent deux ensembles génétiques au sein des *D. minutiflora* (HAMON, 1987).

Le caractère octoploïde ($2n = 80$, $X = 10$) de *D. cayenensis* a été établi par plusieurs études (ZOUNDJIHÈKPON *et al.*, 1990 ; Zoundjihèkpon, 1993 ; HAMON *et al.*, 1992 ; DANSI *et al.*, 2000b, 2000c). Toutefois, en 2001, DANSI *et al.* trouvent trois niveaux de ploïdie (4X, 6X, 8X) en soumettant des ignames *D. cayenensis* camerounaises à la technique de cytométrie en flux. Tout en demandant confirmation, ce résultat fait apparaître pour la première fois l'igname concernée comme une série polyploïde.

Les ignames *D. cayenensis* ne sont connues, jusqu'à présent, que par des plantes mâles. Celles-ci ont fait preuve d'une très faible fertilité quand l'ITA (International Institute of Tropical Agriculture, Nigeria) les a utilisées dans des croisements contrôlés (DANSI *et al.*, 1999). Le statut d'espèce attribué à *D. cayenensis* paraît donc discutable. Cette igname viendrait d'accidents génétiques, notamment des ploïdisations, capturés par l'agriculteur, et dont la mise en culture a modifié les caractères morphologiques ; elle devrait donc être regardée comme un cultigène.

Les marqueurs enzymatiques ou moléculaires ont mis en lumière des ignames cultivées, en Afrique de l'Ouest et du Centre, n'étant ni des *D. cayenensis stricto sensu* ni des *D. rotundata* mais possédant des affinités génétiques avec *D. cayenensis* (HAMON, 1987 ; ZOUNDJIHÈKPON, 1993, SENIOU, 1993 ; DUMONT *et al.*, 1994 ; DANSI *et al.*, 2000b ; CAMARA, 2001). Ces ignames particulières sont mâles et apparaissent hexaploïdes ($2n = 60$, $X = 10$) à la suite de plusieurs études cytogénétiques (ZOUNDJIHÈKPON *et al.*, 1990 ; ZOUNDJIHÈKPON, 1993 ; HAMON *et al.*, 1992 ; DANSI *et al.*, 2000b, 2000c ; CAMARA, 2001).

Ces mêmes ignames se révèlent fortement hétérogènes sur le plan des caractères morphologiques. Quatre groupes peuvent être distingués dans l'état actuel de nos connaissances :

– l'igname Kangba de Côte d'Ivoire (ethnies abron, koulango, agni, baoulé, djimini) avec l'igname Shoufing qui est son *alter ego* en pays bamiléké camerounais. Cette igname est surtout caractérisée par des feuilles dont les lobes sont très écartés et le pétiole muni d'une épine. En Côte d'Ivoire, HAMON (1987) indique l'existence de plusieurs cultivars séparés par la coloration de la chair du tubercule — blanc, jaune clair, jaune foncé, violet, jaune avec zones violacées ;

– l'igname Kpokpokokpo de l'ethnie agni de Côte d'Ivoire. Le tubercule est un ensemble soudé de masses globuleuses, sa chair est blanche ou jaune clair. En utilisant les marqueurs moléculaires, MIGNOUNA *et al.* (1998) montrent que cette igname partage 60 % de son génome avec *D. cayenensis* et l'autre géniteur n'est pas identifié. C'est un premier cas probable d'hybridation interspécifique ;

– un ensemble arbitrairement composé des ignames Bolgo Nyu (centre du Burkina Faso) et Kpeyou qui serait son homologue en région kabyé et kotokoli du nord du Togo, Makpawa et Ofegui respectivement chez les ethnies yom et nago du Bénin, Bamba et Gban du pays malinké de Guinée. Exception faite pour la chair jaune clair du tubercule, ce matériel végétal est morphologiquement hétérogène mais, regardé de façon générale, ses principales caractéristiques l'éloignent clairement des deux groupes botaniques précédents tout en les rapprochant, dans une certaine mesure, des *D. rotundata* qu'on rencontrera plus loin ;

– le cultivar Baridjo de l'ethnie boko du Bénin. Il associe les feuilles de *D. burkilliana* avec la tige de *D. praeheasilis* (DANSI *et al.*, 1999). Ses caractères enzymatiques l'éloignent des cultivars Makpawa et Ofegui, classés dans le groupe précédent (DANSI *et al.*, 2000b ; MIGNOUNA *et* DANSI, 2003). Un second cas d'hybridation interspécifique est présumé ici. Des morphotypes semblables sont apparus en Côte d'Ivoire dans la descendance de croisements expérimentaux entre le cultivar femelle Krenglé (*D. rotundata*) et *D. praeheasilis* (DUMONT, observation personnelle). Le niveau de ploïdie de ce matériel n'a pas été mesuré.

Les cultivars hexaploïdes, de Côte d'Ivoire, sont rattachés à *D. cayenensis* par HAMON (1987) tout en suggérant que cette igname pourrait être une espèce « artefact » issue de deux espèces sauvages distinctes, l'une étant à l'origine du type Yaobadou (*D. cayenensis stricto sensu*) tandis que l'autre aurait fourni le type Kangba (*D. cayenensis lato sensu*) et ses formes hexaploïdes associées. Le problème reste posé. Il existe une relation phylétique présomptive entre tout ou partie de ce matériel végétal et les ignames sauvages à plateau pérenne dont particulièrement *D. burkilliana*.

D'une façon générale, il faut souligner la divergence de résultats entre, d'une part, les travaux portant sur l'ADN chloroplastique et, d'autre part,

les études ayant utilisé les marqueurs enzymatiques ou moléculaires sur l'ADN total. La raison de cet écart devrait être analysée mais, en tout état de cause, il faut davantage explorer la diversité des *D. cayenensis* et des ignames *D. burkilliana* avant de rechercher leur degré de parenté mutuel et avec *D. rotundata*.

Distribution géographique

COURSEY (1967) situait le domaine de culture des ignames africaines, toutes espèces confondues, entre le Cameroun occidental et le fleuve Bandama de Côte d'Ivoire, dans la zone climatique limitée par l'isohyète 800 millimètres au nord et s'étendant, vers le sud, jusqu'à l'océan Atlantique.

Pour sa partie économiquement importante, l'aire de production des ignames *D. rotundata* ne correspond pas exactement aux limites indiquées (figure 2). Elle part bien du Cameroun occidental mais elle s'étend jusqu'en Haute Guinée avec toutefois un vide relatif entre cette région et le fleuve Bandama. En latitude, elle est fortement concentrée dans les savanes comprises entre les 6^e et 10^e parallèles nord.

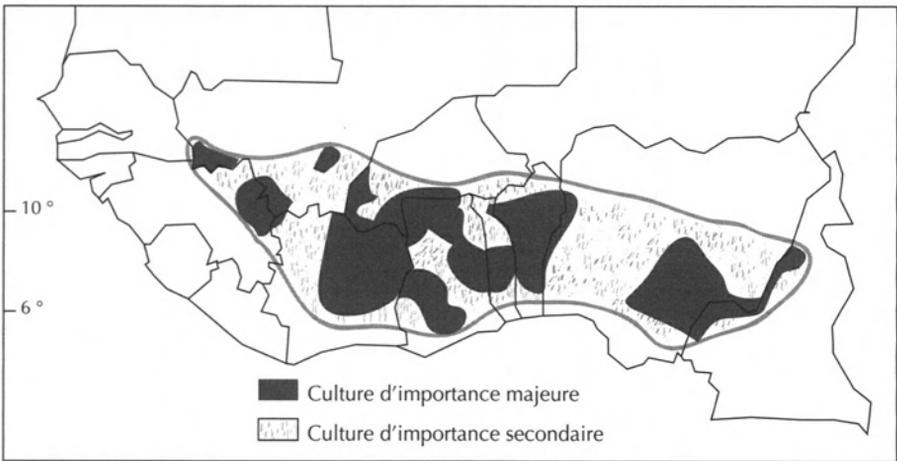


Figure 2. Distribution géographique de la culture des ignames *Dioscorea rotundata* en Afrique occidentale.

En Afrique de l'Ouest, la zone de culture des ignames *D. rotundata* s'est modifiée au cours des dernières décennies. Dans le sud-est du Nigeria, l'agriculture commerciale a repoussé les ignames vers le nord (MANYONG *et al.*, 1996). Au Burkina Faso, la production s'est développée le long de la frontière ghanéenne peu éloignée de Ouagadougou, capitale et principale ville du

pays. La demande des marchés urbains a aussi induit une production de *D. rotundata* dans le Bénin méridional. Le même phénomène s'observe dans l'extrême sud du Mali mais aussi dans la région de Ségou (proche de Bamako) et vers la zone frontalière du Sénégal, qui approvisionne le marché de Dakar.

Des productions commerciales d'ignames sont aussi signalées dans les savanes de la République centrafricaine (DUMONT *et al.*, 1994) et du Tchad méridional (MBAILAO KEMDIGAO, 1998). Le matériel végétal exploité reste peu inventorié, on ignore dans quelle mesure il se rapporte à *D. rotundata*.

Origines botaniques des ignames

Dioscorea rotundata

Les relations phylétiques entre *D. rotundata* et les ignames sauvages sont un sujet de préoccupation déjà ancien. CHEVALIER relie le cultivar Soussou du nord du Bénin à *D. praehensilis* en 1920 et à *D. lecardii* De Wild en 1936 ; il assimile le cultivar ivoirien Sopéré à *D. praehensilis* en 1920. Pour BURKILL (1939), *D. rotundata* dériverait de *D. abyssinica* ou d'une autre igname sauvage de même type (peut-être *D. lecardii*). Dans sa thèse de 1952, MIÈGE indique *D. abyssinica*, *D. sagittifolia* Pax, *D. praehensilis*, *D. liebrechtsiana* et *D. manganotiana* J. Miège comme des parents possibles pour *D. rotundata*. Les suggestions de COURSEY (1976) se limitent à *D. praehensilis*. La pertinence de ces différentes opinions apparaîtra au cours de notre étude.

D. rotundata est rattachée aux ignames sauvages *D. praehensilis* et *D. abyssinica* par plusieurs travaux scientifiques récents (HAMON, 1987 ; TERAUCHI *et al.*, 1992 ; ZOUNDJIHÈKPON, 1993 ; DANSI, 1995 ; DANSI *et al.*, 1999 ; SCARCELLI, 2002). Les deux derniers auteurs montrent qu'à l'échelle du Bénin, la diversité des *D. rotundata* se sépare géographiquement en fonction de l'aire de distribution des espèces *D. praehensilis* et *D. abyssinica*. L'une et l'autre de ces ignames sauvages conduisent donc bien aux *D. rotundata* et toutes trois sont tétraploïdes ($2n = 40$, $X = 10$) selon ZOUNDJIHÈKPON *et al.* (1990), HAMON *et al.* (1992), ZOUNDJIHÈKPON (1993), GAMINETTE *et al.* (1999), DANSI *et al.* (2000b) et CAMARA (2001).

D. rotundata, sur laquelle notre étude est centrée de façon restrictive, se définit comme un groupe de Dioscoréacées cultivées, d'origine africaine, appartenant à la section botanique Enantiophyllum Uline, de cycle végétatif annuel court (6 à 8 mois) et dont le tubercule a une longue période de dormance (3 à 5 mois), avec une chair peu ou pas pigmentée (crème ou blanche). Nous séparons donc *D. rotundata* de *D. cayenensis*. Ces deux ignames se rejoignent, probablement, à un niveau phylogénétique encore indéterminé mais seule la première reste concernée par la domestication en Afrique de l'Ouest.

L'organisation de la diversité chez *Dioscorea rotundata*

La situation à l'échelle du paysan africain

Dioscorea rotundata se subdivise en variétés ou cultivars (forme abrégée : cv au singulier, cvs au pluriel). Sans avoir exactement la même signification, ces deux termes se rencontrent dans la littérature scientifique se rapportant aux ignames cultivées.

Pour le paysan africain, le cultivar d'igname est une unité identifiée par un nom vernaculaire souvent porteur d'une information technique ou historique. Pour séparer les cultivars, les caractéristiques du tubercule sont les plus discriminantes ; celles de l'appareil végétatif peuvent être des marqueurs efficaces mais ce n'est pas une règle générale. D'un autre côté, le paysan voit le cultivar d'igname comme un ensemble de critères techniques que sont les exigences agronomiques, l'époque de récolte, la qualité culinaire et l'aptitude à la conservation.

On ignore combien de cultivars d'ignames *D. rotundata* existent dans l'agriculture africaine. Selon MARTIN et SADIK (1977), l'ensemble botanique *D. cayenensis* - *D. rotundata* compterait entre 500 et 2 500 cultivars en Afrique de l'Ouest. S'agissant de la Côte d'Ivoire et du Bénin, 166 et 311 appellations ont été respectivement relevées pour les ignames *D. rotundata* (HAMON, 1987 ; DANSI et al., 1999), mais il y a probablement beaucoup de cas de synonymie parce que le matériel végétal, multiplié par voie végétative, se retrouve chez un grand nombre d'ethnies. Les enquêtes régionales, effectuées à l'intérieur du Bénin, permettent d'avoir une idée plus précise sur la diversité du matériel végétal utilisé au niveau de l'exploitation. Au mieux, le paysan possède une trentaine de cultivars d'ignames *D. rotundata* et, de façon générale, une dizaine de cultivars occupe plus de 70 % de la surface cultivée en ignames (DUMONT, 1997 ; BACO, 2000 ; OKRY, 2000 ; VERNIER et DOSSOU, 2000).

En Côte d'Ivoire orientale et centrale, HAMON (1987) relève 5 à 15 cultivars d'ignames *D. rotundata* par village et l'ouest du pays en compte moins encore. La haute Guinée, principale région productrice en Guinée, possède aussi un petit nombre de cultivars *D. rotundata* et plusieurs d'entre eux sont partagés avec la Côte d'Ivoire voisine (DUMONT, 1993).

L'étroite gamme des cultivars cultivés, dans les pays précités, pourrait s'expliquer par la faible ancienneté de la domestication locale. Alors qu'il fournit de nombreuses informations sur les habitudes alimentaires des populations rencontrées, l'explorateur français René CAILLIÉ (réédition 1932) ne parle pas de l'igname dans la partie de son voyage vers Tombouctou, allant de Kankan (Guinée) à Tengrela (Côte d'Ivoire), entre juin 1827 et janvier 1828.

De son côté, en s'appuyant sur la mémoire collective de l'ethnie malinké, CAMARA (2001) évalue à deux siècles l'ancienneté de la domestication pratiquée en Guinée. En se référant à un repère historique, SEKOUBA (2001) indique que les *D. rotundata* étaient connues dans la région avant 1840. Enfin, selon les paysans abron de Côte d'Ivoire (DUMONT, observation personnelle), la domestication locale conduisant aux *D. rotundata* remonterait à l'immigration akan, partie du Ghana, au XVII^e siècle (ASSOGBA, 1993) ou au XVIII^e siècle (ROUGERIE, 1982). Ce caractère récent de la domestication transparaît d'ailleurs dans l'agriculture ivoirienne actuelle qui conserve toute la séquence des formes intermédiaires entre *D. praezensilis* et *D. rotundata*. La même situation se retrouve au Bénin méridional où la proximité et l'attractivité du marché de Cotonou ont, de façon récente, stimulé la domestication de *D. praezensilis* pour créer les *D. rotundata* de type Gnidou.

L'espèce *D. rotundata* est scindée en deux groupes principaux, l'un étant les ignames à deux récoltes (précoces) et l'autre, les ignames à une récolte (tardives). Beaucoup de cultivars tardifs ont été rassemblés sous le nom de kokoro (DANSI *et al.*, 1999), reprenant l'appellation générique qui leur est appliquée au Nigeria et au Bénin. Toutefois, les kokoro sont plus spécifiquement les *D. rotundata* destinées à la transformation en cossettes. Les ignames tardives de Côte d'Ivoire et de Guinée n'entrent pas dans ce cadre.

Les cultivars à deux récoltes donnent deux productions successives, correspondant à des modèles de tubérisation différents, au cours d'une même campagne de culture. Une première récolte intervient trois à cinq mois après la levée, en détachant le tubercule sans endommager le système racinaire. Chaque plante fournit habituellement un ou deux tubercules pondéreux (2 à 10 kilogrammes) et longs (0,25 à 0,75 mètre), ce sont des produits primeurs se conservant peu longtemps et inutilisables comme semences. La seconde production est une néoformation succédant au prélèvement du tubercule initial, sa récolte se situe plusieurs semaines après la fin du cycle végétatif annuel marquée par le dessèchement des organes aériens. Chaque plante fournit le plus souvent de nombreux tubercules, très inégaux en calibre, plus ou moins soudés au niveau de leur tête, dont le poids global varie entre 0,5 et 8 kilogrammes. Une étude qui s'est déroulée pendant quatre années, couvrant la plus grande partie de la savane ivoirienne et concernant 4 340 plantes, indique un rendement moyen en agriculture traditionnelle de 6,7 tonnes par hectare en seconde récolte et de 11 tonnes en première récolte (DUMONT et KOUAKOU, à paraître). Au Bénin, 754 doubles mesures réparties sur trois campagnes de culture révèlent un rendement moyen de 9,3 tonnes par hectare en seconde récolte et de 14,6 tonnes en première récolte (VERNIER et DOSSOU, 2000). Les tubercules de seconde récolte se prêtent mal à la cuisine parce qu'ils sont très fibreux. En revanche, ils possèdent une excellente aptitude à la conservation, sous réserve d'être dégermés régulièrement après rupture de dormance. Ils sont utilisés comme semences (éventuellement en les fractionnant) pour la reproduction végétative qui est la règle générale

dans l'agriculture des *D. rotundata*. La technique de la double récolte n'a rien à voir avec la succession des récoltes pouvant être appliquée à l'espèce *D. dumetorum* parce que celle-ci produit, de façon simultanée, plusieurs tubercules différenciés par leur rapidité de développement.

Les cultivars à une récolte fournissent une seule production annuelle qui se situe toujours en fin de cycle végétatif. Chaque plante donne plusieurs tubercules mais leur nombre et leur poids individuel sont des caractères variant considérablement en fonction du cultivar, des conditions de milieu et des techniques de culture. Etant courts, ces tubercules peuvent rester dans les buttes jusqu'au cœur de la saison sèche sans augmenter les risques de blessure à la récolte. Les pertes dues aux pourritures se trouvent ainsi limitées au cours du stockage ultérieur. Un tel matériel végétal est particulièrement bien adapté à une conservation post-récolte de trois à six mois. La production des cultivars à une récolte doit être séparée en deux parties : les semences pour la campagne suivantes et les tubercules de consommation.

Au cours de leur histoire, les ignames *D. rotundata* à une récolte ont fait successivement l'objet de deux sélections opposées. Dans le passé, le paysan a surtout retenu les cultivars fournissant un faible nombre de tubercules afin d'accroître leur volume individuel avec, corollairement, une réduction des pertes à l'épluchage (DUMONT, 1971). Depuis approximativement un quart de siècle, cette pression sélective s'est inversée, en pays yorouba nigérian, au Bénin et au Togo, sous l'effet de la demande commerciale pour les cossettes d'ignames induite par le phénomène d'urbanisation (VERNIER *et al.*, 1999). Dans ce contexte socio-économique nouveau, les ignames kokoro ont pris un essor important à partir d'un stock de matériel végétal préexistant de façon marginale dans l'agriculture (de la Côte d'Ivoire jusqu'au Nigeria, semble-t-il) mais probablement aussi parce que de nouveaux cultivars ont été obtenus par la domestication récente (MIGNOUNA et DANSI, 2002). Toutes ces ignames produisent quatre à dix tubercules par plante, le poids de chacun d'eux variant de 200 à 800 grammes. Cette forme spontanée de tubérisation ressemble beaucoup, morphologiquement et physiologiquement, à celle artificiellement déclenchée pour la production semencière des cultivars à deux récoltes.

D'un point de vue agronomique, les ignames à deux récoltes sont exploitables en récolte unique ; c'est une nécessité quand un retard de tubérisation s'oppose à une récolte précoce. C'est aussi une stratégie commerciale aujourd'hui délibérément développée, notamment en Côte d'Ivoire (DUMONT et KOUAKOU, à paraître), pour prolonger l'approvisionnement des marchés urbains en tubercules frais tout en limitant les pertes après récolte. En revanche, il est sans intérêt de faire la double récolte pour des ignames tardives parce que les tubercules sont trop nombreux pour atteindre précocement le calibre requis par la cuisine ou le commerce.

Il existe aussi des cultivars connus comme intermédiaires entre les ignames à une ou deux récoltes ; ils passent de l'un à l'autre groupe agronomique selon

les conditions climatiques, les variations du système de culture ou encore la stratégie de production. Ainsi, le cultivar Krengré est habituellement une igname à récolte unique en Côte d'Ivoire alors qu'il est largement exploité en double récolte dans le nord-est de la Guinée où il bénéficie d'un régime pluviométrique moins irrégulier. En règle générale, chaque plante fournit deux ou trois tubercules inégaux en volume dont certains peuvent atteindre 5 kilogrammes. Les tubercules de calibre moyen (environ 1 kilogramme) servent de semence. Les cultivars de ce groupe d'ignames seront dorénavant désignés sous le nom de cultivars mixtes.

Les enquêtes réalisées chez l'ethnie bariba du Bénin (DUMONT, 1997 ; VERNIER et DOSSOU, 2000) montrent que l'agriculteur distingue bien deux groupes principaux parmi ses ignames *D. rotundata*. Les cultivars à une récolte et les cultivars mixtes sont les Yassounou tandis que les cultivars à deux récoltes sont les Tamdwé (ou Tamdoua). Le paysan sépare donc son matériel végétal en deux ensembles dont le premier se subdivise, de façon parfois floue, en deux types agronomiques. Cette séparation en deux composantes majeures pourrait avoir une autre explication. En langue locale, Tamdwé signifie igname mâle. Ceci n'a aucun rapport avec la sexualité des plantes mais renvoie à une information recueillie chez les Dourou du Cameroun où les *D. alata* sont considérées comme femelles parce qu'historiquement récentes dans l'agriculture locale (SEIGNOBOS, 1998). Ce rapprochement symbolique, transposé en pays bariba béninois, impliquerait que les Yassounou sont apparues après les Tamdwé. L'idée se rencontrera à diverses occasions, au cours de notre étude.

L'état des connaissances scientifiques

LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE

La séparation des ignames *D. rotundata* entre cultivars à une et deux récoltes est restée longtemps un caractère agronomique et c'est de façon très progressive que celui-ci a été mis en rapport avec la diversité morphologique et physiologique du matériel végétal.

Un travail déjà ancien (DUMONT, 1977), effectué sur 56 cultivars de *D. rotundata* (à l'époque, l'espèce était confondue avec *D. cayenensis*) collectés dans le nord du Bénin, a montré que l'utilisation des caractères morphologiques et physiologiques permet dans une certaine mesure d'établir une ligne de partage entre les *D. rotundata* à une ou deux récoltes.

Les données du travail précédent, traitées statistiquement par la technique de classification ascendante hiérarchique (MIÈGE, 1979), mettent en lumière deux ensembles de cultivars correspondant respectivement aux ignames à une et deux récoltes. Dans le même temps, on entrevoit l'existence de plusieurs

cultivars intermédiaires combinant les caractères des deux formes de *D. rotundata*. Le plus souvent, ces cas correspondent à des cultivars mixtes.

Les résultats de DANSI *et al.* (1999) affinent la séparation au sein des ignames *D. rotundata* du Bénin. Les cultivars à deux récoltes possèdent la caractéristique commune de pouvoir être morphologiquement rattachés à leur ascendance sauvage qui est *D. abyssinica* pour certaines d'entre elles et *D. prae-hensilis* pour les autres. En revanche, abstraction faite de plusieurs exceptions dont le nombre et la forme des tubercules produits par les ignames kokoro, les cultivars à une récolte apparaissent comme combinant les caractères morphologiques des deux parents sauvages et, pour cette raison, les auteurs cités les regardent comme des hybrides interspécifiques. La même étude met aussi en évidence l'existence de cultivars intermédiaires entre les ignames à une et deux récoltes, confirmant ainsi les observations de MIÈGE (1979).

Les cultivars mixtes et les cultivars à une récolte possèdent des caractères inexistant chez les ignames à deux récoltes. Le nombre de tubercules produits par la plante est régulièrement égal ou supérieur à deux et l'aptitude à la conservation est fortement améliorée. De façon plus occasionnelle, on observe la coalescence des épines caulinaires habituellement associée à des aspérités ponctiformes distribuées en plaques ou en formations allongées sur la partie basale des tiges.

Cependant, d'autres caractères apparaissent plus particuliers. La fasciation des jeunes tiges et le boulage du tubercule restent, pour le moment, l'apanage du cultivar Boni Ouré du nord du Bénin (igname mixte). Une production épisodique de bulbilles a été remarquée chez les cultivars Krenglé et Gnan de Côte d'Ivoire (DUMONT, observation personnelle) et chez des ignames *D. prae-hensilis* en cours de domestication. (HAMON *et al.*, 1995 ; VERNIER, observation personnelle). Une telle production est quasi générale dans la vitroculture des *D. rotundata*. Dans tous les cas, elle est probablement le reflet d'une perturbation physiologique. Plusieurs caractères semblent, par ailleurs, liés aux ignames à une récolte. C'est la silhouette piriforme et bifide du tubercule (nombreux cas au Bénin, au Togo, au Nigeria et cultivar Kroukroupa de Côte d'Ivoire), l'affaiblissement du caractère volubile de la tige (plusieurs cultivars de type kokoro) et, enfin, la forte nanification de l'appareil végétatif illustrée par le cultivar Tam Saan (littéralement : l'igname arachide) du Bénin septentrional. Ce dernier phénomène pourrait être dû à une mutation génétique ou (et) à l'effet de la consanguinité. Au Ghana, des graines d'ignames *D. rotundata* ont fourni des plantes naines après avoir été irradiées par le cobalt 60 (KLU, 1993). En Inde, une igname *D. rotundata* naine a été obtenue à partir d'une graine venue d'un croisement *half sib* réalisé au Nigeria par l'lita (NAIR et ABRAHAM, 1992).

Des variations insolites affectent occasionnellement le fonctionnement biologique de *D. rotundata*. Chez le cultivar Lansomé du pays dourou

camerounais, on a vu naître successivement, sur la même plante, des tiges fortement épineuses et d'autres tiges totalement inermes (DUMONT, observation personnelle). Chez plusieurs cultivars béninois du groupe Boni Ouré, des feuilles nettement trilobées sont apparues en début de cycle végétatif (DUMONT, observation personnelle) alors que ce caractère n'est connu que chez les espèces malgaches *D. protéiformis* H. Perr. et *D. flandra* H. Perr. (BURKILL et PERRIER DE LA BATHIE, 1950). Chez les cultivars Soagona, Nonforwou et Mondji du Bénin, DANSI *et al.* (1999) indiquent que le tubercule semence peut ne pas se désagréger, passant ainsi à un fonctionnement biologique pluriannuel le rapprochant de l'espèce sauvage *D. mangenotiana* J. Miège. On retiendra donc que l'expression morphologique ou physiologique du génome peut varier au cours d'un même cycle végétatif ou de l'un à l'autre des cycles végétatifs. Ceci peut refléter un état d'instabilité. On verra ultérieurement que cette situation serait un avantage pour la domestication et un risque potentiel de déstabilisation phénotypique pour le matériel végétal cultivé.

Chez *D. rotundata* comme chez *D. abyssinica*, qu'on examinera plus loin, on voit parfois les tiges ou les rameaux primaires d'une même plante se souder sur une partie de leur longueur. Ce phénomène d'autogreffage est à priori surprenant chez des végétaux communément rangés parmi les monocotylédones. Toutefois, divers travaux scientifiques montrent que les Dioscoracées possèdent certains caractères morphologiques et anatomiques particuliers aux dicotylédones (MIÈGE, 1952 ; LAWTON et LAWTON, 1967 ; AYENSU, 1972 ; DEGRAS *et al.*, 1977 ; DEGRAS, 1986). De leur côté, CONLAN *et al.* (1995) avancent que les Dioscoracées pourraient être plus proches des dicotylédones que des monocotylédones. Ce point de vue s'appuie sur les résultats d'une étude conduite sur l'ADN des codons initiant la formation des principales protéines stockées par le tubercule. L'aspect pratique de ces idées est qu'une voie de recherche importante et originale pourrait s'ouvrir si on parvient à établir la possibilité du greffage entre génotypes différents. L'étude de ce sujet a déjà été entreprise au Nigeria sur deux cultivars de *D. alata* avec des premiers résultats prometteurs (SHIWACHI *et al.*, 2003).

Certaines *D. rotundata* à deux récoltes présentent occasionnellement la particularité de s'enraciner et de tubériser au niveau des nœuds quand la tige entre en contact avec le sol. Ce phénomène a été rencontré par DANSI *et al.* (1999) sur les cultivars béninois Agogo, Dourouba yésirou, Gnidou, Nonforwou, Ourtchoua et Soagona. Il a aussi été signalé sur le cultivar Wakourouni du pays malinké guinéen (DUMONT, observation personnelle). Dans cette région, comme chez l'ethnie bariba du Bénin, l'événement est regardé comme une manifestation des puissances occultes préluant un décès dans la famille du cultivateur. Cette convergence culturelle est probablement la trace discrète d'une ancienne migration malinké vers le Bénin, encore détectable aujourd'hui dans les patronymes claniques bariba (BIO BIGOU, 1994). Sur le plan botanique, l'enracinement des tiges relie *D. rotundata* aux espèces sauvages *D. togoensis* Knuth, *D. minutiflora* et *D. smilacifolia* relevant

de la section *Enantiophyllum* mais aussi à l'espèce *D. hirtiflora* Benth. de la section *Asterotricha*. Plus loin, un autre rapprochement sera fait entre les deux sections botaniques. Ce double exemple montre la richesse des informations pouvant être tirées des ignames africaines.

Les caractères morphologiques et physiologiques ont été utilisés pour classer les *D. rotundata* et les *D. cayenensis* en Côte d'Ivoire (HAMON, 1987), au Togo (KASSAMADA, 1992 ; SÉNIYOU, 1993) et au Bénin (DANSI, 1995 ; DANSI *et al.*, 1999). Une démarche opératoire identique a été suivie dans les trois pays. En s'appuyant sur les descripteurs de l'Ipagri (International Plant Genetic Resources Institute, Italie), le matériel végétal a été séparé en groupes de cultivars, chacun d'eux réunissant un grand nombre de caractères morpho-physiologiques communs. Les *D. rotundata* apparaissent composées de 13 groupes en Côte d'Ivoire et 23 groupes au Togo et au Bénin. Certains groupes seraient communs à deux ou trois pays (DANSI, 1995 ; DANSI *et al.*, 1999). Les *D. rotundata* à nombreux tubercules (types kokoro *stricto sensu*) sont bien représentées au Bénin, au Nigeria et au Togo, mais inexistantes en Côte d'Ivoire. Dans ce pays, seul le tubercule du cultivar Kroukroupa présente des similitudes avec le cultivar Kagourou béninois classé dans les kokoro par DANSI (1995). La diversité limitée de ce type d'ignames en Côte d'Ivoire doit être mise en parallèle avec la faible ancienneté de la domestication locale.

LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Les informations fournies par les marqueurs enzymatiques

Le polymorphisme enzymatique des *D. rotundata* et des *D. cayenensis* a été étudié à l'intérieur des groupes constitués sur la base des critères morpho-physiologiques. Cinq ou six marqueurs enzymatiques ont été utilisés. La technique d'électrophorèse employée est la même en Côte d'Ivoire et au Bénin mais elle diffère au Togo. Seuls les résultats obtenus dans les deux premiers pays sont comparables.

Chez *D. rotundata*, ces travaux montrent une diversité enzymatique beaucoup plus large que la diversité morphologique et il y a peu de concordance entre ces deux formes de diversité. De plus, en Côte d'Ivoire (HAMON, 1987) comme au Bénin (DANSI *et al.*, 2000b), les marqueurs enzymatiques ne séparent pas les *D. rotundata* à une récolte, les cultivars mixtes et les cultivars tardifs.

En Côte d'Ivoire, cinq groupes de cultivars seraient monoclonaux mais l'effectif examiné est faible dans trois cas. Les huit autres groupes apparaissent polyclonaux. La structuration génétique des *D. rotundata* ivoiriennes est illustrée et commentée dans la figure 3. Le groupe Sopéré est présenté comme correspondant au stade le moins sophistiqué de la domestication. Cette idée est renforcée par deux arguments. Selon HAMON (1987), seul

Sopéré est rapproché des ignames sauvages Bayéré (écotypes de *D. praeheensis*) par les populations abron et koulango de l'est du pays. Le groupe Sopéré est aussi le seul à renfermer des cultivars de qualité culinaire secondaire (Kpassadjo et Sanata).

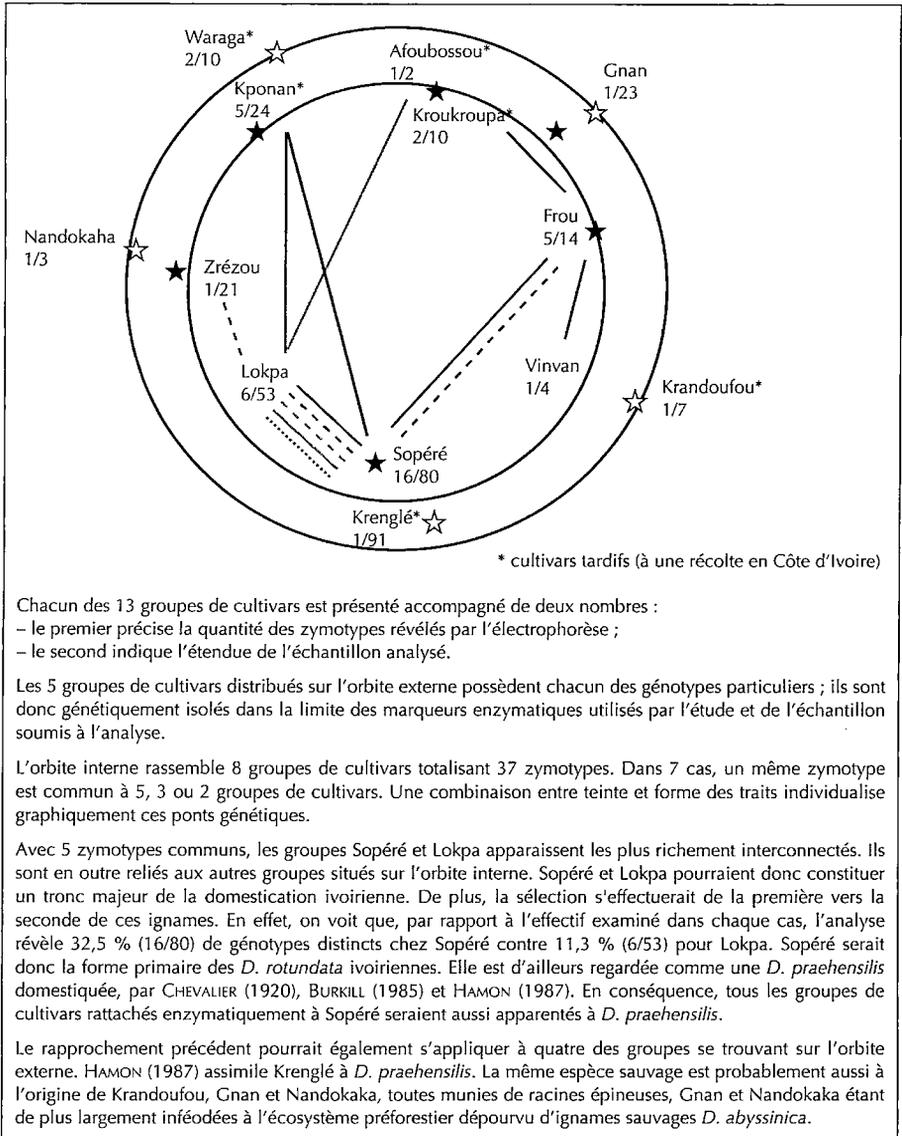


Figure 3. Structuration génétique des ignames ivoiriennes. Représentation graphique faite à partir des caractérisations enzymatiques réalisées par HAMON (1987) sur 13 groupes de cultivars.

Avec le dendrogramme UPGMA construit au Bénin (DANSI *et al.*, 2000b), le seuil de similarité de 80 % sépare 13 des 23 groupes de cultivars constitués au niveau national. Les 10 groupes restants se trouvent dispersés et même éclatés parmi les groupes précédents. Cinq groupes de cultivars pourraient être monoclonaux mais ce résultat demande à être confirmé parce que l'échantillon analysé est étroit dans trois cas. Ces auteurs fournissent 86 couples d'observations établissant un parallèle entre l'effectif de l'échantillonnage examiné et la quantité des géotypes décelés. Le calcul statistique fait apparaître une corrélation très élevée ($r = + 0,833$ pour $n-2 = 84$) entre ces deux variables. Autrement dit, élargir l'effectif de chaque ensemble étudié (groupe de cultivars, cultivar, morphotype) devrait révéler une plus grande diversité génétique jusque, peut-être, parmi certains des cultivars aujourd'hui perçus comme monoclonaux.

D'une façon générale, la structuration génétique des *D. rotundata* apparaît semblable en Côte d'Ivoire et au Bénin. Dans chaque pays, on entrevoit une situation de continuité favorisée par la répétition des domestications à l'intérieur d'un matériel végétal sauvage traversé par des relations de parenté et donc limité dans sa diversité génétique.

Sous deux aspects différents, une faible diversité génétique a d'ailleurs été mise en évidence chez *D. rotundata*. En Côte d'Ivoire, ZOUNDIHÈKPON *et al.* (1994) prouvent la légitimité d'une descendance obtenue par hybridation contrôlée des cultivars Zrézou (mâle) et C.20, le premier issu de domestication locale et le second originaire du Nigeria oriental (DUMONT *et al.*, 1994). La compatibilité génétique des *D. rotundata* existe donc sur un vaste espace géographique mais on ignore dans quelle mesure cette idée peut être généralisée. Le même auteur observe aussi un niveau d'hétérozygotie allant de 12 à 50 % chez les descendances de plusieurs hybridations contrôlées réalisées entre divers cultivars de *D. rotundata* à deux récoltes. Malgré leur dioécie, ces ignames ne possèdent donc pas forcément une large diversité allélique. Plus loin, on rencontrera plusieurs raisons susceptibles d'expliquer cette situation.

Les marqueurs enzymatiques fournissent une image de la structuration génétique des *D. rotundata* ; toutefois l'outil n'apparaît pas toujours performant dans les études l'ayant utilisé. Deux problèmes principaux seraient en cause.

D'abord, la séparation du matériel végétal en groupes morphologiques conduit facilement à l'erreur car établir de telles limites à l'intérieur des *D. rotundata* est une démarche souvent hasardeuse parce que leur variabilité se recouvre à des degrés divers. Ceci serait, dans une large mesure, responsable de la divergence habituellement observée entre la diversité morphologique et la diversité enzymatique. L'idée est démontrée, *a contrario*, par les travaux de MIGNOUNA *et al.* (2002b) qui, partant de six groupes de cultivars camerounais, morphologiquement très distincts, aboutissent à une concordance étroite entre morphotypes et zymotypes.

Ensuite, la combinaison des marqueurs enzymatiques jusqu'ici utilisée semble parfois trop peu puissante pour séparer certains génotypes. En Côte d'Ivoire, HAMON (1987) présente le cultivar Krenglé comme monoclonal sur la base de 91 plantes analysées. Le même cultivar est fractionné en 19 unités par les paysans sénoufo et malinké de la région de Dikodougou (TOKPA et DUMONT, 1995). La séparation s'appuie sur la forme du tubercule et sur des caractères agronomiques et technologiques, comme l'époque et le potentiel de production, la tolérance au stress hydrique, le rendement à l'épluchage et la qualité culinaire. On peut difficilement admettre que la vaste diversité des caractères indiqués corresponde à un même génome. Au nord du Bénin, DANSI *et al.* (2000b) ont rencontré une situation semblable. Le cultivar Kinkérékou, morphologiquement homogène, a révélé deux zymotypes pour 25 plantes étudiées alors que le paysan local lui attribue une diversité beaucoup plus large, en particulier sur le plan biologique. Ici encore, on soupçonne une insuffisance dans l'efficacité discriminante des marqueurs enzymatiques.

Les informations fournies par les marqueurs moléculaires

La technique Rflp (Restriction Fragment Length Polymorphisms) appliquée à l'ADN chloroplastique et à l'ADN ribosomique par TERAUCHI *et al.* (1992) ne sépare pas *D. rotundata* de ses parents sauvages putatifs et ne permet pas de déceler des formes hybrides. Des résultats semblables sont obtenus par CHAIR *et al.* (2005) en travaillant sur l'ADN chloroplastique.

En utilisant la même technique sur l'ADN nucléaire, MIGNOUNA *et al.* (1998) mettent en évidence une étroite proximité génétique entre les cultivars Bakokaé (nord du Cameroun), Noworfou (Nigeria), Gnidou et Terkokonou (Bénin) et Zrézou (Côte d'Ivoire). En revanche, d'autres cultivars rencontrés au Bénin ou en Côte d'Ivoire sont absents du Cameroun. Toutefois, l'échantillon prélevé dans ce pays ne renferme qu'une faible fraction des *D. rotundata* cultivées localement.

La technique Aflp (Amplified Fragment Length Polymorphism), utilisée sur l'ADN total, permet à CAMARA (2001) d'étudier quatre cultivars guinéens de *D. rotundata* à deux récoltes parallèlement à sept *D. abyssinica* locales. Les cultivars apparaissent diversement polyclonaux, un dendrogramme Neighbor-Joining les distribue en deux groupes éloignés de *D. abyssinica*. Les graines, produites par l'un des cultivars étudiés, révèlent des caractéristiques génétiques éloignées du parent maternel mais proches de *D. abyssinica* guinéennes.

Au Bénin, SCARCELLI (2002) a utilisé la même méthode pour comparer *D. prae-hensilis*, *D. abyssinica* et des *D. rotundata* anciennement domestiquées ou en cours de domestication. Les deux espèces sauvages ont été distinguées en deux catégories marquant leur lieu de collecte situé à proximité ou à l'écart des zones cultivées en *D. rotundata*. Ce travail est le premier du genre, sa valeur

scientifique a été reconnue et récompensée. On indique ci-après ses principaux résultats en prenant la liberté d'ajouter un commentaire à chacun d'eux.

1- Les trois espèces correspondent à des ensembles distincts partageant un même fond génétique. L'idée peut être comprise en fonction de l'observation fournie par CAMARA (2001) montrant que des individus ayant 50 % de leur génome en commun peuvent apparaître génétiquement très distants. Regardés dans cette perspective, de grands écarts génétiques ne signifient pas nécessairement un faible degré de filiation.

2- Les *D. rotundata* en cours de domestication apparaissent génétiquement proches des ignames sauvages pour certaines et des *D. rotundata* anciennement domestiquées pour d'autres. La seconde situation se présente, de façon majoritaire, dans le nord du Bénin où la domestication a un long passé. Dans ce cas, la flore sauvage se serait enrichie en individus génétiquement très proches des ignames cultivées.

3- Les *D. rotundata* du nord du Bénin (56 % de l'effectif analysé au niveau national) se distribuent en sept grands groupes. L'un réunit les cultivars tardifs traditionnels du pays bariba, les faisant ainsi apparaître comme une entité singulière. Les autres correspondent à des cultivars à deux récoltes ou mixtes. Quatre de ces groupes sont génétiquement proches d'ignames en cours de domestication et se trouvent ainsi reliés à des ignames sauvages qui auraient intégré des gènes venus des ignames cultivées. *A contrario*, trois groupes, dont les *D. rotundata* à une récolte, sont privés de cette relation, ceci pouvant signifier une perte de sexualité, une stérilité ou une introduction récente dans l'agriculture locale.

4- Cinq cultivars (Worou binsi, Tabané, Dourouba yésirou, Ahimon, Boni Ouré) révèlent chacun 2 ou 3 génotypes pour 2 à 4 plantes étudiées par cultivar. De plus, une distance génétique plus ou moins importante sépare les génotypes au sein d'un même cultivar. On retrouve ainsi la structure polyclonale des cultivars déjà mise en évidence à plusieurs reprises. L'inventaire génétique d'un tel matériel végétal et les informations pouvant en être tirées quant à ses connexions phylétiques avec les ignames sauvages ou en voie de domestication ne peuvent être fiables que sous réserve d'une étude reposant sur un échantillon beaucoup plus large.

5- En considérant le nord du Bénin, collecter les ignames *D. abyssinica* et *D. praeensis* à proximité ou loin des cultures de *D. rotundata* pèse peu sur la distribution, dans le dendrogramme, des *D. rotundata* en cours de domestication. Cette région est parcourue par l'agriculture depuis un passé ancien et peu d'ignames sauvages ont échappé à ses flux de gènes. L'exception à cette situation pourrait être la forêt classée du Haut Ouémé restée inhospitalière, jusqu'à la fin des années 70, à cause d'une forte pression de l'onchocercose. L'étude n'a recueilli aucun échantillon dans ce milieu.

Les marqueurs Radp (Randomly Amplified Polymorphic DNA) utilisés par DANSI *et al.* (2000a) sur l'ADN des *D. rotundata* béninoises à une récolte

(dont les types kokoró récemment introduits du Nigeria, selon les paysans) montrent une large diversité génétique subdivisée en quatre groupes principaux. La quasi-totalité des cultivars traditionnels du nord du Bénin est rassemblée dans un même groupe. Ceci les situe à l'écart des cultivars kokoro introduits depuis peu et confirme le caractère local de leur domestication rapporté par la mémoire collective.

On retiendra que les marqueurs moléculaires font preuve d'une puissance de discrimination élevée. Dans deux études différentes, ils montrent que les *D. rotundata* tardives possèdent des caractères génétiques les séparant des autres ignames tout en possédant une diversité certaine. Ce résultat est un argument en faveur de l'origine hybride de ce type d'ignames mais il n'écarte pas d'autres hypothèses.

L'aspect cytogénétique des *Dioscorea rotundata* et de leurs parents sauvages

On a vu que ces ignames sont largement regardées comme des tétraploïdes. Cette idée pourrait être remise en question dans l'avenir. DAÏNOU *et al.* (2002) font la synthèse des résultats expérimentaux permettant d'envisager la diploïdie des *D. rotundata* :

- en suivant deux caractères enzymatiques dans la descendance d'un clone monoïque du cultivar béninois Gnidou, les auteurs relèvent des ségrégations correspondant à la diploïdie ($2n = 40$, $X = 20$) ;
- dans la descendance d'un croisement contrôlé, entre les cultivars ivoiriens Zrézou (mâle) et Sopéré (femelle), ZOUNDJIÈKPON (1993) souligne que, pour les trois systèmes enzymatiques étudiés, les disjonctions observées peuvent être assimilées aux ségrégations théoriques 1-2-1 attendues dans le cas d'individus diploïdes et d'un croisement entre partenaires hétérozygotes. Autrement dit, des ignames prétendues tétraploïdes se sont comportées comme des diploïdes. MIGNOUNA *et al.* (2002b) rejoignent cette idée en concluant que le génome de *D. rotundata* est un allopolyploïde ($2n = 4X = 40$) ;
- en étudiant le polymorphisme enzymatique d'une population de *D. prae-hensilis* de Côte d'Ivoire, HAMON et TIO-TOURÉ (1982) indiquent que les effectifs observés pour la population correspondent aux effectifs théoriques d'une population diploïde panmictique d'un système gouverné par un gène codant pour une protéine active sous la forme d'homodimère et d'hétérodimère. Selon DAÏNOU *et al.* (2002), une étude béninoise, non encore publiée, confirme cette situation.

LA DIVERSITÉ CHIMIQUE

Beaucoup d'ignames *D. rotundata* sont amères à des degrés divers. De façon générale, ce caractère est plus marqué dans la pointe (extrémité distale) du tubercule et, pour cette raison, celle-ci est souvent écartée lors de la préparation de l'igname pilée. L'immaturité physiologique du tubercule (stade précédant la sénescence de l'appareil végétatif) et des conditions

environnementales défavorables (sécheresse, phase d'hydromorphie) sont aussi des facteurs renforçant l'amertume. Celle-ci serait due à la présence de saponines et de tanins, ces deux produits étant diversifiés en plusieurs composés chimiques dans la chair du tubercule (OSAGIE, 1992).

Les saponines renferment principalement des sapogénines dont l'efficacité médicinale est bien connue (DEGRAS, 1986). La domestication semble avoir éliminé ce métabolite des ignames *D. rotundata* car celles-ci apparaissent de façon mineure dans la pharmacopée traditionnelle (DUMONT, observation personnelle). En revanche, les sapogénines existeraient chez *D. abyssinica* (MARTIN, 1969) et probablement aussi chez *D. praezensilis*, toutes deux regardées comme les ascendants de *D. rotundata*. Il est remarquable que l'une ou l'autre de ces deux ignames sauvages soit utilisée dans la thérapie de divers maux de ventre en Guinée (DUMONT, 1993), en Afrique centrale (N'KOUNKOU, 1993 ; DOUNIAS, 1996) et au Bénin (BACO, 2000 ; ALLOMASSO, 2001).

Les tanins, qui sont des polyphénols (OSAGIE, 1992), seraient donc les principaux responsables de l'amertume chez *D. rotundata*. On connaît des cultivars plus ou moins amers aussi bien chez les ignames à deux récoltes que chez les tardives. Dans un passé peu lointain, alors que prévalait la stratégie d'autarcie alimentaire, l'amertume était probablement un facteur de sécurité à cause de la relative protection qu'elle assure contre les prédateurs (OSAGIE, 1992). Aujourd'hui, les *D. rotundata* amères se trouvent marginalisées par le commerce. Le cultivar Krenglé, de Côte d'Ivoire, fait exception à cette règle mais il est vrai que son amertume légère s'accompagne d'un goût de châtaigne agréable. Cette combinaison de saveurs plaît beaucoup à la population locale, ce qui explique pourquoi Krenglé est l'une des *D. rotundata* les plus cultivées dans le pays.

Toujours selon OSAGIE (1992), l'oxydation des polyphénols, lors de la découpe du tubercule, déterminerait le brunissement de la chair. En cuisine traditionnelle, cette altération qualitative semble particulière aux cultivars riches en mucilage (DUMONT, observation personnelle). Cette altération apparaît dans l'utilisation culinaire des ignames transformées en cossettes. En partant d'une farine de cossette de teinte blanc-rosé, on obtient une pâte colorée, l'amala, du brun clair au marron foncé et au goût plus ou moins modifié par les fermentations lactiques. L'intensité de ces phénomènes est fonction du cultivar employé, de la durée du trempage suivant la pré-cuisson (AKISSOÉ *et al.*, 2003) et de la rapidité du séchage (KAYODÉ *et al.*, 2005).

A titre indicatif, on signalera des caractères chimiques particuliers relevés parmi les ignames *D. rotundata* du Bénin. Chez l'ethnie bariba, le cultivar Soussou (qui signifie l'abeille en langue vernaculaire) possède une peau irritante, lors de la récolte, probablement à cause d'une charge élevée en raphides. Le cultivar Gbéra de cette ethnie est galactogène et, pour cette raison, réservé aux femmes ayant des difficultés d'allaitement ; le métabolite actif reste inconnu (DUMONT, 1997). Sur un plan plus général, les enquêtes ont révélé que les cossettes

d'ignames auraient des vertus diététiques bénéfiques pour l'hyperglycémie, le diabète et les hémorroïdes (DUMONT, 1995). Un effet partiellement semblable est aussi connu chez *D. dumetorum*, il serait dû à la dioscorétine chimiquement rattachée aux alcaloïdes (IWU et al., 1990). Un brevet a été déposé pour exploiter cette igname, son objectif est la médication antidiabétique (GENETIC RESOURCE ACTION INTERNATIONAL, 2002). On remarquera que les propriétés thérapeutiques attribuées aux cossettes de cultivars kokoro ne sont pas signalées dans la cuisine utilisant ces ignames sous forme de tubercules frais. L'effet médicinal des cossettes serait donc la résultante du processus de transformation.

LA QUALITÉ CULINAIRE

La cuisine traditionnelle s'appuie sur les tubercules frais. L'igname est de façon préférentielle transformée en foutou (pâte obtenue par pilage des tubercules préalablement bouillis) depuis la Côte d'Ivoire jusqu'au Nigeria. Cet ensemble de pays représente plus de 90 % de la production des ignames *D. rotundata* africaines (d'après FAOSTAT, 2003). Au nord de cette zone et dans toute l'Afrique centrale, la cuisine de l'igname est moins élaborée. Les tubercules sont simplement bouillis et accompagnés de sauces diverses. De récentes études montrent que la majorité de la population urbaine ouest-africaine consomme l'igname sous forme bouillie ou frite, souvent comme un repas rapide pris hors du domicile (BRICAS et al., 2003). L'utilisation culinaire des ignames sous la forme de farine (obtenue par mouture des cossettes) est un autre phénomène émergent. Le produit est remarquablement bien adapté aux exigences de la cuisine en milieu urbain : il permet la préparation en 5 ou 6 minutes de l'amala, devenu nourriture quotidienne ou occasionnelle pour près de la moitié de la population de Cotonou (Bénin) et dans les villes du Sud-Ouest nigérian. Le produit n'est pas perçu comme un succédané du foutou mais comme un aliment pourvu de caractères et d'avantages particuliers (BRICAS et al., 1997).

Deux critères qualitatifs semblent communs à la cuisine partant de tubercules frais. Le goût et l'aspect du produit doivent rester agréables. Ces contraintes sous-tendent une absence d'amertume et de dénaturation dans la coloration et la texture du produit cuisiné. Ce résultat est atteint chez la plupart des domestications anciennes ayant acquis la dimension commerciale. La situation est beaucoup plus nuancée pour les cultivars fournis par les terroirs ayant un faible passé de domestication (cas des ignames Gnidou du Bénin méridional).

Les exigences culinaires diffèrent selon que les tubercules frais sont bouillis ou transformés en foutou. Dans le premier cas, la chair doit rester ferme et structurellement homogène après cuisson. Quant au foutou, il doit être à la fois dépourvu d'indurations, élastique et suffisamment ferme pour être façonné en boule par les doigts. La facilité du pilage est aussi un caractère pris en compte par les cuisinières.

D'une façon générale, les cultivars donnant un foutou de bonne qualité sont également appréciés sous forme bouillie. En revanche, certains cultivars donnent une qualité médiocre après pilage et ne peuvent être consommés que sous forme bouillie, frite ou braisée. On a déjà indiqué que parmi les *D. rotundata* ivoiriennes, les cultivars impropres à la cuisine du foutou se trouvent dans le groupe des ignames Sopéré représentant vraisemblablement l'étape initiale de la domestication locale partie des *D. praehensilis* forestières. Une situation semblable existe au sud du Bénin avec les ignames Gnidou. Celles-ci ont conservé de fortes affinités avec leur ascendant sauvage *D. praehensilis* et ne sont guère consommées que sous la forme bouillie, leur qualité culinaire étant jugée médiocre. En langue vernaculaire, Gnidou signifie d'ailleurs « l'igname que seuls les bovins apprécient. » Le degré de domestication le moins élevé correspondrait donc aux ignames inaptées à la fabrication du foutou et celles-ci seraient les plus proches du parent sauvage *D. praehensilis* de zone forestière.

Les cultivars kokoro fournissent en général un foutou d'excellente qualité. C'est une première indication suggérant que ces ignames pourraient trouver leur origine dans un matériel végétal sauvage depuis longtemps manipulé par l'homme ou déjà passé dans l'agriculture.

A chaque niveau de domestication, la variabilité de la qualité culinaire est importante. Les différences entre cultivars intègrent les degrés de qualité organoleptique, comme indiqué précédemment, auxquels viennent s'ajouter d'autres critères comme l'époque de récolte ou la durée de conservation correspondant à la meilleure qualité culinaire, la teneur en fibres ou encore les pertes à l'épluchage.

Avec une certaine réserve pour les problèmes d'amertume et de brunissement de la chair, précédemment abordés, on cerne mal les caractères physico-chimiques correspondant aux critères qualitatifs des *D. rotundata*. Selon OSAGIE (1992), un rôle déterminant serait joué par la richesse du tubercule en amidon ainsi que par le volume des grains d'amidon et leur capacité de gélatinisation. Ici, des différences de nature génétique séparent probablement certains cultivars mais d'autres facteurs interviennent de façon puissante. Le consommateur africain indique que pour un même cultivar, la qualité culinaire varie largement en fonction des conditions de culture, du volume du tubercule (pour les ignames mangées en foutou), de l'époque de la récolte (par rapport à la fin du cycle végétatif) et de la rupture de dormance chez les ignames conservées.

Les problèmes de coloration survenant dans la cuisine à base de cossettes semblent indépendants des autres aspects de la qualité culinaire. Ainsi, des cultivars du pays bariba béninois comme Kagourou, Tabandé ou Singou fournissent un excellent foutou de teinte blanche et aussi un amala fortement coloré. C'est donc le processus de transformation qui serait en cause. Selon CHILAKA *et al.* (2002) et AKISSOÉ *et al.* (2003), l'activité des peroxydases serait, pour partie, responsable d'une augmentation de la teneur en phénols lors de la pré-cuisson et du séchage des tubercules découpés en cossettes.

A l'échelle des populations africaines, il est difficile de fournir une définition normalisée de la qualité culinaire car celle-ci est perçue de façon très diverse par le consommateur. Cette situation est largement liée à des différences de pratiques culinaires et elle évolue parallèlement à l'urbanisation des populations. Des préférences régionales compliquent aussi l'appréciation de la qualité. Le consommateur ivoirien est fortement attaché au goût très particulier du cultivar Krenglé mais la transformation de cette igname, par l'agro-industrie, n'a pas permis de conquérir la diaspora africaine. On retrouve ce phénomène de préférence dans les autres pays africains. Parmi les ignames *D. rotundata*, seul le cultivar Kponan fait aujourd'hui l'unanimité de la Côte d'Ivoire jusqu'au Nigeria occidental pour sa haute qualité organoleptique. C'est apparemment l'une des réussites majeures de la domestication, notamment pour la fabrication du foutou qui, dans une large partie de l'Afrique occidentale, est la préparation culinaire noble de l'igname *D. rotundata*.

LA SEXUALITÉ

D'une façon générale, les ignames *D. rotundata*, comme toutes les autres Dioscoréacées, sont dioïques. Certains cultivars sont mâles, d'autres sont femelles et quelques-uns regroupent des individus mâles avec des individus femelles. De rares cas de monœcie sont connus. On les rencontre souvent chez les plantes d'origine séminale récente (HAMON, 1987 ; ZOUNDJIHÈKPON, 1993) et, en conséquence, ce caractère de monœcie pourrait constituer un indice de domestication peu ancienne parmi le matériel végétal cultivé. Chez les ignames *D. rotundata*, la capacité de fleurir est un caractère très variable. Plusieurs facteurs sont sans doute à la base de cette situation. Certains d'entre eux sont probablement d'origine génétique ou liés à l'ancienneté de la domestication. D'autres facteurs relèvent du climat (importance et distribution des pluies) et des conditions agronomiques (fertilité du sol, poids de la semence, densité de plantation, époque de la levée, pratique du tuteurage, maîtrise de l'enherbement). Il faut aussi souligner l'effet de la latitude et donc de la durée du jour. En Côte d'Ivoire, TOURÉ et AHOUSSOU (1982) observent que, pour les mêmes cultivars d'ignames *D. rotundata*, le taux de floraison va de 70 à 86 % selon que la culture est située dans le sud ou dans la partie centrale du pays. La photosensibilité des ignames *D. rotundata* a été démontrée par OKEZIE *et al.* (1993). Ce caractère semble général chez les Dioscoréacées, on le rencontre chez toutes les espèces sauvages d'Afrique occidentale (DUMONT, observations personnelles).

Parmi les cultivars à deux récoltes, certains sont mâles et d'autres femelles mais DANSI *et al.* (1999) signalent des individus mâles et des individus femelles chez les cultivars des groupes Ahimon et Gnidou du Bénin. Le rapport quantitatif entre les sexes peut se modifier à l'échelle régionale. Sur l'ensemble du Bénin, les deux sexes seraient à peu près également représentés (DANSI *et al.*, 1999). Antérieurement, une supériorité numérique des cultivars

mâles avait été observée en Côte d'Ivoire (TOURÉ et AHOUSOU, 1982 ; HAMON, 1987) tandis qu'une situation largement inversée était apparue au Togo (KASSAMADA, 1992). Au Cameroun, DANSI *et al.* (2001) trouvent 60 % de femelles parmi les 30 cultivars de *D. rotundata* ayant fait l'objet de leur étude. Globalement, il paraît exister au moins autant de femelles que de mâles chez les *D. rotundata* à deux récoltes. Un ratio très différent sera indiqué plus loin pour les parents sauvages de ces ignames.

Peu de cultivars femelles fleurissent et fructifient abondamment chaque année. Seulement trois des 33 cultivars femelles observés quatre années de suite à la station de l'Ilita à Cotonou ont régulièrement produit une grande quantité de graines (DANSI *et al.*, 1999). La floraison serait probablement moins déficitaire en zone de savane si on se base sur les observations précédemment rapportées par TOURÉ et AHOUSOU (1982).

A l'intérieur des cultivars mâles à deux récoltes, les inflorescences sont le plus souvent une grappe simple ou composée. Les cultivars Kponan et Laboko constituent un ensemble particulier parmi les *D. rotundata* à deux récoltes parce que leurs inflorescences mâles sont très peu développées et parfois limitées à une unique fleur. Cette forte pauciflorie n'a jamais été observée chez les ignames sauvages.

Les cultivars mixtes sont femelles. Toutefois, le cultivar Krenglé (Côte d'Ivoire) renferme 3 % d'individus mâles. C'est aussi la seule igname *D. rotundata* chez laquelle on observe parfois des fruits entièrement parthénocarpiques (DUMONT, observations personnelles). Parmi les cultivars mixtes aujourd'hui connus, il existe de fortes différences dans l'intensité de la floraison et de la fructification. Une floraison abondante apparaît occasionnellement chez des cultivars habituellement peu florifères, faisant penser à une inhibition de la sexualité plutôt qu'à son affaiblissement définitif.

Chez les ignames *D. rotundata* à une récolte, le sexe mâle est hégémonique dans toute l'Afrique occidentale avec une floraison abondante dans la majorité des cas (DANSI *et al.*, 1999). Mais un degré élevé de pauciflorie est signalé par ZOUNDJIHÈKPON (1993) chez les cultivars Frou et Kroukroupa de Côte d'Ivoire. On connaît aujourd'hui cinq cultivars femelles chez les ignames à une récolte : Afoubessou (Côte d'Ivoire), Gnalabo et Kratchi (Bénin et Togo) et deux cultivars non identifiés rencontrés l'un au Burkina Faso et l'autre au Cameroun.

Des travaux réalisés en Côte d'Ivoire (ZOUNDJIHÈKPON, 1993) font suspecter une carence de fertilité affectant les *D. rotundata* mâles à une récolte. Les dimensions du grain de pollen apparaissent anormalement réduites dans plusieurs cas. Une expérimentation *in vitro* indique 5 % de germination pollinique moyenne chez le cultivar Gnan (une récolte) et aucune descendance n'a été obtenue à la suite d'un croisement au champ tenté entre ce cultivar et trois partenaires femelles (deux récoltes) choisis pour leur fructification régulière et abondante. De leur côté, les ignames femelles à une récolte,

aujourd'hui connues, produisent des fleurs morphologiquement anormales (en forme de ballon de rugby) ne fructifiant jamais. D'après ZOUNDJIHÈKPON (1993), cette défaillance serait due à une déficience du mécanisme contrôlant l'ouverture de la corolle. Chez les *D. alata* florifères de l'Inde, ABRAHAM et GOPINATHAN-NAIR (1991) observent une stérilité étroitement liée au sexe femelle, seuls les individus tétraploïdes étant fertiles alors que les degrés plus élevés de ploïdisation (hexa- et octoploïde) sont toujours stériles. Un tel phénomène ne correspond pas à la stérilité supposée des *D. rotundata* à une récolte. Leurs cultivars mâles sont toujours apparus tétraploïdes à la suite des dénombrements chromosomiques dont le détail a été fourni précédemment. Trois des cinq cultivars femelles, auparavant présentés comme stériles, sont aussi tétraploïdes (Afoubessou, Gnalabo, Kratchi) ; le nombre chromosomique n'est pas connu pour les deux cultivars restants. La stérilité présomptive des *D. rotundata* à une récolte semblerait donc indépendante du phénomène de ploïdisation.

Plusieurs travaux (DUMONT et VERNIER, 1997a ; BACO, 2000 ; OKRY, 2000 ; MIGNOUNA et DANSI, 2002 ; SCARCELLI, 2002 ; VERNIER *et al.*, 2003) montrent la rareté ou même l'absence des cultivars à une récolte parmi les produits de la domestication. La remarque vaut notamment pour les régions d'Afrique occidentale où ces cultivars prédominent dans l'agriculture parce qu'ils alimentent la production commerciale des cossettes et qu'ils soutiennent la sécurité vivrière fondée sur la conservation des tubercules frais. Cette situation est générale dans la moitié nord du Bénin. Dans cette région, quatre enquêtes (DUMONT, 1997 ; DUMONT et VERNIER, 2000 ; VERNIER et DOSSOU, 2000 ; BACO, 2000) indiquent que les cultivars à une récolte occupent 62 à 78 % de la surface cultivée en ignames *D. rotundata*. Le profond décalage constaté entre l'abondance des ignames à une récolte dans l'agriculture locale, et au mieux leur extrême rareté dans les résultats de la domestication, est un argument supplémentaire alimentant l'idée d'une stérilité plus ou moins sévère attachée aux *D. rotundata* à une récolte. Cette hypothèse a été testée en 2002 dans une expérimentation isolée d'autres champs d'ignames, réalisée au Bénin par l'université d'Abomey Calavi (Cotonou) et le Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, France). Le cultivar femelle Gnidou, mis en présence de quatre cultivars de *D. rotundata* à une récolte du type kokoro (Yakanougou, Déba, Tabandé, Kilibo) a fourni trois fruits correspondant à moins de 1 % de fleurs apparues. Ce résultat appuie l'idée que la stérilité des kokoro est bien réelle et les rares fécondations obtenues auraient été induites par du pollen amené de loin par des insectes.

De façon générale, les autres formes d'ignames *D. rotundata* connaissent aussi une sexualité perturbée. En Côte d'Ivoire, ZOUNDJIHÈKPON (1993) a observé une femelle stérile dans la descendance d'un croisement réalisé entre les *D. rotundata* précoces Sopéré (mâle) et Lokpa. Dans ce pays, le cultivar mixte Krenglé produit épisodiquement des épis de fleurs femelles stériles à côté d'autres épis garnis de fleurs fertiles et il arrive que ces deux types de fleurs

soient réunis sur un même épi. Au nord du Bénin, le cultivar femelle Boni Ouré bagarou a fleuri une seule fois en quatorze ans, avec des fleurs stériles (DUMONT, observations personnelles). Des situations de monœcie ont été remarquées par ZOUNDJIHÈKPON (1993) sur de jeunes hybrides réalisés à partir de cultivars à deux récoltes ivoiriens et il est, de plus, souligné que leurs fruits sont souvent parthénocarpiques. Au Bénin, un individu monoïque de *D. rotundata*, cultivé en situation isolée, a produit des graines fertiles (DAÏNOU et al., 2002). La monœcie a aussi été observée par DANSI et al. (1999) sur les cultivars Ahimon et Gnidou du Bénin considérés comme des domestications récentes par les paysans. De plus, ces auteurs rapportent que le fractionnement d'un tubercule Ahimon a donné naissance à des plantes de sexes différents. Auparavant, l'inversion de la sexualité avait déjà été constatée par ZOUNDJIHÈKPON (1993) chez des hybrides juvéniles nés de cultivars précoces ivoiriens. Le sexe ne serait donc pas toujours déterminé génétiquement, il pourrait être influencé par des facteurs de nature encore inconnue. Chez le chanvre (*Cannabis sativa*) monoïque, il a été démontré qu'une forte fertilisation azotée entraîne la masculinisation des plantes (ARNOUX et al., 1966).

La stérilité définitive n'apparaît pas systématiquement liée à de présumées hybridations interspécifiques. D'autres causes peuvent être invoquées. Si les *D. rotundata* et leurs parents sauvages sont des autotétraploïdes, il existe une probabilité élevée de voir apparaître des gamètes déséquilibrés induisant la stérilité (VALDEYRON, 1961). La présence de chromosomes surnuméraires (MIÈGE, 1952 ; BAQUAR, 1980 ; ZOUNDJIHÈKPON, 1993) pourrait aussi avoir une influence négative sur la fertilité. Quant à la stérilité épisodique, son origine doit vraisemblablement être recherchée dans des perturbations physiologiques.

LES EXIGENCES CULTURALES

Les cultivars à deux récoltes demandent une forte fertilité organique, minérale et physique ; en même temps, ils redoutent l'abondance des nématodes. Pour ces raisons, ils restent largement inféodés à l'agriculture itinérante permettant de longues périodes de jachère. Avec des conséquences dommageables pour l'environnement, cette subordination est à l'origine de la réticence à regarder l'igname comme une production intégrable dans une agriculture sédentarisée et intensifiée. Aujourd'hui, pourtant, le paysan africain se trouve souvent poussé à modifier les techniques ancestrales d'agriculture. Dans l'ouest du Burkina Faso, au nord de la Côte d'Ivoire et dans le nord du Cameroun, les ethnies sénoufo, lobi et dourou ont, chacune de leur côté, mis au point des transformations de techniques culturelles garantissant une production économiquement rentable des ignames à deux récoltes dans le cadre de systèmes de culture plus ou moins affranchis de la jachère naturelle de longue durée. Une forte réduction de la densité de plantation permet la production du cultivar Kponan (DUMONT et KOUAKOU, à paraître) culinairement très apprécié mais notoirement connu pour ses exigences culturelles élevées. Toutefois,

raccourcir la durée de jachère conduit souvent à privilégier des cultivars de qualité moindre. Cette option rebute peu la plus grande partie de la clientèle urbaine, avant tout sensible au coût du produit.

Les ignames à une récolte, et dans une moindre mesure les ignames mixtes, sont plus tolérantes à l'égard des conditions environnementales ; pour cette raison, une grande partie de leur production se trouve maintenant incluse dans le système de culture réduisant considérablement la durée de jachère naturelle. Dans ce cadre nouveau, les problèmes rencontrés par l'igname seraient moins la chute de productivité que l'important investissement en travail nécessaire pour maîtriser l'enherbement (VERNIER et DOSSOU, 2000).

LA PRODUCTIVITÉ INTRINSÈQUE DU MATÉRIEL VÉGÉTAL

La productivité intrinsèque est un critère distinguant bien les *D. rotundata* à deux récoltes de celles à une récolte. Pour les cultivars à deux récoltes, des tubercules de 60 kilogrammes ont été observés au Nigeria dans la production des ignames destinées aux cérémonies rituelles (COURSEY, 1976). Au nord du Cameroun, SEIGNOBOS (1998) signale un rendement moyen de 26,5 tonnes par hectare pour le cultivar Bakokaé largement cultivé dans la plaine de Mbé. Trois campagnes successives de mesures effectuées chez les paysans du nord du Bénin (VERNIER et DOSSOU, 2000) indiquent un rendement moyen de 23,9 tonnes par hectare. Enfin, 434 séries de mesures réalisées en Côte d'Ivoire sur quatre campagnes agricoles font apparaître un rendement moyen de 17,7 tonnes par hectare avec des pointes de productivité approchant 50 tonnes par hectare (DUMONT et KOUAKOU, à paraître).

Les *D. rotundata* à une récolte ne permettent pas de telles performances. Une production supérieure à 5 kilogrammes par plante est rare chez ces ignames. En fait, la productivité varie fortement en fonction de l'objectif recherché par le cultivateur. La commercialisation des ignames en produits frais exige la production de tubercules volumineux. Dans ce cas, le rendement mesuré au nord du Bénin fluctue autour de 15 tonnes par hectare (VERNIER et DOSSOU, 2000). Pour l'agriculture orientée vers le commerce des cossettes, les tubercules de faible calibre deviennent un avantage et le rendement peut être accru de 25 à 50 % en augmentant la densité de plantation.

Les rendements connus pour les cultivars mixtes sont très inégaux et manifestement fortement influencés par les conditions de culture. Une production frôlant 50 tonnes par hectare a été enregistrée dans une expérimentation d'agriculture irriguée conduite en Côte d'Ivoire avec le cultivar Krenglé (IDESSA¹, 1986). De leur côté, VERNIER et DOSSOU (2000) rapportent un rendement inférieur à 15 tonnes par hectare sur le cultivar Boni Ouré cultivé

1. Idessa : Institut des savanes, aujourd'hui Centre régional de Bouaké du Centre national de recherche agronomique (Cnra) de Côte d'Ivoire.

en milieu paysan du Bénin septentrional et ce résultat concorde avec le rendement moyen relevé sur cette igname par la station de l'Inrab (Institut national des recherches agricoles du Bénin) de la même région pour la période allant de 1983 à 1995 (INRAB, 1996).

Tous les rendements précédemment indiqués correspondent aux densités de plantation traditionnelles suivantes :

- environ 5 500 plantes par hectare pour les cultivars à deux récoltes, les cultivars mixtes et les cultivars à une récolte destinés à la conservation sous forme fraîche ;
- environ 6 500 plantes par hectare pour les ignames à une récolte utilisées pour les cossettes.

L'ADAPTATION AU COMMERCE

L'adaptation au commerce s'est opérée de façon particulière pour chaque catégorie d'ignames. Le commerce des tubercules frais, approvisionné par les cultivars à deux récoltes, a été remarquablement dynamisé par le phénomène d'urbanisation et, dans une mesure moindre, par la mise en place d'un commerce d'exportation partant du Ghana (GHARTEY, 1994). Sur certains marchés à Paris (France) et à Libreville (Gabon), on trouve aussi des ignames *D. rotundata* (notamment le cultivar Kponan) importées de Côte d'Ivoire et du Togo (DUMONT, observations personnelles).

Cette dynamisation de la production s'observe de la Guinée jusqu'au Cameroun et elle se traduit par des spécialisations régionales de la production, parfois prises en charge par des populations restées à l'écart de l'igname jusqu'à un passé récent (Lobi de Côte d'Ivoire, Dioula du Burkina Faso, Dourou et certains Foulbé du Cameroun). Ceci laisse entrevoir une rentabilité élevée soutenue par une forte demande commerciale. Au Cameroun septentrional, la meilleure rétribution de la journée de travail s'obtient avec les ignames à deux récoltes (DUMONT *et al.*, 1994). Une situation semblable a été remarquée en Côte d'Ivoire (BISSON, 1989 ; DOUMBIA *et al.*, 2004). Dans ce pays, on a déjà indiqué que 75 % de l'offre commerciale reposerait sur les cultivars à deux récoltes, d'après l'étude de TOURÉ *et al.* (2003). Avec les informations venant d'être présentées, on est loin des projections de ONWUEME et CHARLES (1994) prédisant une désaffection progressive vis-à-vis des *D. rotundata* précoces parce que leur production est coûteuse en travail.

Dans un premier temps, au moins, l'effet du commerce semble avoir été plus discret sur la production des cultivars à une récolte. Parce que leur période de récolte est concentrée sur le début de la saison sèche, ces ignames sont conservées sous la forme de tubercules frais avant d'être progressivement mises en marché. Le stockage implique des risques de perte pour le producteur et dégrade la qualité organoleptique du produit au point de réduire son attractivité face à d'autres offres vivrières moins coûteuses ou plus faciles à utiliser.

Parce qu'elle est plus économique en travail, la cuisine de l'igname bouillie ou frite s'est développée en milieu urbain d'Afrique occidentale. La production a répondu à cette demande en s'appuyant sur des cultivars dont la qualité culinaire est contestée par les consommateurs puristes (Kpassadjo et Sanata en Côte d'Ivoire, Gnidou au Bénin) mais ayant des exigences agronomiques moindres et souvent une meilleure productivité. A terme, cette évolution engendre la probabilité de voir l'agriculture commerciale africaine délaisser les *D. rotundata* à une récolte au profit des *D. alata*, pourvues des mêmes avantages et plus faciles à conserver.

La transformation artisanale des ignames à une récolte, sous la forme de cossettes précuites, est une remarquable mutation de l'offre commerciale permettant de contourner les difficultés attachées au marché des tubercules frais. Ce virage technologique remonte aux années 70 quand le développement des exportations pétrolières nigérianes a très largement augmenté la demande et le prix d'achat des produits vivriers (IGUÉ, 1985). Les principaux avantages des cossettes sont une forte diminution des coûts de transport et un allongement très important de la durée de conservation avec un niveau de pertes restant habituellement bas. Récemment, la recherche a entrepris le transfert de la technologie des cossettes vers d'autres pays de la sous-région n'ayant pas développé cette filière (BRICAS et HOUNHOUIGAN, 2000).

Les ignames sauvages *Dioscorea praehensilis* Benth et *Dioscorea abyssinica* Hochst ex Kunth

Aspects généraux

Ces deux ignames font partie de la section *Enantiophyllum* Uline regardée par N'KOUNKOU (1994) comme l'une des moins évoluées parmi les huit sous-familles (sections) de Dioscoréacées recensées en Afrique et donc probablement l'une des mieux pourvues en réserve de variabilité. Celle-ci paraît travaillée par deux dynamiques agissant séparément ou de façon combinée. Dès 1939, BURKILL (et CHEVALIER déjà en 1936 semble-t-il) soupçonne des hybridations interspécifiques à l'intérieur de la section *Enantiophyllum*. On s'est aussi aperçu que plusieurs espèces relevant de cette section, notamment des ignames cultivées, sont concernées par le phénomène de ploïdisation (MIÈGE, 1952 ; MARTIN et ORTIZ, 1963 ; BAQUAR, 1980 ; ESSAD, 1984 ; ZOUNDJIHÈKPON *et al.*, 1990 ; ABRAHAM et GOPINATHAN-NAIR, 1991 ; HAMON *et al.*, 1992 ; GAMINETTE *et al.*, 1999 ; DANSI *et al.*, 2000b ; DANSI *et al.*, 2001 ; CAMARA, 2001).

Les deux dynamiques indiquées semblent être les déterminants d'un processus évolutif encore en cours, perceptible dans l'inachèvement actuel de la séparation interspécifique au niveau du fonctionnement biologique et des caractères morphologiques. HAMON (1987) montre que l'espèce *D. mangenotiana* regroupe des individus dont la chronicité de renouvellement de l'appareil végétatif est très différente et N'KOUNKOU (1993) les voit comme deux espèces distinctes, celle ayant un appareil végétatif annuel étant *D. mangenotiana*

stricto sensu tandis que l'autre serait *D. baya* De Wild. Sur le plan morphologique, on soulignera aussi la difficulté d'établir une limite précise entre les espèces *D. praehensilis* et *D. abyssinica*, cette dernière étant par ailleurs souvent confondue avec l'espèce *D. lecardii* De Wild, laquelle est mal séparée de l'espèce *D. sagittifolia* Pax.

Il existe apparemment une grande instabilité au sein de la section *Enantiophyllum* et cette situation semble originale parmi les Dioscoracées. C'est vraisemblablement un gisement d'opportunités pour la domestication et la remarque paraît avoir un caractère universel. La section *Enantiophyllum* a fourni l'espèce *D. alata* en Asie ainsi que les ignames *D. cayenensis* et *D. rotundata* en Afrique. Avec leur riche diversité en cultivars, ces produits de la domestication assurent la quasi-totalité de la production mondiale des ignames.

Certaines réserves expliquent la difficulté à séparer *D. abyssinica* de *D. praehensilis*. En effet, la majorité des critères botaniques séparant ces deux espèces relèvent de travaux taxonomiques effectués sur du matériel végétal conservé en herbier. Jusqu'à un passé récent, on s'est peu préoccupé de recueillir le savoir des paysans africains alors que ceux-ci ont souvent une connaissance profonde de leur environnement végétal. Les espèces sauvages concernées n'ont pas plus été étudiées à l'échelle de leurs populations, de sorte que leur champ de variabilité et leurs éventuelles connexions restent largement méconnus. Néanmoins, ces ignames possèdent plusieurs caractères communs.

Toutes deux produisent, le plus souvent, un seul tubercule par plante mais il n'est pas exceptionnel de voir cette valeur doublée chez *D. abyssinica*. Le tubercule et l'appareil végétatif aérien se partagent un cycle biologique annuel : le tubercule sert de relais à l'appareil végétatif aérien pour assurer la survie de la plante en saison sèche et se désagrège complètement par la suite. Les ignames *D. praehensilis*, *D. abyssinica* et leurs formes domestiquées sont donc des végétaux pérennes en même temps géophytes et tropophytes (MIÈGE, 1952), puisque leur flexibilité biologique les adaptent au climat alternant sécheresse et pluviosité.

Ensuite, le *sex-ratio* paraît fortement déséquilibré en faveur des plantes mâles. En examinant les spécimens d'ignames conservés dans dix herbiers nationaux ou universitaires, N'KOUNKOU (1993) observe, parmi les exemplaires sexués, un rapport mâles/femelles de 33/1 pour *D. praehensilis* et de 7/1 pour *D. lecardii* et *D. sagittifolia* voisines de *D. abyssinica* sur le plan taxonomique. Selon cet inventaire, la large prédominance du sexe mâle est aussi établie chez les autres espèces sauvages de la section *Enantiophyllum*. La prépondérance numérique de la population mâle s'expliquerait par les caractéristiques biologiques des Dioscoracées. Celles-ci, souvent très dispersées dans la flore sauvage, ont leur pollinisation assurée par les insectes (entomophilie) et plus particulièrement par le thrips *Larothrips dentipes* (PITKIN, 1973 ;

ZOUNDJIHÈKPON, 1993) dont l'importance des populations est dépendante des conditions climatiques. Les aléas contingents à cette situation exigent une surabondance de pollen.

La sous-représentation du sexe femelle limite la diversité allélique. En produisant plusieurs dizaines à plusieurs milliers de fleurs comptant chacune six ovules, chaque plante femelle peut être pollinisée par une large diversité de géniteurs mâles. Les produits de ces fécondations sont des demi-frères puisque tous ont le même héritage génétique maternel. En prolongeant ce raisonnement, de façon plus générale, ATLAN et GOUYON (1994) montrent que le sexe le moins représenté a une probabilité plus élevée de transmettre ses gènes et se trouve ainsi doté d'un avantage reproductif.

D'autres caractères généraux sont encore partagés par *D. abyssinica* et *D. praehensilis*. D'abord, leur écosystème préférentiel est le milieu végétal en cours de restauration. Elles sont ainsi fortement tributaires des jachères ou des zones de chablis qu'elles accompagnent dans leur parcours vers le rétablissement des populations végétales climaciques.

En deuxième lieu, l'architecture aérienne de *D. abyssinica* et *D. praehensilis* est typiquement celle des ignames sauvages. La tige volubile se développe longuement en hauteur et se ramifie tardivement parce que, fortement héliophile, la plante doit nécessairement surcimer la végétation arbustive naturelle lui servant de tuteur avant de mettre en place son feuillage et ses fleurs.

Enfin, les espèces *D. abyssinica* et *D. praehensilis* sont très polymorphes. Cette variabilité est en grande partie liée à l'âge de la plante, qui présente deux niveaux. L'un est la durée d'existence de l'appareil végétatif et du tubercule, cette durée est brève puisque les deux parties de la plante se renouvellent annuellement de façon successive. L'autre niveau est l'âge du génotype correspondant au nombre de cycles végétatifs annuels intervenus à partir de l'origine séminale de la plante. Le génotype et le phénotype ont le même âge puisque la plante est vivace. On verra ultérieurement que ce synchronisme est déréglé par la domestication.

A propos des caractères variant durant le cycle végétatif annuel, on relèvera la disparition progressive du nectar extrafloral, des cataphylles et, plus tardivement, de la pruine caulinaire. Des modifications de forme et de taille affectent la feuille pendant la croissance de la plante. Enfin, la coloration de la tige devient uniforme quand la sénescence approche.

Les variations morphologiques interannuelles modifient d'autres caractères. La forme très allongée de la feuille, l'aspect gaufré et la coloration vineuse du limbe sont des caractères liés à la juvénilité du génotype. Chez *D. abyssinica*, la coloration rouge de la tige et les feuilles lancéolées, de type *D. lecardii*, ne paraissent exister que chez les génotypes peu âgés. Dans l'ensemble, le vieillissement des génotypes conduit à une diminution de leur diversité morphologique. Peut-être faut-il voir là l'effet d'une sélection naturelle

stabilisatrice ? Dans ce cas, il y aurait probablement un nivellement génétique correspondant.

A l'opposé de ces nombreux points communs, plusieurs critères fondamentaux séparent les espèces *D. praehensilis* et *D. abyssinica* que l'on va maintenant examiner en détail.

L'espèce *Dioscorea praehensilis*

Cette espèce a une répartition géographique extrêmement vaste en Afrique. Elle couvre toute la partie centrale du continent et elle se trouve aussi largement distribuée dans ses régions tropicales. Dans l'hémisphère Nord, l'espèce remonte au delà du 8^e parallèle tandis qu'au sud de l'équateur, elle a été rencontrée jusqu'au Mozambique (N'KOUNKOU, 1993). C'est une igname jusqu'ici regardée comme strictement forestière. Elle est surtout abondante dans les dynamiques cicatricielles restaurant les peuplements arborés denses et semi-caducifoliés, définis comme des forêts mésophiles par MANGENOT (1955). Ainsi apparaît-elle commune dans la zone à régime pluviométrique bimodal tandis qu'en situation plus sèche, elle se réfugie à l'intérieur des vestiges de la forêt mésophile devenus aujourd'hui rares sous l'effet conjugué de la pression anthropique et des incendies annuels.

L'espèce *D. liebrechtsiana* De Wild, distribuée de l'Afrique centrale jusqu'au Cameroun forestier, est morphologiquement très voisine de *D. praehensilis* ; ses principaux critères distinctifs sont la base fortement auriculée du pétiole et la faible spinescence de la tige. Les populations zandé de la République démocratique du Congo (ex Zaïre) regroupent ces deux ignames sous un même nom vernaculaire (N'KOUNKOU, 1993) et WILKIN (2001) ne les différencie pas, aussi se peut-il que la première soit une variante de la seconde. Ce serait une première illustration de la diversité existant au niveau de *D. praehensilis*.

En tout cas, les ignames aujourd'hui classées dans l'espèce *D. praehensilis* se subdivisent clairement en deux composantes distinctes. Dans le sud de la Côte d'Ivoire, MIÈGE (1952) décrit deux formes de *D. praehensilis* séparées par les caractères morphologiques du tubercule. Ces deux morphotypes ont aussi été rencontrés en République centrafricaine (HLADIK *et al.*, 1984). En outre, ils figurent (assimilés à *D. rotundata*) dans une publication de CHIKWENDU et OKEZIE (1989). On les retrouve encore dans l'ouvrage que HAMON *et al.* (1995) consacrent aux ignames sauvages de l'Afrique de l'Ouest. Pour faciliter leur description, ces deux morphotypes seront conventionnellement appelés Dp1 et Dp2.

Le paysan bariba du Bénin septentrional considère Dp1 comme une igname bien individualisée (dont le nom vernaculaire est Sonkotouné) par les caractères suivants chez le génotype âgé. La tige est de couleur foncée, son

diamètre basal dépasse un centimètre et, sur sa partie inférieure, elle porte des cataphylles longs de 2 à 4 centimètres dont les lobes sont charnus et engageants. La feuille est légèrement cordée et ne présente pas d'ondulations marginales. Le tubercule est volumineux (poids pouvant dépasser 5 kilogrammes) et irrégulièrement lobé, il s'élargit à mesure de son allongement et sa partie distale atteint facilement une épaisseur de 25 centimètres, la chair est mouchetée de taches violacées (sauf dans sa partie néoformée). La tête du tubercule est surmontée de racines fortement épineuses développant une couronne protectrice durable à la surface du sol. Enfin, la floraison mâle présente la particularité d'exhaler un parfum fortement typé. En Afrique occidentale, le même caractère ne se retrouve que chez l'espèce *D. hirtiflora* Benth. Ce rapprochement confirme une proximité phylétique, entre les sections *Enantiophyllum* et *Asterotricha*, successivement entrevue par BURKILL (1960), HAMON (1987), N'KOUNKOU (1994) et SCHOLS *et al.* (2001). L'arbre cladisque élaboré par TERAUCHI *et al.* (1992), fondé sur les caractéristiques de l'ADN chloroplastique, montre qu'au sein des *Enantiophyllum* africaines le génome le plus anciennement apparu correspond aux espèces *D. praezensilis*, *D. abyssinica*, *D. rotundata* et *D. cayenensis*. Le fait que les trois premières de ces ignames possèdent le même génome n'atteste pas une égale ancienneté d'origine mais signifierait plutôt qu'elles s'inscrivent dans une même lignée évolutive et peuvent, par conséquent, être apparues de façon successive. Le type Dp1 serait la forme ancestrale compte tenu de sa proximité phylétique avec la section *Asterotricha* et de sa très vaste distribution géographique, notamment dans des zones où *D. rotundata* et *D. abyssinica* sont absentes.

L'igname Dp1 est comestible pour la partie néoformée du tubercule mais peu appréciée. Au Bénin, elle était consommée autrefois en période de disette. On lui reproche une charge exagérée en fibres et en amertume. Toutefois, elle semble encore cueillie dans le sud-ouest de l'Éthiopie, puisque HILDEBRAND (2003) indique la récolte locale d'ignames sauvages, de la section *Enantiophyllum*, protégées par un amas de racines épineuses.

L'igname Dp1 est inféodée à la forêt mésophile et elle ne survit guère à la disparition de son biotope. Celui-ci a pu se maintenir, au moins de façon locale, dans la partie humide de l'Afrique, mais, dans la zone plus sèche à une saison pluvieuse, il n'a laissé que des résidus, notamment les forêts sacrées. Là où la flore savanicole s'est maintenant imposée, la rareté ou la disparition de l'igname Dp1 est probablement un phénomène récent à l'échelle historique. Des gènes issus de ce morphotype pourraient encore circuler localement dans les populations actuelles d'ignames sauvages ou parmi les *D. rotundata* venues de domestications anciennes.

L'odeur caractéristique de la floraison mâle exceptée, la forme Dp2 de l'espèce *D. praezensilis* est très différente de Dp1. De plus, des variations écotypiques peuvent la rapprocher morphologiquement de l'espèce *D. abyssinica* qu'on examinera plus loin. La tige est de couleur claire, son diamètre ne

dépasse guère 0,6 centimètre tandis que ses cataphylles restent courts (moins de 4 centimètres) et ne développent pas de lobes importants. Au niveau de la feuille, deux signes distinctifs fiables (chez les génotypes âgés) sont la large ouverture des lobes foliaires et l'ondulation régulière de la bordure du limbe. Le tubercule a une forme franchement conique, sa longueur dépasse rarement 30 centimètres pour un poids habituellement inférieur à 3 kilogrammes ; il porte des épines robustes, mais ce caractère semble inconstant (TOSTAIN, 1998 ; TOSTAIN et DAÏNOU, 1998). La chair est blanche ou jaune pâle et souvent partiellement vineuse dans la tête du tubercule.

Cette igname Dp2 est comestible et fortement appréciée, elle fait l'objet d'une cueillette importante en milieu forestier. En Afrique occidentale, elle se récolte principalement en début de saison pluvieuse (fin janvier à mars) car, à cette période, le repérage des tubercules est facilité par leur germination. Celle-ci améliorerait, par ailleurs, la qualité culinaire car l'amertume serait masquée par la transformation partielle de l'amidon en sucres (OSAGIE, 1992). La récolte en fin de saison sèche permet aussi de remettre en terre la tête du tubercule et cela favorise la pérennité de la ressource alimentaire. Cependant, des cueillettes beaucoup plus précoces sont couramment pratiquées ; elles approvisionnent abondamment les marchés de Guinée forestière orientale de juillet à septembre (DUMONT, 1993).

Enfin, c'est la forme Dp2 de *D. praeheensis* qui, en Afrique occidentale, constitue le point de départ préférentiel des domestications effectuées, en deçà du 8^e parallèle nord, pour arriver aux ignames *D. rotundata*. Cette réalité reste largement observable dans la partie méridionale du Bénin où se poursuit la domestication des ignames Gnidou. La même situation existe probablement dans toute l'Afrique forestière, mais elle doit être nuancée. Au Bénin et au Nigeria, des paysans affirment fractionner des tubercules d'ignames Dp1 pour entamer la domestication aboutissant à *D. rotundata* (VERNIER, observation personnelle). Cette information existant déjà dans les travaux de CHIKWENDU et OKEZIE (1989) est confirmée par SCARCELLI (2002). En Afrique centrale, l'igname *D. liebrechtsiana* pourrait aussi être un matériel végétal sauvage exploité par la domestication pour obtenir des *D. rotundata*. A l'appui de cette idée, on indiquera que le pétiole fortement auriculé de *D. liebrechtsiana* caractérise l'un des neuf groupes variétaux établis par MARTIN et RHODES (*in* DEGRAS, 1986) à partir de 97 cultivars d'ignames *D. cayenensis* - *D. rotundata* collectés en Afrique et aux Antilles.

Dans la savane à régime pluviométrique monomodal, le morphotype Dp2 ne se rencontre guère au delà du 9^e parallèle nord et il est attaché aux microclimats les plus humides. Nous ne l'avons jamais vu dans les vestiges stables de la forêt mésophile mais il apparaît très tôt (par voie séminale) quand cet écosystème se dégrade et il accompagne le processus jusqu'à son terme de savane arborée. Ce parcours détermine graduellement la convergence morphologique de Dp2 vers le morphotype *D. abyssinica*. La trace de cette

transformation reste visible, aujourd'hui encore, dans le bassin de l'Ouémé supérieur du Bénin.

On comprend que l'igname Dp2 se diversifie facilement sous la forme d'écotypes tout en maintenant de la diversité génétique. En langage plus technique, on dira qu'elle est nantie d'une large norme adaptative (BINDER, 1972), celle-ci semblant rester peu rétrécie dans la partie la plus méridionale de la savane à une saison pluvieuse. Il n'est donc pas surprenant que DANSI *et al.* (1999) considèrent *D. praehensilis* comme point de départ pour plusieurs *D. rotundata* issues d'une flore de savane où l'œil ne voit souvent que des *D. abyssinica*. Dans la même zone écologique, on comprend aussi d'où viennent les ignames *D. praehensilis* qui colonisent les résidus de forêt mésophile basculant dans une dynamique de dégradation ou, au contraire, les peuplements forestiers mésophiles ponctuellement en voie de restauration.

Dans la partie à deux saisons pluvieuses de l'Afrique occidentale, le morphotype Dp2 est connu sous le nom de Bayéré depuis l'est de la Côte d'Ivoire jusqu'au Bénin. Au Togo, le paysan distingue la Bayéré de forêt de celle attachée au biotope de savane succédant à la dégradation de l'écosystème forestier (KASSAMADA, 1992). La première de ces deux ignames est la forme typique de Dp2 inféodée aux tuteurs forestiers de grande taille. La seconde igname pourrait être une structure double. L'une de ses composantes serait constituée d'ignames Dp2 ayant modifié leur morphotype pour s'adapter aux conditions écologiques de savane. L'autre composante trouverait son origine dans des semis naturels venus d'ignames *D. rotundata* domestiquées dans des régions plus septentrionales à partir de *D. abyssinica* et de *D. praehensilis* et ensuite cultivées sous le climat à deux saisons pluvieuses. A l'appui de cette dernière hypothèse on relèvera que, dans la moitié méridionale du Bénin, DANSI *et al.* (1999) identifient trois groupes de cultivars domestiqués localement (Ourthoua, Porchebim, Mondji) morphologiquement rattachés à *D. abyssinica* alors que cette espèce n'est pas connue dans la flore naturelle régionale non anthropisée.

La nature des relations entre les deux morphotypes bien différents de l'igname regardée comme *D. praehensilis* pose question. On peut avoir deux espèces génétiquement séparées : Dp2 serait *D. praehensilis* tandis que Dp1 devrait être rattachée à l'ancienne espèce *D. odoratissima* Pax. Cette idée apparaît chez H. M. BURKILL (1985). En revanche, plusieurs botanistes (BAKER, 1898 ; DURAND et DURAND, 1909 ; RAADTS, 1984 ; N'KOUNKOU, 1993) assimilent l'espèce précitée à *D. praehensilis*. En s'appuyant sur les caractéristiques anatomiques de la nervure médiane de la feuille, EDEOGA et OKOLI (2001) préconisent le regroupement taxonomique de *D. liebrechtsiana*, *D. praehensilis* et *D. odoratissima*. La même position est adoptée par WILKIN (2001) en se référant à d'autres arguments scientifiques. Pour le moment, on considèrera les ignames Dp1 et Dp2 comme des variantes morphologiques de l'espèce *D. praehensilis* telle que définie par MIÈGE (1968). On peut supposer qu'une

pression anthropique détermine cette différenciation. Dp2 pourrait être une transformation de Dp1 engendrée par la répétition des cueillettes ou (et) l'adaptation du matériel végétal à des techniques culturales simples dont on reparlera ultérieurement. Cette idée existe déjà, en filigrane, chez DOUNIAS (1996) qui a rencontré Dp2 dans des zones de forêt camerounaise où seule l'intervention humaine paraît expliquer sa présence. A ce propos, HLADIK et DOUNIAS (1996) s'interrogent sur la relation observée entre l'abondance des ignames *D. praehensilis* et la présence des chasseurs collecteurs. Le second terme de cette relation pourrait être son déterminant. La profusion des ignames sauvages, dans un écosystème leur étant peu favorable, pourrait être le résultat d'un aménagement des ressources vivrières entretenu par un groupe humain au cours d'une période de longue durée. Selon ces deux auteurs, ce processus d'aménagement serait une exploitation *in situ* des ignames sauvages. A cela, nous ajoutons que le milieu végétal ouvert, succédant aux zones de campement et à leur agriculture environnementale, est un biotope particulièrement favorable à la prolifération de *D. praehensilis*. DOUNIAS (1996) indique d'ailleurs que cette igname suit nettement les axes de concentration humaine matérialisés par les voies carrossables de pénétration.

On possède trois exemples établissant la compatibilité génétique entre *D. praehensilis* et *D. rotundata*. Une hybridation réussie entre ces deux ignames est rapportée par AKORODA en 1985. A l'aide des marqueurs enzymatiques, ZOUNDJIHÈKPON (1993) a prouvé la fécondation de plusieurs cultivars de *D. rotundata* par *D. praehensilis*. Le cultivar femelle Krenglé, planté dans un layon aménagé en forêt mésophile ivoirienne, se serait hybridé avec la forme Dp1 de *D. praehensilis*. Cette présomption s'appuie sur les racines fortement épineuses apparues dans la descendance (DUMONT, observation personnelle).

La diversité génétique de *D. praehensilis* n'a pas encore fait l'objet d'une étude exhaustive. Les principales connaissances acquises sur le sujet viennent des travaux de HAMON (1987) en Côte d'Ivoire, de SCARCELLI (2002) au Bénin et de TOSTAIN *et al.* (2002) couvrant la Guinée, le Togo, le Bénin et le Cameroun. Les marqueurs utilisés sont enzymatiques dans le premier cas et moléculaires dans les autres cas.

Les *D. praehensilis* de Côte d'Ivoire sont séparées en deux classes de génotypes. Le même résultat est obtenu au nord du Bénin avec cinq plantes analysées mais trois classes apparaissent dans le sud du pays pour 18 individus étudiés. Aucune des deux études ne permet d'établir un parallèle entre les groupes de génotypes révélés et les deux morphotypes définis chez *D. praehensilis* (Dp1 et Dp2).

Sur les quatre pays concernés par l'étude de TOSTAIN *et al.* (2002), les 46 exemplaires de *D. praehensilis* examinés sont distribués en quatre groupes principaux par l'analyse factorielle de correspondance. De façon générale, les génotypes s'agrègent en fonction de leur origine géographique. Toutefois, cette idée doit être nuancée. Des ponts génétiques relient le matériel végétal

de la Guinée, du Togo et du Bénin tandis que les *D. praehensilis* camerounaises sont génétiquement isolées de l'ensemble précédent. Cette situation laisse penser que l'espèce compte deux volets majeurs, l'un particulier à l'Afrique occidentale et l'autre à l'Afrique centrale. Dans le premier cas, on se trouve dans la zone de civilisation de l'igname. Dans le second cas, les pressions de domestications ont été beaucoup moins puissantes. Il est possible que cette différence crée la ligne de partage apparaissant entre les deux populations de *D. praehensilis*.

L'espèce *Dioscorea abyssinica*

Cette espèce a longtemps été confondue avec l'espèce *D. togoensis* (MIÈGE², 1952 ; WAITT, 1965) et H. M. BURKILL (1985) ne sépare pas *D. abyssinica* de *D. sagittifolia* tout en assimilant implicitement cette dernière igname à *D. lecardii*. *D. abyssinica* semble attachée à la partie subsaharienne de l'hémisphère Nord africain. Elle est abondamment distribuée de sa côte occidentale jusqu'au Cameroun (JACQUES-FÉLIX, 1947 ; MIÈGE, 1968 ; H. M. BURKILL, 1985 ; DUMONT *et al.*, 1994) mais elle n'a pas été rencontrée en Afrique centrale forestière (HLADIK *et al.*, 1984 ; N'KOUNKOU, 1993) et de façon plus générale, elle n'a jamais été signalée au sud de l'équateur. En revanche, H. M. BURKILL (1985) ainsi que GEBRE MARIAM et SCHMIDT (1996) indiquent sa présence en Afrique de l'Est, notamment en Ethiopie. Déjà en 1949, CHEVALIER pensait que la « vraie » *D. abyssinica* a son berceau en Abyssinie (l'actuelle Ethiopie) et au Kenya. Par antithèse, on pourrait subodorer l'existence, hors Afrique orientale, d'autres ignames sauvages qui seraient de « fausses » *D. abyssinica*. On reviendra sur cette idée.

D. abyssinica est savanicole de manière stricte et, de plus, elle paraît préférer le climat à une seule saison pluvieuse annuelle ; ces contraintes la cantonnent majoritairement dans une bande climatique approximativement comprise entre les 8^e et 12^e parallèles nord.

Dans la *Flora of West Tropical Africa*, MIÈGE (1968) distribue *D. abyssinica* sur l'aire de domestication des ignames *D. rotundata*. Cet auteur situe *D. lecardii* en marge septentrionale de cette zone. Cette répartition géographique limitée suggère que la spécificité botanique de *D. lecardii* n'a pu se maintenir qu'en bordure d'une aire d'occupation probablement autrefois plus vaste mais ensuite fortement amoindrie.

2. MIÈGE reconnaît l'espèce *D. togoensis* dans l'édition de 1968 de la *Flora of West Africa*.

Les *D. lecardii* et *D. sagittifolia* répondant aux critères morphologiques définis par MIÈGE (1968) sont aujourd'hui rares ou peu visibles dans la flore savanique d'Afrique occidentale. L'incertitude grève souvent leur identification surtout quand celle-ci s'opère sur du matériel végétal conservé en herbier. *D. lecardii* est habituellement confondue avec *D. abyssinica*. Des morphotypes correspondant indiscutablement à *D. sagittifolia* ont été rencontrés dans deux pays. Un exemplaire a été vu dans une savane relictuelle incluse dans la zone forestière du Sud-Ouest ivoirien (DUMONT, observation personnelle). Neuf exemplaires ont été reconnus à l'intérieur de forêts sacrées du Bénin méridional (ALLOMASSO, 2001). Selon MIÈGE (1968), *D. sagittifolia* aurait aussi été recueillie au Sénégal, en Sierra Leone, dans le nord de la Côte d'Ivoire et au sud du Burkina Faso mais il s'agit là de déterminations effectuées sur des échantillons fournis par des herbiers.

Dans la direction de l'est, *D. lecardii* comme *D. sagittifolia* s'individualisent bien et deviennent abondantes à partir du Cameroun, c'est-à-dire pratiquement là où se termine l'aire de distribution de *D. rotundata* (DUMONT et al., 1994). JACQUES-FÉLIX (1947) a rencontré *D. lecardii* dans l'agriculture du nord du Cameroun et il l'assimile en particulier au cultivar Dem du pays dourou. Compte tenu de leurs caractères morphologiques généraux, notamment le volume modeste du tubercule, nous pensons que les cultivars Tii et Ngan de l'ethnie dourou sont aussi des domestications de *D. lecardii*. Il en est probablement de même pour les ignames cultivées tchadiennes connues sous le nom de Haab (DUMONT, observations personnelles).

Les idées précédentes conduisent à une hypothèse double. A partir du Cameroun et en direction de l'Afrique orientale, *D. abyssinica*, *D. lecardii* et *D. sagittifolia* seraient une même espèce qu'un large polymorphisme adaptatif sépare en écotypes plus ou moins distincts. L'idée a été vérifiée partiellement, de façon expérimentale (DUMONT, observation personnelle). Une igname de type *D. lecardii* (selon MIÈGE, 1968), collectée dans le nord de la Côte d'Ivoire en 1991 a exprimé les caractères foliaires de *D. sagittifolia* après avoir été mise en culture dans le sud du pays. En revanche, la situation serait différente en Afrique occidentale où la culture des *D. rotundata* accompagnerait depuis longtemps le processus de savanisation. Dans cette région, *D. abyssinica* correspondrait pour sa plus grande partie à une population végétale cultigène née de la pression de domestication sur *D. lecardii*, *D. sagittifolia* et *D. praehensilis* qui occupaient primitivement le terrain. On revient à l'idée de CHEVALIER (1949) établissant de façon implicite une distinction entre les *D. abyssinica* d'Afrique orientale et les autres. On remarquera d'ailleurs qu'une variabilité particulière a été observée chez *D. abyssinica* dans la partie du Cameroun bordant l'aire de production des ignames *D. rotundata*. Dans cet espace géographique, existent des caractères foliaires jamais signalés en Afrique occidentale ; ce sont notamment la coloration orangée de l'acumen des cataphylles et la grande surface du limbe (DUMONT et al., 1994). Si les *D. abyssinica* d'Afrique occidentale sont des populations cultigènes, elles doivent avoir

fourni peu de cultivars *D. rotundata* là où une forte pression de domestication est historiquement récente. On a vu que la Côte d'Ivoire serait l'exemple illustrant cette idée.

Sur le plan morphologique, on notera les caractères suivants attachés aux formes occidentales de *D. abyssinica*. Au niveau de l'appareil végétatif, la coloration claire de la tige, la concentration de la spinescence à l'aisselle des ramifications caulinaires et l'absence de déformations ondulatoires en marge du limbe foliaire, sont les critères d'identification les plus fiables chez les génotypes âgés. Le tubercule a habituellement une forme cylindro-conique avec un diamètre décroissant du haut vers le bas. La longueur de l'organe va de 20 à 80 centimètres pour un poids compris entre 0,5 et 1,5 kilogramme. La coloration de la chair varie du blanc pur à la couleur crème avec parfois une pigmentation vineuse sous-cutanée au niveau de la tête. L'amertume de la chair semble varier en fonction de nombreux facteurs (individu, âge, conditions de milieu, époque de récolte). Les ignames *D. abyssinica* sont comestibles et encore largement recherchées par les populations de savane parce qu'elles sont disponibles plusieurs semaines avant les *D. rotundata* les plus précoces (BACO, 2000).

Dans chacune des deux régions étudiées au Bénin septentrional (DUMONT et VERNIER, 1997a), l'ethnie bariba connaît les ignames *D. abyssinica* sous le nom de dika, recouvrant quatre morphotypes. Par souci de simplicité, ceux-ci sont ramenés à deux groupes principaux appelés Da1 et Da2.

Le groupe Da1 réunit dika sinrou konsi et dika kpika, ceci signifiant « l'igname dont le bout pourrit » et « l'igname blanche » (dont le feuillage est clair). Dans les deux cas, le tubercule est long et son diamètre ne dépasse guère 5 centimètres vers la tête.

Le groupe Da2 regroupe dika wonka et dika guéa, littéralement, dika noire et vraie dika. De façon plus large, ces noms indiquent une igname possédant le feuillage sombre des *D. rotundata* à deux récoltes et un tubercule relativement volumineux dont la partie terminale fournit des digitations de taille importante, celles-ci sont particulièrement recherchées par la cueillette.

La forme Da2 est fortement inféodée à la flore de savane (dont les jachères naturelles) structurant le proche environnement des cultures d'ignames *D. rotundata*. Les ignames Da2 pourraient être constituées à la fois de plantes échappées de culture sous la forme de graines (migrations zygotiques) et des produits de pollinisation croisée entre les ignames sauvages dika et les *D. rotundata* cultivées restées sexuellement fonctionnelles (migrations gamétiques). De façon certaine, Da2 est le point de départ des *D. rotundata* en zone de savane. Prélevée dans son milieu naturel et ensuite transférée dans l'agriculture, l'igname Da2 devient Tamdika (tam : igname en langue bariba, au pluriel : tassou) quand sa domestication apparaît en bonne voie et Tamdwé quand le paysan l'inclut dans ses *D. rotundata* à deux récoltes. Seule la reproduction végétative est utilisée pour effectuer ce parcours évolutif.

Bien qu'existant en sympatrie avec Da2, la forme Da1 a une répartition beaucoup plus vaste en direction du nord. Au Bénin, cette igname est abondante jusqu'à la vallée du fleuve Niger enjambant le 12^e parallèle nord et elle atteint la même latitude au Burkina Faso (DUMONT, 1982). Cette distribution septentrionale modifie plusieurs caractères morphologiques (DUMONT, 1982). La spinescence de la tige et la taille du fruit diminuent tandis qu'augmente le rapport entre la longueur et la largeur de la feuille. Ces variations pourraient être interprétées comme autant de retours ataviques vers l'espèce *D. lecardii* soupçonnée d'être, pour partie, à l'origine des *D. abyssinica* dans les savanes à une saison pluvieuse de l'Afrique occidentale.

L'aire de distribution du morphotype Da1 est donc largement extérieure à la zone de culture des ignames *D. rotundata*. Au Bénin, la production des ignames cultivées perd beaucoup de son importance au delà du 10^e parallèle nord. Hormis en Guinée, cette situation paraît générale en Afrique occidentale. Dans tous les cas, l'isohyète des 1 000 millimètres de pluie annuelle paraît être le seuil au-dessous duquel l'agriculture de l'igname devient aléatoire en conditions pluviales sur les sols normalement drainés. Les ignames Da1 existant au delà de cette limite pourraient être les résidus d'une culture de *D. rotundata* autrefois plus septentrionale. Cette hypothèse sera reprise plus loin.

Plusieurs travaux scientifiques fournissent un éclairage sur la diversité génétique des ignames *D. abyssinica*.

En Côte d'Ivoire, l'utilisation des isozymes (HAMON, 1987) sépare *D. abyssinica* en deux classes bien que l'étude soit limitée à dix-huit plantes ayant une même origine maternelle.

L'étude de RAMSER *et al.* (1997), mettant en œuvre quatre types de marqueurs moléculaires, débouche par analyse en *split decomposition* sur une distribution situant *D. abyssinica* dans une position génétiquement intermédiaire entre *D. praehensilis* - *D. liebrechtsiana* et *D. rotundata*.

Au Bénin, la technique Aflp, utilisée par SCARCELLI (2002), fait apparaître une situation contrastée. Dans le nord du pays, 58 individus se distribuent en huit classes de génotypes mais aucune concordance n'apparaît avec la séparation opérée par l'ethnie bariba au sein des *D. abyssinica*. Dans le Sud, neuf individus sont séparés en trois classes. Le cultivar Gnidou est indiqué proche de *D. abyssinica* alors que son ascendant sauvage est *D. praehensilis* (DANSI *et al.*, 1999). Autrement dit, des ignames sauvages identifiées comme *D. abyssinica* seraient en fait des *D. praehensilis* modifiées par la savanisation ou échappées de culture sous forme de graines. D'une façon générale, d'ailleurs, les dendrogrammes construits par SCARCELLI (2002) montrent la continuité génétique entre *D. praehensilis* et *D. abyssinica*. Dans le nord du Bénin, deux génotypes *D. praehensilis* (morphotype Dp1) sont distribués parmi les *D. abyssinica*. Dans le sud du Bénin, deux classes de génotypes regroupent, chacune, *D. praehensilis* et *D. abyssinica*.

La technique Aflp appliquée à 44 plantes de *D. abyssinica* du Bénin, du Togo et de Guinée (TOSTAIN *et al.*, 2002), aboutit à un dendrogramme les séparant en trois groupes principaux. L'un rassemble la quasi-totalité des génotypes guinéens. L'autre est majoritairement composé de génotypes béninois. Le troisième groupe réunit des génotypes collectés au Bénin et au Togo. A priori, la diversité génétique de *D. abyssinica* serait structurée selon une dimension géographique. L'idée étant surtout valable pour la Guinée, il faut rappeler que la domestication des *D. abyssinica* serait historiquement récente dans ce pays alors que d'autres arguments, développés plus loin, feront apparaître le Bénin et le Togo comme une zone de domestication très ancienne. C'est peut-être cette différence que traduit le décalage génétique révélé chez le matériel végétal guinéen.

En étudiant l'ADN chloroplastique de 147 *D. rotundata* - *D. abyssinica* béninoises, CHAÏR *et al.* (2005) trouvent cinq individus de *D. abyssinica* séparés de l'ensemble par un haplotype différent. Autrement dit, la population des *D. abyssinica* béninoises compterait deux espèces distinctes. Cette situation doit être rapprochée des observations de HAMON (1987) indiquant que *D. mangelotiana* est utilisée, de façon marginale, dans la domestication conduisant aux *D. rotundata* de Côte d'Ivoire. La recherche future fera peut-être apparaître d'autres haplotypes parmi les *D. abyssinica*. Nous pensons, notamment, au(x) parent(s) sauvage(s) des *D. rotundata* cultivées en fosses au Cameroun ou encore à ceux du cultivar Singou du pays bariba béninois — l'igname qui a les feuilles d'*Hymenocardia acida* (euphorbiacée).

Addenda : l'espèce *Dioscorea togoensis* Knuth

On remarquera que l'espèce *Dioscorea togoensis* Knuth a, jusqu'à présent, été omise de notre étude. En région de savane, cette igname sauvage de la section Enantiophyllum est étroitement sympatrique de *D. abyssinica* considérée comme l'un des parents de *D. rotundata*. Curieusement aussi, l'aire de distribution de ces trois ignames se superpose largement en Afrique occidentale et se termine, dans chaque cas, au niveau du Cameroun (figure 4). Enfin, *D. togoensis* a été plusieurs fois confondue avec *D. praehensilis*, *D. lecardii* et *D. sagittifolia* à l'occasion d'études taxonomiques réalisées sur des échantillons conservés en herbier (N'KOUNKOU, 1993). Ces différentes idées pourraient faire soupçonner une relation phylétique entre *D. togoensis* et des ignames sauvages proches, à des degrés divers, de *D. rotundata*. En fait, un tel point de vue est loin d'être étayé par les résultats scientifiques aujourd'hui disponibles. Mesuré par la technique de cytométrie en flux, le génome de *D. togoensis* apparaît sensiblement moins volumineux que celui de *D. abyssinica* (HAMON *et al.*, 1992).

En appliquant la technique Rflp à l'ADN chloroplastique, TERAUCHI *et al.* (1992) montrent que le génome de *D. togoensis* est à la fois original et le moins ancien parmi les *Enantiophyllum* africaines. Sous l'angle phylétique, *D. togoensis* apparaît donc éloignée de *D. abyssinica* et de *D. praehensilis* ; aussi, sa contribution à la phylogénèse de *D. rotundata* semble inenvisageable dans l'état actuel de nos connaissances. Pour le moment, on regardera plutôt *D. togoensis* comme une spéciation fine adaptée à l'écosystème de savane. Des études futures devraient permettre de mieux comprendre les relations existant entre les ignames sauvages africaines de la section *Enantiophyllum*. C'est dans cette perspective que l'espèce *D. togoensis* est évoquée dans la réflexion sur les ignames sauvages.

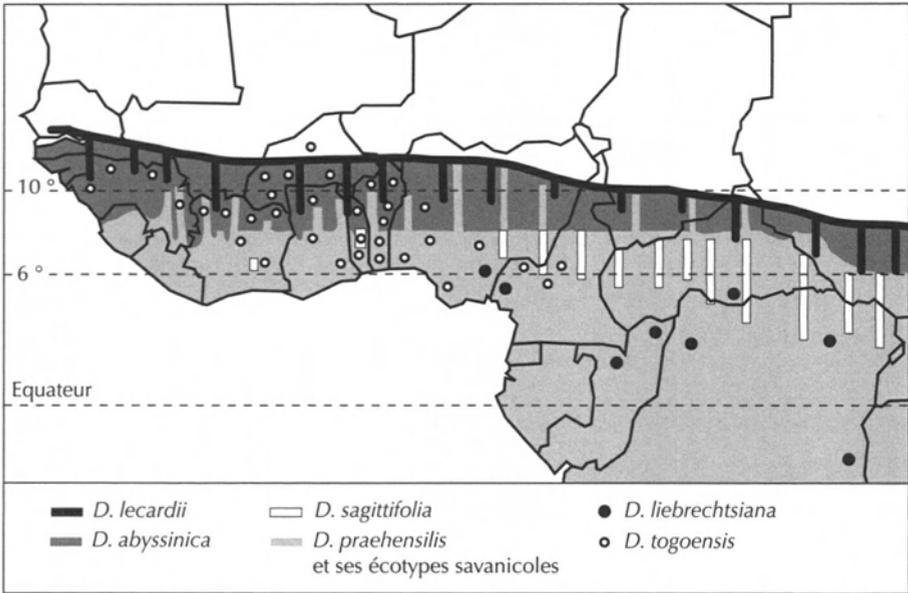


Figure 4. Distribution géographique des ignames sauvages de la section *Enantiophyllum* à tubercules annuels. Extrapolation réalisée à partir des informations fournies par MIÈGE (1963), BURKILL (1985), N'KOUNKOU (1993) et les observations personnelles des auteurs.

Les phénomènes susceptibles d'expliquer la variabilité des ignames sauvages et domestiquées

Une suite de perturbations climatiques

Les Dioscoréacées sont probablement nées au cours du Crétacé, il y a 130 millions à 65 millions d'années, en même temps que les autres spermatophytes angiospermes. Selon BARALE et LEMOIGNE (2000), toutes les familles végétales aujourd'hui connues sont représentées à cette époque. D'après COURSEY (1976), l'isolement génétique des Dioscoréacées africaines daterait du Miocène (60 millions à 20 millions d'années) quand survint la désertification de ce qui est maintenant le sud-ouest de l'Asie. La diversification africaine de la section *Enantiophyllum* est certainement inférieure à 40 millions d'années puisque, exception faite pour *D. minutiflora* introduite, cette famille d'ignames n'existe pas sur l'île de Madagascar (BURKILL et PERRIER DE LA BATHIE, 1950) détachée du continent africain à cette époque (JAEGER, 2001). A l'échelle de l'évolution du monde végétal, les ignames africaines de la section *Enantiophyllum*, dont les parents putatifs de *D. rotundata*, seraient a priori relativement récentes, ceci expliquant peut-être l'impression de spéciation inachevée, déjà soulignée, qu'elles projettent parfois et l'abondante réserve de variabilité dont certaines d'entre elles paraissent encore porteuses.

En raison de leur longue histoire, les ignames africaines ont traversé de nombreuses variations climatiques marquées par l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires qui ont affecté notre planète depuis environ 2,5 millions

d'années. D'après LÉZINE (2000), la période du Dryas récent, remontant à 10 500 ans, est (sans avoir l'amplitude d'une glaciation) l'épisode froid de dimension mondiale le plus récent ayant touché l'Afrique au nord de l'équateur. Une intense sécheresse aurait alors entraîné une légère régression forestière en Afrique centrale. SCHNELL (1971) avait déjà formulé l'idée d'un déclin forestier temporairement intervenu dans le passé de l'Afrique forestière.

Selon LÉZINE (2000), la fin du Dryas récent aurait déterminé un réchauffement climatique et une augmentation de la pluviosité. Grâce à ces facteurs favorables, la végétation subtropicale serait remontée jusqu'au Sahara et les espaces désertiques auraient quasiment disparus : « toutes les conditions étaient alors réunies pour un développement fantastique des activités humaines, l'élevage et l'agriculture, dont témoignent les abondantes peintures et gravures rupestres. » Pour COURSEY (1976), cette situation se serait inversée il y a 4 000 à 5 000 ans, entraînant un assèchement climatique progressif de l'Afrique au nord de l'équateur. Ce phénomène se poursuit aujourd'hui encore et, depuis plusieurs siècles, ses effets ont été amplifiés en Afrique occidentale restée humide, en raison de l'accroissement de la pression démographique.

On peut imaginer que les ignames ont suivi, au moins dans une certaine mesure, la remontée de la végétation tropicale vers le nord à la fin du Dryas récent et ont été ensuite refoulées par l'assèchement climatique postérieur. Nous ne possédons aucun argument scientifique donnant la mesure des migrations présumées. Il se peut que la paléobotanique, notamment dans le domaine de la palynologie, dispose d'informations sur ce sujet. Cette recherche documentaire reste à effectuer. Il est fort possible que le passé des ignames africaines ait laissé des traces fossiles. Au Panama, des grains d'amidon de dioscoracées ont été trouvés collés à des outils lithiques âgés de 8 000 ans (PIPERNO et HOLST, 1998).

Aujourd'hui, une flore sylvestre relictuelle atteste le passé forestier de l'Afrique occidentale jusqu'au 11^e parallèle nord, mais la savane s'est généralisée en direction du sud sur une distance allant de 400 à 600 kilomètres. C'est dans cet espace écologiquement transformé que cohabitent partiellement les *D. rotundata* et leurs parents sauvages.

Le processus de savanisation est une pression évolutive puissante. Nos observations précédentes et les travaux de SCARCELLI (2002) montrent l'adaptation écotypique de *D. praehensilis* au biotope de savane suivant la dégradation récente de la forêt mésophile béninoise. Sur une longue période de temps et avec le concours de l'assèchement climatique progressif, un effet plus fondamental est suspecté. L'espèce *D. praehensilis*, seul parent de *D. rotundata* en milieu forestier, a pu être privée d'une partie de sa norme adaptative. L'effet habituel d'un tel phénomène est l'appauvrissement de la diversité génétique et le déplacement de sa valeur d'équilibre homéostatique (BINDER, 1972). Une population s'individualise ainsi avec ses caractères particuliers la distanciant morphologiquement et génétiquement de son matériel végétal d'origine.

D. lecardii a pu naître de cette façon mais sa dérive adaptative ne semble pas l'avoir conduite jusqu'à l'isolement reproducteur (la spéciation) puisque, comme cela a été indiqué auparavant, sa population naturelle se serait introgressée au sein de *D. abyssinica* dans la zone où la domestication de *D. rotundata* s'est développée. Si *D. praehensilis* et *D. lecardii* sont deux formes d'une même espèce, CHEVALIER (1920 et 1936) n'est pas contradictoire en considérant l'une et l'autre de ces ignames comme ascendants du cultivar Soussou rencontré au nord du Bénin.

S'agissant des ignames cultivées, on pressent que le processus de savanisation a influé sur le matériel végétal utilisé et sur la distribution géographique de la culture. De la Guinée jusqu'au Cameroun septentrional, les ignames *D. cayenensis*, et les formes hexaploïdes leur étant aujourd'hui de façon arbitraire taxonomiquement rapprochées, apparaissent comme les vestiges d'une culture jadis probablement généralisée mais ensuite marginalisée par la préférence donnée aux *D. rotundata*. Cette substitution de matériel végétal paraît bien être le processus fondateur de la civilisation de l'igname (MIÈGE, 1952). Deux raisons expliqueraient cette évolution. Etant défavorisées par une dormance très courte (BURKILL, 1918 ; HUTCHINSON et DALZIEL, 1931 ; H. M. BURKILL, 1985), les *D. cayenensis* ne peuvent garantir la sécurité alimentaire quand la diminution de pluviosité et l'accroissement démographique nécessitent des réserves vivrières. Ensuite, les *D. cayenensis* ne possédant aucun cultivar à deux récoltes (HAMON, 1987), leur production ne peut être étalée dans le temps.

On a vu précédemment que l'actuelle zone de culture des ignames ne déborde guère le 10^e parallèle nord. Toutefois, de faibles surfaces cultivées se rencontrent au delà de cette limite. Le plus souvent, elles se trouvent cantonnées sur des sols hydromorphes permettant à la fois une levée précoce et la prolongation de l'alimentation hydrique en début de saison sèche. La position la plus septentrionale, correspondant à cette situation serait la plaine de Pilimpikou (DUMONT et HAMON, 1985) dans le centre du Burkina Faso, proche du 13^e parallèle nord, où se maintiennent quelques hectares du cultivar mâle Bolgo Nyu (hexaploïde, selon ZOUNDJIHÈKRON, 1993). C'est le seul cas connu en Afrique occidentale de monoculture fondée sur ce type d'igname. Dans les années 70, sa surface avait été estimée à une cinquantaine d'hectares (DUMONT, 1980). Au cours des deux décennies suivantes, cette superficie aurait été divisée par dix tout en se repliant sur le seul village d'Arbollé (GOUDOU-URBINO et al., 1996). A la base de cette régression sévère, il y a plusieurs raisons dont l'analyse n'entre pas dans le cadre de notre étude. Néanmoins, il faut souligner qu'on assiste à la disparition du rare témoin d'une agriculture peut-être plus que millénaire. Le même cultivar subsisterait toutefois sous le nom de Kpéyou chez les ethnies kabyé et kotokoli du Togo (KASSAMADA, 1992). On se trouverait ainsi devant un matériel végétal dont l'aire de distribution jadis très vaste se serait ensuite fractionnée et réduite en unités relictuelles.

Sous une latitude moins élevée mais toujours en marge du climat nord-soudanien (délimité par PÉRON et ZALACAIN, 1975), les cultures d'igname *D. rotundata* restent souvent conduites sur les sols de bas-fonds hydromorphes, notamment le long de la frontière entre le Burkina Faso et le Ghana et dans la région de Pama, à cheval sur le Burkina Faso et le Bénin. Cette forme d'agriculture se rencontre au Bénin, notamment dans les plaines bordant les collines de l'Atakora, au Togo et au Mali. Toutes ces cultures d'ignames, inféodées à des biotopes refuges, suggèrent que l'assèchement climatique a progressivement marginalisé la production de ce tubercule sur un territoire où elle était jadis pratiquée à plus grande échelle. Cette idée est parfois confortée par la mémoire collective, notamment dans la région de Banikoara du Bénin (DUMONT, observations personnelles).

Une succession de pressions anthropiques

Depuis un passé lointain, les ignames africaines sont probablement une source de nourriture pour l'homme, voire aussi pour ses ancêtres hominidés. Cette idée, avancée par C. M. HLADIK dès 1985, est reprise par DOUNIAS en 1996. De façon plus générale, BRUNET et PICQ (2001) écrivent : « on peut affirmer sans risque que les australopithèques [africains] utilisaient des bâtons à fouir pour déterrer les parties souterraines des plantes [...] et peut-être des éclats de quartz pour tailler ou gratter les végétaux. » On est ainsi conduit vers un passé supérieur à 2,5 millions d'années. On peut donc supposer que les ignames sauvages africaines sont manipulées depuis la nuit des temps avec pour conséquence une dérive génétique plus ou moins importante selon les cas. Les résultats les plus élaborés, engendrés par cette évolution, seraient la forme Dp2 de *D. praehensilis* et les *D. abyssinica* d'Afrique occidentale.

COURSEY (1976) suggère qu'une culture rudimentaire de l'igname aurait pu prendre naissance à la fin du Pléistocène (35 000 BP³) quand un assèchement climatique de l'Afrique occidentale a fragilisé la sécurité alimentaire établie sur la cueillette. Le perfectionnement de l'industrie lithique (avant 10 000 BP) et ensuite l'apparition des outils métalliques (vers 4 500 BP) auraient permis des améliorations successives dans l'exploitation des ignames. Beaucoup plus près de nous, le même auteur indique que plusieurs des premiers explorateurs européens de l'Afrique occidentale font référence à l'igname comme élément de l'agriculture locale et, au Nigeria, son commerce est attesté depuis 1505.

Dans de nombreux cas, la cueillette apparaît comme une amorce de domestication. BAHUCHET *et al.* (1991) remarquent que l'une prépare l'autre en

3. BP : Before Present, l'année de référence étant 1952.

accumulant des informations techniques concernant le matériel végétal. BAHUCHET (1982) parle aussi de semi-culture pour qualifier la remise en terre de la tête du tubercule systématiquement opérée par les chasseurs-cueilleurs aka de République centrafricaine. Cette pratique, aussi observée dans le sud-ouest de l'Éthiopie (HILDEBRAND, 2003) sur des ignames sauvages de la section *Enantiophyllum*, existe en Guinée forestière (DUMONT, observation personnelle) et dans la partie méridionale du Bénin (MIGNOUNA et DANSI, 2002). Elle est décrite au Cameroun oriental (DOUNIAS, 1996) en soulignant l'appropriation de chaque plante d'igname sauvage ainsi traitée. Il y a ainsi gestion du matériel végétal sauvage dans son milieu naturel et mise en place d'un système d'exploitation qualifié de paraculture (DOUNIAS, 2001), qui atténue le caractère aléatoire de la cueillette mais implique un tri parmi la diversité spontanée. Les critères communs de choix sont probablement le volume utile du tubercule, ses qualités organoleptiques et sa facilité d'extraction. On peut supposer que cette pression de sélection modère la variabilité des populations d'ignames sauvages.

CHEVALIER (1936) voit de la protoculture dans un autre système d'appropriation des ignames sauvages observé en Afrique forestière. Ici, le matériel végétal est déplacé de son biotope naturel pour être amené à proximité de l'habitat villageois, transféré dans des jachères naturelles ou encore, depuis un passé relativement récent, associé aux productions de rente tolérant un ombrage modéré (cacao, café). Les ignames concernées conservent leurs caractères morphologiques dont notamment le développement exubérant de l'appareil végétatif. Pour cette dernière raison, elles doivent être adossées à des tuteurs (souvent vivants) de haute taille. Ainsi traitées, ces ignames peuvent rester en place pendant plusieurs décennies tout en fournissant annuellement une récolte précoce ou tardive.

Parmi les ignames de la section *Enantiophyllum*, beaucoup des situations de protoculture concernent le morphotype *D. praehensilis* Dp2. Les ignames Kaapé bolonda de Guinée occidentale, Cocoassié de Côte d'Ivoire méridionale et Gban du sud du Bénin sont dans ce cas. Au Cameroun, les Ngoro et les Tikar prélèvent *D. praehensilis* en forêt pour ensuite l'introduire dans les jardins de case. Les Doupa et les Dourou agissent de la même façon avec les *D. abyssinica* savaniques (DUMONT *et al.*, 1994). Des *D. praehensilis* cultivées ont été rencontrées par HLADIK *et al.* (1984) en forêt de République centrafricaine et du Gabon. Ces ignames, peu modifiées par les manipulations humaines, donnent satisfaction dans le cadre d'une agriculture reposant sur des associations culturelles itinérantes bien pourvues en tuteurs naturels. Pour cette raison et aussi parce que le manioc et le bananier plantain sont localement les principales cultures vivrières, il n'a pas été nécessaire d'exercer une forte pression de domestication sur les ignames de l'Afrique forestière exploitées dans un système de végéculture.

Quand c'est nécessaire, la protoculture permet d'avancer considérablement l'époque de production. En partant des ignames *D. praehensilis*, le paysan obtient du matériel végétal exploitable en double récolte. On pense que ce résultat est atteint en triant la diversité du morphotype Dp2. Dans la partie la plus occidentale de l'Afrique forestière, on a vu que cette population sauvage fait l'objet de cueillettes tardives comme précoces. Dans l'Etat de la Benue, au Nigeria, les agriculteurs locaux distinguent aussi un type tardif et un type précoce parmi des ignames sauvages qui seraient la forme Dp2 de *D. praehensilis* (VERNIER *et al.*, 2003). La sélection, induite par la protoculture, crée une population cultigène dont la précocité de production est un caractère commun avec l'espèce *D. abyssinica*. Ce rapprochement s'ajoute aux ressemblances morphologiques auparavant signalées entre les deux types d'igname et renforce l'hypothèse, déjà avancée, d'un phénomène évolutif tendant à confondre *D. praehensilis* et *D. abyssinica* dans un même ensemble génétique. Dès 1898, BAKER disait que « ces deux ignames sont apparentées et peut-être pas fondamentalement différentes. » Plus près de nous, HAMON (1987), TERAUCHI *et al.* (1992), RAMSER *et al.* (1997) comme CHAÏR *et al.* (2005) ne séparent pas *D. praehensilis* de *D. abyssinica*. Enfin, on a vu que l'étude de SCARCELLI (2002) montre des cas d'étroite proximité génétique entre les deux ignames sauvages aussi bien au nord qu'au sud du Bénin.

La protoculture apparaît comme un système permettant d'assurer une disponibilité alimentaire en saison pluvieuse quand la cueillette devient plus difficile, voire plus aléatoire, si les ignames Dp2 précoces sont sous-représentées dans la flore sauvage. En Côte d'Ivoire forestière, HAMON (1987) identifie à trois reprises un zymotype commun à deux ignames Cocoassié trouvées dans la protoculture locale, montrant ainsi que des génotypes issus de la population sauvage ont été multipliés par voie végétative. De son côté, DOUNIAS (2001) indique que la multiplication végétative commence dès la pratique de la paraculture. COURSEY (1976) pense que la protoculture fait partie d'une succession d'étapes aboutissant à la domestication de la plante manipulée. Cette idée nous paraît discutable dans le cas des régions humides. Les travaux de HAMON (1987), MIGNOUNA *et al.* (1998) et SCARCELLI (2002) montrent que les cultivars Cocoassié, Gban et Kaapé bolonda exploités en protoculture respectivement en Côte d'Ivoire, au Bénin et en Guinée se situent génétiquement très en marge des *D. rotundata* et correspondraient à une fraction des *D. praehensilis* (type Dp2) dont les caractères morphologiques ne sont que partiellement modifiables par les manipulations humaines. Ces ignames resteraient donc des *D. praehensilis* cultivées plutôt que des *D. rotundata*. Elles seraient l'équivalent des *D. praehensilis* exploitées dans les systèmes de végéculture d'Afrique centrale forestière (HLADIK *et al.*, 1984). Les travaux d'ASSOGBA (1993) les font entrevoir comme des vestiges d'une agriculture ouest-africaine très ancienne, probablement engagée alors que l'écosystème forestier prévalait encore dans des zones aujourd'hui transformées en savanes.

COURSEY (1976) a probablement raison quand il écrit que la domestication des *Enantiophyllum* africaines est un phénomène général ayant pu apparaître tout au long de l'interface forêt - savane allant de l'est à l'ouest de l'Afrique occidentale. Au niveau de cet écotone, la mise en culture des ignames sauvages reste aujourd'hui très active (HAMON, 1987). La protoculture, comme peut-être une forme d'agriculture moins rudimentaire, serait partie des ignames forestières. C'est du moins ce que suggère le caractère relictuel, dans les savanes d'Afrique occidentale, de divers cultivars hexa- ou octoploïdes probablement apparentés à *D. burkilliana* inféodée aux forêts en voie de dégradation. Parallèlement, des domestications partant de *D. praehensilis* ont pu être réalisées. On a vu que cette double démarche se maintient aujourd'hui encore en Afrique forestière.

Toutefois, c'est en savane que *D. rotundata* s'est imposée dans l'agriculture. Devant des conditions environnementales d'insécurité alimentaire, la domestication a diversifié le matériel végétal en fonction des deux objectifs complémentaires que sont l'étalement de la production et l'aptitude à la conservation. Dans un premier temps, les espèces sauvages mises à contribution seraient *D. lecardii* (encore domestiquée au Cameroun) et *D. praehensilis* subsistant dans les vestiges de forêt mésophile ou ses écotypes savanicoles.

On ignore où a débuté la domestication ayant conduit aux *D. rotundata* adaptées à l'agriculture de savane. De la Côte d'Ivoire jusqu'à l'est du Nigeria, on observe un comportement commun vis-à-vis de ces ignames. Leur production est, de façon stricte, l'apanage des hommes. Elles sont traditionnellement consommées sous la forme de foutou. Elles seules font l'objet de pratiques rituelles qui, à quelques nuances près, sont partout semblables (COURSEY, 1976). Tout cela rend difficile la localisation du foyer primaire de domestication ; toutefois COURSEY (1976) le situe dans une zone préforestière englobant le Nigeria et le Bénin.

L'aire de domestication des *D. rotundata* se serait agrandie par une dynamique centrifuge dirigée vers les zones de savane. On a auparavant rencontré différents arguments sous-entendant le caractère récent de la domestication en Côte d'Ivoire et en Guinée. Avec ce second pays, la limite occidentale du continent africain est maintenant concernée par le phénomène.

Un tel constat ne peut être fait en zone orientale de l'Afrique. Le matériel végétal *D. rotundata* connu en Afrique occidentale n'existe que dans une partie des savanes camerounaises (HAMON, 1987 ; DUMONT *et al.*, 1994) avec peut-être un faible débordement vers le Tchad voisin. Cette situation est probablement en rapport avec la longue période de troubles vécue par le Cameroun. A partir de la fin du XVIII^e siècle, la région située au nord de l'Adamaoua a vu sa population fuir vers les refuges d'altitude (SEIGNOBOS, 1998). Ceux-ci, pauvres en terre arable, sont impropres à la culture des *D. rotundata*. Ces ignames ont été perdues à de rares exceptions près. L'une d'elles est le cultivar Kokou des Bamiléké de Foumbot, recensée sous douze

autres noms vernaculaires dans l'ouest et dans le nord du pays (DUMONT *et al.*, 1994). Cette igname a été maintenue dans les failles rocheuses remplies de terre. Elle doit probablement sa survie à sa forte valeur rituelle. Elle est utilisée pour la culture en fosse, fournissant les tubercules volumineux indispensables aux relations sociales, mais, aujourd'hui, une partie de cette production s'écoule dans le commerce.

C'est seulement au début du XX^e siècle que les populations camerounaises réfugiées dans les collines ont progressivement regagné la plaine et repris la domestication des *Enantiophyllum* sauvages. Toutefois, la production commerciale actuelle des *D. rotundata* doit peu à cette domestication. Dans un premier temps, l'agriculture a exploité le cultivar Bakokaé d'origine certainement très ancienne mais discutée. Maintenant, on observe une introduction accélérée des cultivars nigériens. Ceux-ci occuperaient 30 % de la surface cultivée en ignames dans certaines régions du pays dourou (SEIGNOBOS, 1997). La nécessité de recourir à du matériel végétal étranger atteste la faible efficacité de la domestication actuelle repartie d'un niveau très bas. La longue période troublée de l'histoire du Cameroun aurait balayé l'acquis de la domestication ancienne empêchant ainsi sa progression vers l'est. Cette idée a déjà été formulée par HAMON (1987).

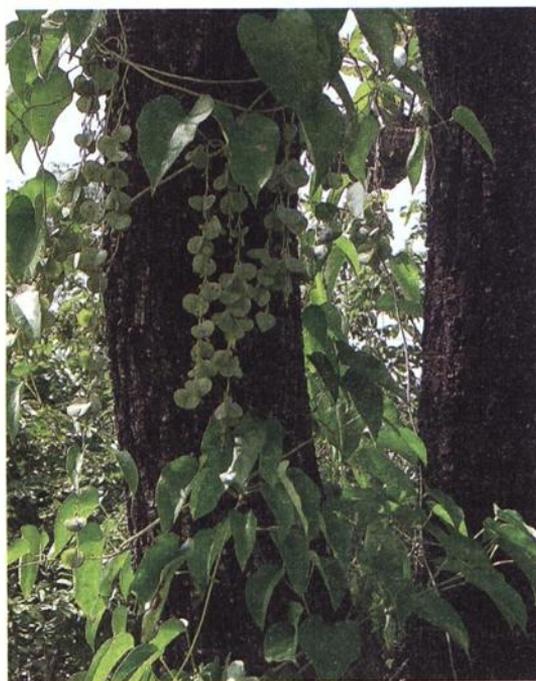
Des flux de gènes réciproques entre ignames sauvages et cultivées

Des flux de gènes réciproques sont suspectés entre les *D. rotundata* sexuellement fertiles et leurs parents sauvages. Cette idée s'appuie sur les arguments suivants. Comme on le verra ultérieurement, la domestication est le transfert dans l'agriculture de tubercules prélevés dans la flore sauvage sur des plantes sexuellement fonctionnelles. Les génotypes ne sont pas modifiés et par conséquent aucune barrière de reproduction sexuée n'est mise en place. Au Bénin, des caractères morphologiques présents chez les *D. rotundata* locales sont couramment repérés par le paysan dans la biodiversité de *D. abyssinica* (BACO, 2000 ; OKRY, 2000). Parmi les 32 clones de *D. abyssinica* béninoises en cours de domestication étudiées par SCARCELLI (2002), dix-sept apparaissent génétiquement très proches des *D. rotundata*.

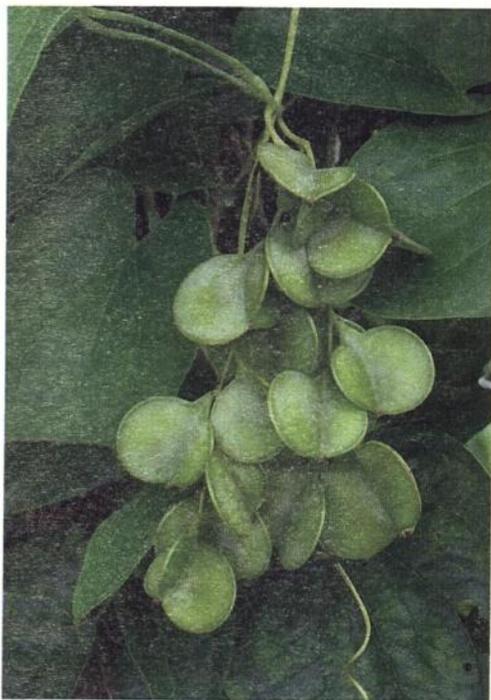
L'organisation traditionnelle de l'agriculture bariba favorise la réciprocity des flux géniques entre les ignames sauvages et leurs formes domestiquées. Les interdits culturels ont longtemps empêché la concentration spatiale des productions d'ignames (un champ ne doit pas être visible depuis un autre champ). Aujourd'hui encore, plus de la moitié des paysans bariba interrogés préfèrent isoler leur champ d'ignames (BACO, 2000). Cette mesure avantage indéniablement les brassages génétiques entre les ignames sauvages (*D. abyssinica* et



Liane de Dika (D. abyssinica).
(photo P. Vernier)



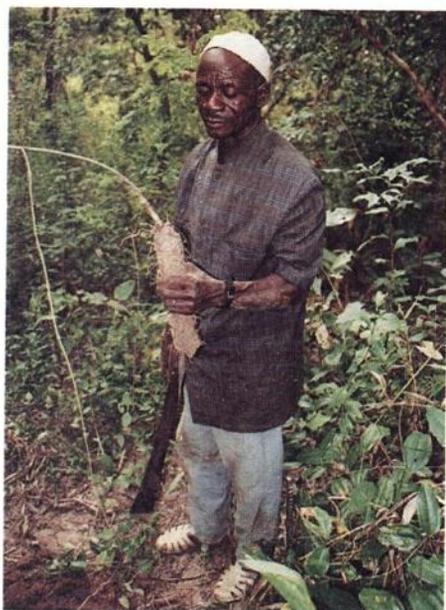
Partie aérienne de Dika guéa.
(photo P. Vernier)



Fruits (infructescence) de *D. praehensilis*.
(photo P. Vernier)



Plantule de Dika issue de graine
D. praehensilis.
(photo P. Vernier)



Domesticateur ayant déterré un Dika guéa.
Village de Sonoumon, nord du Bénin.
(photo P. Vernier)



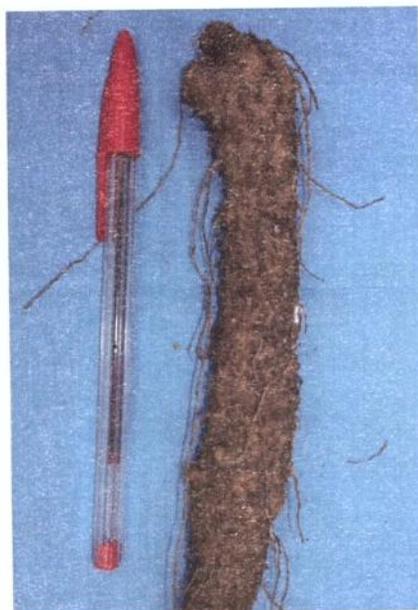
Forme juvénile de tubercule de Dika sinrou korsi, D. abyssinica type Da1 (non domesticable). (photo H. Chaïr)



Tubercule de Dika guéa, D. abyssinica type Da2 (domesticable). (photo H. Chaïr)



Tubercule de D. praehensilis type Dp1, forme juvénile (non domesticable). (photo H. Chaïr)



Tubercule de D. praehensilis type Dp2 (domesticable). (photo H. Chaïr)



(photo P. Vernier)

*Déformations du tubercule dues à l'obstacle, placé dans la butte sous le semenceau, en première année de domestication.
Ces transformations révèlent l'inaptitude de l'individu à la domestication.*



(photo P. Vernier)



(photo P. Vernier)

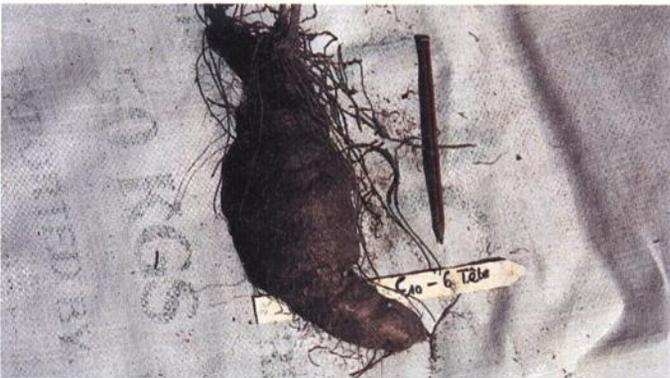


(photo P. Vernier)



(photo P. Vernier)

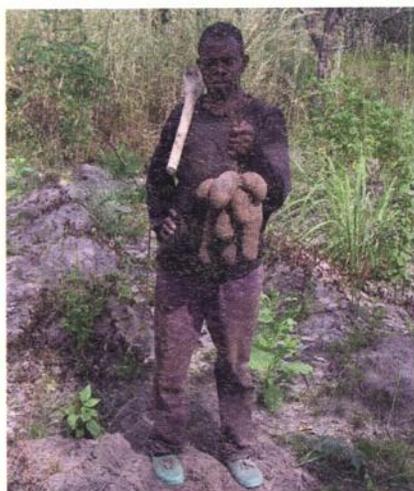
Morceau de tubercule
(*D. praehensilis*) avant
transformation, et tubercule
obtenu après 3 ans
de domestication
(Etat de Cross River, Nigeria).



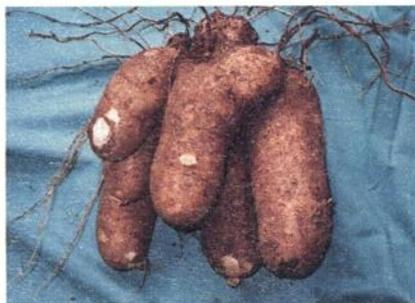
Dika (*D. abyssinica*) après un an de domestication.
Village de Sonoumon, nord du Bénin.
(photo P. Vernier)



Igname D. togoensis.
(photo P. Vernier)



Tubérisation de cultivar du groupe kokoro, igname tardive (D. rotundata) produisant de multiples petits tubercules.
(photo P. Vernier)



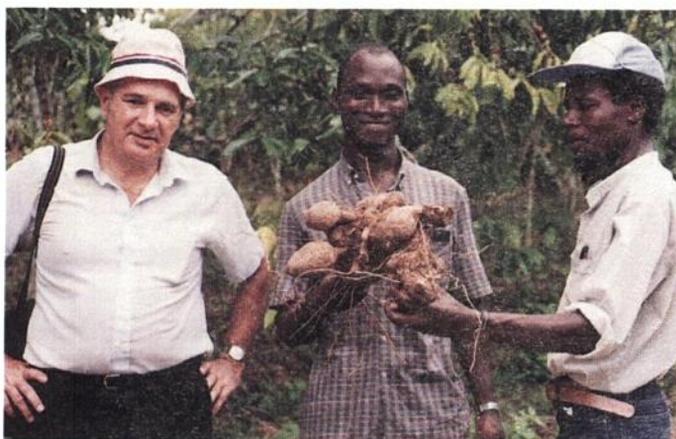
Tubérisation de seconde récolte chez le cultivar Morokoro, igname précoce (D. rotundata).
(photo P. Vernier)



*Cultivar Oufougné (forme hexaploïde), Cameroun.
(photo R. Dumont)*



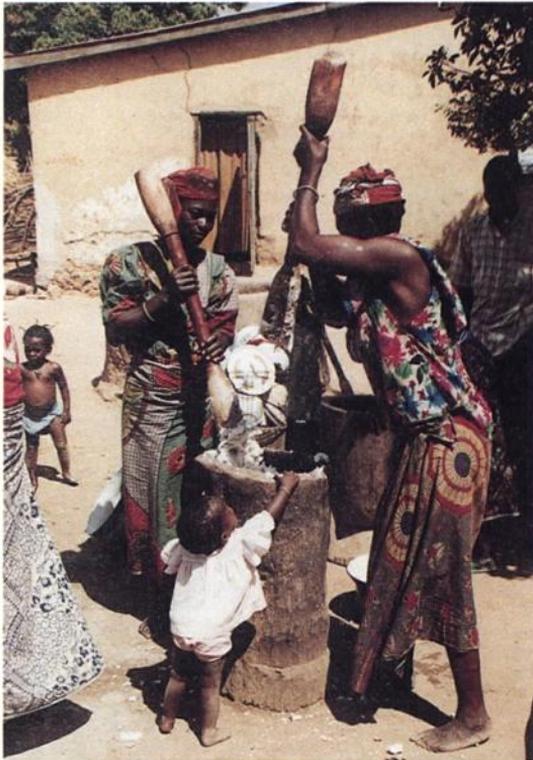
*Cultivar Oufougné, régression vers la forme sauvage, Cameroun.
(photo R. Dumont)*



*Tubérisation provenant d'un plateau de D. burkilliana (à gauche R. Dumont, accompagné de chercheurs ivoiriens), Côte d'Ivoire.
(photo J. Zoundjihèkpon)*



D. burkilliana, plateau dépourvu de tubérisation.
(photo R. Dumont)



Préparation du foutou dans un village de l'Etat
de Kwara (Nigeria). L'aptitude à la fabrication
du foutou (igname pilée) est un critère de qualité
important des cultivars d'igname.
(photo P. Vernier)

D. praezensilis) et les *D. rotundata* précoces sexuellement fonctionnelles. Ces dernières ignames sont peu nombreuses et minoritaires dans le matériel végétal cultivé. L'enquête sur les pratiques de domestication réalisée dans le nord du Bénin (DUMONT et VERNIER, 1997a) en a relevé sept (38,9 % de l'effectif global) dont certaines avec une distribution géographique très limitée. Toutefois, chaque cultivar est abondamment copié par la reproduction végétative. Chacun d'eux compte ainsi 60 à 200 copies dans chaque hectare cultivé en igname (DUMONT, 1997) et cette situation se répète annuellement dans le territoire exploité par chaque village. Dans beaucoup de terroirs, les génotypes cultivés, sexuellement fonctionnels, prennent ainsi une place prépondérante dans l'offre gamétique ou zygotique face à une population d'ignames sauvages facilement modifiable génétiquement en raison de la faiblesse chronique de son effectif, dont les causes sont précisés plus loin.

Cet avantage reproductif permettrait la mise en place d'une proximité génétique entre ignames cultivées et sauvages. Ceci laisse supposer l'existence d'un processus de coévolution dont les partenaires initiaux seraient *D. lecardii* et *D. praezensilis*. Les *D. abyssinica* et les *D. rotundata* pourraient être les produits tardifs du système de coévolution. La première de ces deux ignames sert maintenant de relais à la seconde pour la domestication fonctionnant en savane.

La longue interruption du processus de coévolution explique probablement le peu de résultat obtenu aujourd'hui par la domestication récemment réengagée au nord du Cameroun. Avec cet exemple, on entrevoit que d'autres bouleversements environnementaux, notamment le déboisement excessif de la savane et l'effet appauvrissant du commerce sur la diversité du matériel végétal cultivé, pourraient mettre en péril la domestication traditionnelle. Celle-ci reste pour le moment la source d'innovation génétique la plus productive chez *D. rotundata*.

A priori, le scénario de coévolution ne concerne que les ignames *D. rotundata* à deux récoltes restées sexuellement fonctionnelles mais il faut cependant soupçonner son impact probable sur les cultivars tardifs car leur origine paraît se situer en aval des phénomènes conduisant aux ignames à deux récoltes. La Côte d'Ivoire, qui n'a pas un long passé de domestication, a fourni une faible diversité parmi les *D. rotundata* à une récolte, ce qui explique par ailleurs le succès rencontré par les *D. alata* dans ce pays. D'une façon plus générale, on observe qu'aucune agriculture africaine ne s'est, jusqu'à une époque récente, limitée aux ignames à une récolte. En revanche, dans de très nombreux cas, les *D. rotundata* à deux récoltes sont traditionnellement exploitées seules ou de façon combinée avec leurs homologues tardives.

On a vu antérieurement que les études scientifiques ne parviennent pas à séparer *D. praezensilis*, *D. lecardii*, *D. abyssinica* et *D. rotundata*. Ceci conduit à supposer que toutes ces ignames s'inscrivent dans un même pool génétique. Cette proximité présumée sous-tend l'interfécondité au sein de cet

ensemble. Pourtant, des critères morphologiques particuliers s'ajoutant à une stérilité florale partiellement démontrée, font supposer que les *D. rotundata* à une récolte seraient des hybrides interspécifiques. La possibilité de discuter cette interprétation a déjà été soulignée et se retrouvera plus loin.

Les effets de la jachère périodique

Dans l'agriculture traditionnelle, restée la norme jusqu'à un passé récent, les ignames *D. rotundata* sont cultivées en tête de rotation après défrichement d'une savane arborée. Celle-ci est habituellement un recrû de jachère naturelle. Chez les Bariba du nord du Bénin, notamment, l'usage voulait naguère que la durée de la jachère corresponde au renouvellement de la génération des cultivateurs, soit entre 20 et 30 ans. Aujourd'hui, l'accroissement démographique et parfois la concentration de l'agriculture commerciale en bordure des routes ont souvent raccourci la période de jachère. Les informations suivantes se rapportent donc à une situation quasi révolue mais ayant probablement conditionné la domestication des *D. rotundata* actuellement cultivées.

On a vu précédemment que la production sexuée des espèces *D. praezensilis* et *D. abyssinica* est fortement favorisée par les perturbations de leur écosystème naturel. L'agriculture est certainement le facteur majeur agissant dans ce sens. Dans sa phase dynamique, la reforestation des jachères crée un milieu favorable à une abondante multiplication des ignames à partir des semis naturels. La protection assurée contre l'ensoleillement et la battance des pluies favorise la germination des graines apportées, par anémochorie, du milieu sauvage comme cultivé. Les plantes issues de semis disposent d'une profusion de tuteurs naturels aussi longtemps que le recrû ligneux reste dense. En même temps, l'agressivité des feux annuels est modérée car la diminution de la lumière contrarie l'installation de la végétation herbacée annuelle. Dans ces conditions, les populations d'ignames *D. abyssinica* et *D. praezensilis* peuvent regrouper plusieurs milliers d'individus par hectare (DUMONT, 1988).

Après cette période de multiplication intense, les populations d'ignames sauvages s'appauvrissent numériquement. Deux raisons principales expliquent cette régression. D'abord, les phénomènes d'hydromorphie temporaire ont un effet défavorable, les ignames sauvages leur sont d'autant plus sensibles qu'elles avancent en âge car, en s'allongeant, le tubercule risque davantage de rencontrer les remontées de la nappe phréatique. Ensuite, à mesure que le processus de reforestation approche de son terme, il y a une forte raréfaction de la végétation arbustive basse utilisable comme tuteur naturel.

Sous cette double pression, la population des ignames sauvages est ramenée à un effectif très faible. Au Bénin septentrional, on compte parfois moins de cinq *D. abyssinica* par hectare d'ancienne jachère (DUMONT, 1988) et, selon

les dénombrements effectués en République centrafricaine (HLADIK *et al.*, 1984), la forêt locale contiendrait au mieux dix plantes de *D. praehensilis* par hectare. Cette pauvreté numérique a deux conséquences. La panmixie n'est plus toujours assurée à l'intérieur de la jachère et les croisements entre générations successives sont favorisés parce que les descendances ne peuvent survivre qu'en s'installant dans les refuges, notamment les termitières fossiles et les zones rocheuses, déjà colonisés par les parents. Ensuite, compte tenu de leur pauvreté numérique, les ignames restantes auraient une probabilité élevée d'intégrer les flux de gènes provenant des *D. rotundata* sexuellement actives. Celles-ci, on vient de le voir, sont abondamment représentées dans l'agriculture tout en possédant une base génétique relativement étroite.

De façon synthétique, la jachère périodique aurait deux effets successifs. Dans un premier temps, les probabilités de recombinaison et de ségrégation étant fortement multipliées, il y aurait remise en circulation et vraisemblablement réarrangement de la variabilité génétique. Ceci amène de la diversité génétique et phénotypique parmi les ignames sauvages tout en permettant, de façon occasionnelle, le réajustement de leur valeur d'équilibre homéostatique. Ensuite, la diversité allélique de cette même population serait diminuée à cause de la consanguinité induite par son appauvrissement numérique et les flux géniques venant des *D. rotundata*.

Chaque épisode de jachère perturbe donc l'équilibre génétique des ignames sauvages pour ensuite le réactualiser en fonction des changements environnementaux. Ces adaptations répétées constituent le mécanisme du processus de coévolution précédemment évoqué. Ceci expliquerait pourquoi la domestication a fourni ses meilleurs résultats dans les régions soumises, depuis longtemps, à une forte pression anthropique. Pour deux raisons, cette pression serait le véritable moteur du processus de coévolution. Un plus grand nombre d'agriculteurs s'adonne à la domestication, augmentant ainsi l'efficacité de la sélection opérée au sein des ignames sauvages *D. praehensilis* et *D. abyssinica*. De nombreux agriculteurs cultivent d'importantes surfaces en *D. rotundata* génératrices d'abondants flux de gènes récupérés par leurs parents sauvages, dont la valeur moyenne est ainsi progressivement améliorée en termes d'aptitude à la domestication.

Des variations dans l'expression du génome

Le phénotype résulte de l'interaction entre le génotype et les conditions environnementales. Un changement de ces dernières peut déterminer de profondes modifications chez le phénotype. Autrement dit, un même génome peut avoir diverses expressions phénotypiques. L'idée d'épigénétisme est sous-jacente ici car, dans la mesure de nos connaissances actuelles, les caractères

nouveaux, obtenus de cette façon chez les *D. rotundata*, ne sont transmissibles que par voie végétative.

Transférer des ignames sauvages dans l'agriculture revient à leur imposer un changement brutal d'écosystème et des techniques culturales particulières. Selon CHIKWENDU et OKEZIE (1989), ces pressions artificielles déterminent d'importantes transformations morphologiques chez *D. praehensilis*. La taille de l'appareil végétatif est considérablement réduite, la forme du tubercule devient moins irrégulière et surtout sa teneur en fibres décroît alors que sa richesse en amidon évolue en sens inverse.

Chez les *D. rotundata*, des variations morphologiques, sporadiques ou de courte durée ont été auparavant signalées. L'apparition de feuilles trilobées sur le cultivar Boni Ouré (nord du Bénin) a été vue une seule fois en quatorze ans (DUMONT, observation personnelle). La fasciation des tiges, affectant le même cultivar, se manifeste plus régulièrement mais reste toujours limitée à la période de germination. Ces événements ont l'intérêt de montrer que le dérèglement de l'ontogénèse peut s'exercer dans diverses directions.

Un fonctionnement régulièrement ambivalent de l'ontogénèse est induit par la double récolte. Celle-ci a un effet essentiel rappelé ici. Au cours d'une même campagne de culture, une même plante, c'est-à-dire un même génome, exprime différemment les caractères morphologiques du tubercule en passant de la première à la seconde récolte.

Une dérégulation durable du processus précédent pourrait être une alternative à l'hybridation interspécifique pour expliquer l'apparition des *D. rotundata* de type kokoro. On a vu que ces ignames fournissent naturellement une tubérisation semblable à celle obtenue en seconde récolte sur les cultivars précoces. Un comportement deviendrait spontané alors qu'une technique culturale était auparavant indispensable pour le provoquer. Autrement dit, le génome aurait abandonné son expression phénotypique primaire pour en adopter une autre.

Si les ignames kokoro résultent du processus venant d'être évoqué, le facteur induisant leur genèse pourrait être la surexploitation des sols. C'est en tout cas chez les ethnies exerçant une forte pression sur la terre (Kabyé du Togo, Yom et Nago du Bénin, Yorouba du Nigeria) que les cultivars kokoro sont les plus nombreux. Il est vrai qu'eux seuls peuvent fournir un rendement correct sur des sols dégradés, cette raison pourrait justifier leur abondance dans l'agriculture des ethnies indiquées, mais elle explique moins la riche diversité du matériel végétal existant localement.

Il reste que le passage des *D. rotundata* à deux récoltes vers le type kokoro serait dû à une dynamique progressive puisqu'on a apparemment une étape intermédiaire avec les cultivars mixtes. De façon corollaire, cette dynamique serait subordonnée à une pression humaine de longue durée. Les cultivars kokoro apparaîtraient ainsi contingents d'une agriculture des ignames très ancienne. Ceci voudrait dire que le foyer primaire de domestication des

D. rotundata serait l'espace géographique incluant des zones riches en ignames kokoro, c'est-à-dire l'ouest du Nigeria, le Bénin et le Togo. On rejoint ainsi l'idée de COURSEY (1976) en la recentrant quelque peu.

Les mutations

Plusieurs auteurs (MIÈGE, 1952 ; AYENSU et COURSEY, 1973 ; HAMON, 1987 ; DANSI *et al.*, 1999) considèrent la mutation somatique comme un facteur jouant un rôle dans la domestication et la diversification des ignames. Cette hypothèse n'a pas encore été vérifiée expérimentalement. En principe, les transformations morphologiques ou autres déterminées par la mutation somatique ne s'alignent pas, en première génération, sur une modification correspondante du génotype et ne sont donc pas transférables dans la dynamique de coévolution ; elles restent ainsi en marge du processus organisé conduisant aux ignames à deux récoltes. Toutefois, cette idée doit être nuancée. Chez les végétaux, il n'y a pas de séparation nette entre germe et soma (HALLÉ, 1999) et, en conséquence, toute mutation intervenant chez le second peut être transmise au premier. Il n'en reste pas moins que les mutations somatiques sont erratiques, peut-être pas rares à l'échelle de grandes populations, mais beaucoup restent silencieuses alors que d'autres pourraient avoir un effet défavorable ou, au contraire, être occasionnellement avantageuses pour l'agriculture.

La mutation allélique et la mutation chromosomique sont, en revanche, des événements directement initiateurs de variations phénotypiques héréditaires par voie sexuée. Si sa valeur adaptative est supérieure à celle du reste de la population, le mutant s'impose progressivement dans son milieu. La domestication de l'igname favorise cette dynamique élitiste. Le paysan africain capture, sélectionne et multiplie par voie végétative les mutants susceptibles d'amener diverses améliorations, voire des innovations, dans son patrimoine végétal. A cause de leur caractère héréditaire, les mutations avantageuses de cette façon seraient intégrables dans le système coévolutif supposé relier la fraction sexuellement fonctionnelle des ignames *D. rotundata* à leurs parents sauvages. A condition de ne pas être létale ou délétère, la mutation apparaît, à priori, comme un puissant moteur potentiel de diversification et même d'évolution. Toutefois, selon VALDEYRON (1961), ce moteur ne jouerait qu'un rôle restreint dans la transformation génétique du matériel végétal cultivé : « la mutation aurait une importance beaucoup moindre que la migration. Celle-ci, et particulièrement la migration zygotique, serait, par excellence, la pression de domestication qui semble avoir conditionné la transformation du matériel végétal aujourd'hui utilisé par l'agriculture ; les échanges humains ayant probablement joué un rôle essentiel dans le transport des végétaux cultivés. » Dans le cas particulier des ignames *D. rotundata* d'Afrique occidentale, on a déjà vu que le recul de la forêt mésophile est aussi une cause favorable à la

migration zygotique. Toutes ces idées relatives aux mutations génétiques ne sont évidemment acceptables qu'au niveau micro-évolutif.

La ploïdisation

La domestication ne paraît pas tirer parti d'éventuels phénomènes de ploïdisation et rien ne laisse présumer la réalité de ceux-ci au niveau des croisements entre cultivars ou avec la flore sauvage parentale. Chez les ignames d'origine africaine appartenant à la section *Enantiophyllum*, il faut par ailleurs remarquer l'absence de relation entre l'avantage agronomique et la ploïdisation. La production actuelle des ignames africaines est très largement assurée par les *D. rotundata* toutes tétraploïdes comme leurs ascendants sauvages. À l'inverse, les ignames cultivées octoploïdes ou hexaploïdes (*D. cayenensis* et ses formes satellites) jouent un rôle très marginal dans l'agriculture ouest-africaine et restent aujourd'hui à l'écart des mutations techniques induites dans la production des ignames par les contraintes socio-économiques émergentes. On pourrait ajouter l'exemple de l'espèce sauvage comestible *D. minutiflora* Engl., dont les formes dotées du niveau de ploïdie le plus élevé parmi les dioscoréacées ($2n = 120$ selon MIÈGE, 1954 et 1958) n'ont jamais été domestiquées. En débordant vers les ignames *Enantiophyllum* d'origine asiatique, on constatera enfin que la Côte d'Ivoire asseoit largement sa production de *D. alata* sur les cultivars Florido et Bété-Bété, tous deux tétraploïdes (GAMIETTE *et al.*, 1999) alors que les cultivars hexaploïdes (De Agua et Féo) introduits par la recherche sont apparus culinairement inacceptables ou peu productifs (DUMONT, 1994).

La domestication conduisant à *Dioscorea rotundata*

Définitions et aspects généraux

La domestication est l'ensemble des pratiques que l'homme applique aux plantes sauvages comestibles (ou susceptibles de le devenir) pour faciliter et sécuriser leur utilisation alimentaire. De façon plus technique, ce serait l'adaptation d'un matériel végétal sauvage aux conditions environnementales de l'agriculture. L'objectif serait atteint en changeant l'équilibre génétique des populations de départ et en les enrichissant d'innovations génétiques (KUPZOW, 1980).

Le point de départ de la domestication des ignames *D. rotundata* est une population de morphotypes sauvages caractérisés par un appareil végétatif fortement développé, une sexualité vigoureuse et un tubercule amer à des degrés divers, peu volumineux mais difficile à récolter car souvent long et parfois ramifié. L'effet de la domestication est d'atténuer ou de faire disparaître ces caractères défavorables aux yeux de l'agriculteur.

Lors du processus de domestication, des modifications importantes surviennent dans l'architecture de la partie aérienne. Les entre-nœuds de la tige se raccourcissent fortement et son allongement se trouve limité dans la même mesure. Le départ de la ramification s'opère sur la partie basse de la tige.

Les ramifications primaires restent peu nombreuses (comme à l'état sauvage) mais chacune d'elles fournit un grand nombre de rameaux rapidement et abondamment feuillés. Ces diverses transformations condensent la masse de l'appareil végétatif aérien et corollairement réduisent ou suppriment son asservissement au tuteurage.

Des améliorations interviennent au niveau du tubercule. Sa longueur diminue et son calibre augmente, les radicelles épidermiques se raréfient et la chair prend une couleur claire homogène. Tout en dirigeant ces modifications phénotypiques, le paysan africain exerce une sélection sur des caractères physiologiques : l'époque de production, l'aptitude à la conservation, la potentialité semencière sous ses différentes formes et éventuellement la capacité à produire de nombreux tubercules. Des critères plus généraux sont également pris en compte par la sélection, ils concernent la plasticité biologique et la productivité de la plante. L'objectif primordial de la domestication est cependant l'amélioration de la qualité culinaire. La diversité des critères attachés à ce caractère a été expliquée précédemment. Plus loin, on verra comment procède le paysan pour aboutir à un résultat satisfaisant.

En Afrique, toutes les ignames sauvages comestibles semblent avoir été, depuis longtemps, l'objet de pressions de domestication mais les résultats obtenus sont très divers. L'espèce *D. semperflorens* est restée totalement rebelle à la domestication et *D. schimperiana* (taxonomiquement proche de la première) n'a guère mieux réagi. D'autres espèces, ayant répondu de façon plus positive, ont pris localement une importance dans l'agriculture. Deux cultivars de *D. mangelotiana* (Samancou et Jagana) sont connus, l'un en Côte d'Ivoire (HAMON, 1987) et l'autre au Cameroun (DUMONT *et al.*, 1994). L'espèce *D. bulbifera* a été domestiquée autant en Afrique occidentale qu'en Afrique centrale mais elle est peu cultivée en dehors de la partie occidentale du Burkina Faso et surtout du pays bamiléké camerounais. Dans cette région, une forte pression de domestication a aussi été exercée sur l'espèce *D. dumetorum* dont ont été tirés plusieurs cultivars à chair jaune d'excellente qualité culinaire (LYONGA, 1976 ; TRÈCHE, 1989). La domestication de *D. burkilliana* aurait encore été plus productive. Comme cela a déjà été indiqué, on pourrait avoir deux résultats distincts : l'un fourni par hybridation de *D. burkilliana* avec une espèce sauvage dont l'identité fait encore l'objet de spéculations (HAMON, 1987 ; TERAUCHI *et al.*, 1992 ; MIGNOUNA *et al.*, 1998) ; l'autre étant une série polyploïde (comme *D. alata*) développée par *D. burkilliana* (DANSI *et al.*, 2001). C'est toutefois en travaillant les espèces aujourd'hui identifiées comme *D. abyssinica* et *D. praezensilis* que la domestication a produit les ignames les plus riches en diversité végétale et les plus largement exploitées par l'agriculture et le commerce en Afrique.

Justifications et limites de la domestication

Signification et importance de la domestication en milieu paysan

On a très peu interrogé le cultivateur africain sur les raisons l'incitant à domestiquer les ignames sauvages. Les explications recueillies sur le sujet font souvent intervenir des puissances occultes qui menaceraient épisodiquement la productivité des *D. rotundata*, déterminant ainsi la nécessité de les remplacer périodiquement par des ignames prélevées dans la flore sauvage. Tout récemment, trois enquêtes différentes réalisées au Bénin (BACO, 2000 ; OKRY, 2000 ; VERNIER *et al.*, 2003) ont cerné plus précisément les motivations sous-tendant la domestication. Celles-ci sont ramenées à trois idées principales présentées sans souci de hiérarchisation :

– la domestication des ignames sauvages est un savoir-faire légué par les ancêtres, il convient de le mettre en pratique et de le transmettre aux jeunes générations. BACO (2000) montre que plus de la moitié des paysans domesticateurs a moins de 40 ans dans la partie du Bénin septentrional étudiée par son enquête ; dans ce cas, il est clair que le relais du savoir a été assuré ;

– l'introduction régulière des ignames sauvages à l'intérieur des cultivars déjà cultivés permet, en apportant du « sang neuf », de rendre ces derniers plus performants sur le plan agronomique (*lato sensu*) et améliore leur qualité culinaire ;

– en domestiquant les ignames sauvages, le paysan peut se constituer un capital de matériel végétal permettant d'entreprendre, de développer ou de diversifier sa production d'ignames. On se souviendra que les agriculteurs africains ont longtemps organisé leur sécurité alimentaire sur une stratégie d'autarcie vivrière. Dans ces conditions, il était difficile d'obtenir des semences d'ignames en dehors de la procédure coutumière régulant l'héritage du patrimoine végétal. Ces difficultés existent aujourd'hui pour les populations migrantes s'installant dans le bassin de production des ignames mais différentes formes d'échange permettent de surmonter plus aisément le problème.

Outre ces idées, il faut souligner que la mémoire collective des populations de savane conserve, dans beaucoup de cas, le souvenir de sévères épisodes de famine ayant nécessité la consommation des semences. Dans cette situation, les ignames sauvages ont permis le redémarrage rapide de la culture.

A la lumière des idées précédentes, on voit perdurer aujourd'hui un comportement de paysan domesticateur d'origine certainement très ancienne. Le présent ne serait pas encore déconnecté du passé et, dans cette hypothèse, un vaste champ d'investigations existe pour l'ethnobotanique. On soulignera que, de nos jours, les sociétés rurales africaines ont une perception psychologiquement négative de la domestication. Elle apparaît dévalorisante parce que l'agriculteur recourant à cette technique est regardé comme incapable de

produire suffisamment d'ignames pour nourrir sa famille. En fait, seuls les paysans notoirement riches peuvent reconnaître la pratique de la domestication sans être socialement déconsidérés (BACO, 2000).

Un autre facteur réduisant aujourd'hui l'intérêt pour la domestication est la facilité d'obtenir du matériel végétal à partir de régions de production parfois très lointaines. Beaucoup d'ignames *D. rotundata*, maintenant présentes dans l'agriculture béninoise, sont venues très récemment du Nigeria et du Ghana en suivant des migrations humaines. Ce phénomène s'est répété dans diverses régions d'Afrique à partir d'autres bassins de production. Le matériel végétal originaire du Nigeria oriental s'est largement répandu dans la partie anglophone du Cameroun tandis que des cultivars particuliers au nord de ce pays sont aujourd'hui adoptés par le Tchad et la République Centrafricaine (PFEIFFER, 1987).

Sous réserve d'organiser sa diffusion, la biodiversité des *D. rotundata* devrait pouvoir résoudre, au moins temporairement, beaucoup de problèmes ponctuels accompagnant l'évolution actuelle de la production d'igname en Afrique et ailleurs (DUMONT et VERNIER, 1997b). Le paysan reste néanmoins convaincu que le renouvellement du matériel végétal est une nécessité itérative. Les ignames *D. rotundata* ont une existence de durée limitée. La plupart des villages africains font référence à des cultivars disparus. Cette dimension de finitude s'inscrit dans l'ordre naturel et elle est parfois prise en compte par la tradition. Chez les Dourou du Cameroun septentrional notamment, les cultivars déclinants sont ramenés à l'intérieur du village pour y achever leur existence (DUMONT *et al.*, 1994).

On ignore les causes déterminant la disparition naturelle des cultivars d'ignames. Le paysan explique l'événement en évoquant une chute de productivité ou une inadaptation aux changements climatiques. Pour tenter d'interpréter ces idées, on peut soupçonner une accumulation de mutations délétères ou d'agents pathogènes (notamment les virus) dans la plante. On doit aussi penser à l'incapacité de s'adapter aux changements environnementaux. La multiplication végétative, répétée sur une très longue période de temps, pourrait être à l'origine de ce déphasage car elle interdit tout réajustement de la valeur d'équilibre homéostatique chez les cultivars privés de sexualité et donc déconnectés de la domestication.

Il n'est guère possible non plus de chiffrer la durée d'existence d'un cultivar d'igname. Sur ce plan, on dispose seulement de deux repères historiques. L'un est l'arrivée du cultivar Kponan dans l'agriculture ivoirienne, l'autre est le transfert de nombreuses ignames africaines vers les Caraïbes et le continent sud-américain. Dans les deux cas, on est renvoyé à un passé remontant à plus de deux siècles, les ignames concernées ayant bien sûr une origine séminale plus lointaine encore.

Les études conduites successivement au Bénin et au Nigeria (DUMONT et VERNIER, 2000 ; VERNIER *et al.*, 2003) montrent que 40 à 90 % des paysans inter-

rogés savent comment procéder pour obtenir des ignames *D. rotundata* en partant des ignames sauvages actuellement identifiées comme *D. abyssinica* et *D. praeheasilis*. Toutefois, la mise en pratique de ce savoir paraît aujourd'hui varier entre 3 et 20 % des exploitations enquêtées. De leur côté, BACO (2000) et OKRY (2000) recensent respectivement 14 et 16,7 % de domesticateurs parmi les cultivateurs d'ignames qu'ils ont enquêtés au Bénin.

On a une vue limitée au Bénin concernant ce que représente la domestication en termes de résultats utiles pour l'agriculture. Sur l'ensemble du pays, VERNIER et DANSI (2000) identifient 36 cultivars de *D. rotundata* domestiqués dans un passé indiqué comme récent par les paysans mais 22 cultivars ont été repérés chez les ethnies yom et nago qui exercent une forte pression démographique sur la terre. Des conditions d'agriculture devenues difficiles nécessitent le renouvellement du matériel végétal cultivé. Les introductions mises à part, il existe deux solutions pour surmonter le problème. L'une est la sélection, *via* la domestication, de cultivars adaptés aux changements survenus dans l'environnement. L'autre est la promotion de cultivars jusque-là restés marginaux dans la production mais dont la rusticité éprouvée devient un avantage (cas des ignames Alassora du pays kabyé togolais, apparentées aux kokoro). On a alors une résurgence du matériel végétal souvent interprétée, à tort, comme de la domestication. Des cultivars prétendus récents peuvent être très âgés. Une telle situation doit surtout être envisagée quand on se trouve devant du matériel végétal à sexualité affaiblie.

Pour le pays bariba du Bénin septentrional, DUMONT et VERNIER (1997a) extrapolent à 1 600 les tentatives de domestication en cours (pour un territoire de 10 000 kilomètres carrés) au moment de l'enquête. Une telle activité aurait dû faire apparaître annuellement un nombre élevé d'innovations. Ce n'est pas ce qu'on observe. L'agriculture locale s'appuie sur une quarantaine de cultivars dont l'inventaire paraît relativement stable jusqu'à une époque récente. D'après la mémoire collective, une grande partie de ce matériel végétal vient de domestications opérées localement dans le passé. Il est bien connu aussi que neuf cultivars sont d'origine étrangère avec, dans plusieurs cas, une connotation de forte ancienneté attachée à leur adoption par l'ethnie bariba. Cette dernière idée est illustrée par les cultivars à une récolte Gambari Gninou et Yon Bouanri, tous deux raccordés à l'histoire précoloniale. L'un aurait été apporté par le commerce caravanier ayant, selon LOMBARD (1965), traversé le Bénin septentrional jusqu'au XIX^e siècle, pour relier le pays haoussa du Nigeria au royaume ashanti du Ghana. L'autre est entouré d'une légende le désignant comme cadeau offert à l'occasion d'un mariage aristocratique célébré dans un passé remontant à plus de huit générations humaines.

Le faible effectif de cultivars exploités par l'agriculture, l'ancienneté du matériel végétal utilisé et le caractère d'événements heureux attaché aux introductions, sont autant d'arguments laissant penser que la domestication fournit peu de

cultivars nouveaux. On verra plus loin que, dans beaucoup de cas, l'objectif poursuivi par le paysan n'est pas celui-là. La domestication créerait bien une grande quantité de diversité génétique mais celle-ci est discrète parce que restant, le plus souvent, à l'intérieur du cultivar. Elle concerne des caractéristiques diverses comme l'adaptation à l'environnement, la productivité ou la qualité culinaire, notamment l'aptitude à la fabrication du foutou.

Le cadre de la domestication

Il est aujourd'hui difficile de dire quelle est la contribution respective de *D. praezensilis* et de *D. abyssinica* dans la domestication conduisant aux ignames *D. rotundata*. En utilisant les critères morphologiques, DANSI *et al.* (1999) indiquent que les 23 groupes de *D. rotundata* identifiés au Bénin se rattachent pour huit cas à *D. praezensilis* et pour neuf cas à *D. abyssinica*, les groupes restants combinent les caractères morphologiques des deux ignames précédentes. La technique Rflp employée par SCARCELLI *et al.* (2005) relie génétiquement près de 50 % des clones, en cours de domestication au Bénin, à des cultivars *D. rotundata* déjà cultivés dans le pays ; dans les autres cas, l'intervention de *D. abyssinica* est prépondérante. Il serait hasardeux d'étendre ces ratios à l'ensemble de l'Afrique occidentale. En Côte d'Ivoire notamment, on a précédemment relevé plusieurs arguments indiquant que la quasi-totalité des domestications partirait de *D. praezensilis*.

Les informations recueillies indiquent que la domestication produit rarement des ignames *D. rotundata* à une récolte. Celles-ci sont pourtant bien incluses dans une stratégie générale de domestication mais le paysan ne contrôle pas leur création, il ne fait que collecter des morphotypes transformés sans intervention de sa part. On rappellera les deux hypothèses déjà formulées pour expliquer cette transformation spontanée :

- DANSI *et al.* (1999) avancent que les cultivars à une récolte sont des hybrides interspécifiques entre *D. praezensilis* et *D. abyssinica*. Que vaut ce point de vue si, comme plusieurs arguments le suggèrent, les deux ignames sauvages indiquées appartiennent à une même espèce morphologiquement fragmentée par les changements climatiques et remodelée par les pressions anthropiques ?
- Des cultivars tardifs possèdent des caractères indépendants de *D. praezensilis* et de *D. abyssinica*. C'est particulièrement le cas pour le modèle de tubérisation des ignames kokoro *stricto sensu*. Pour tenter d'expliquer cette divergence, nous avons antérieurement fait appel à une théorie « néo-lamarckienne » donnant un rôle important à l'environnement dans l'expression des gènes. On pourrait supposer que le phénomène agit sur l'ensemble des *D. rotundata*. Il y aurait transformation des cultivars à deux récoltes vers les ignames mixtes et, ensuite, selon les contraintes exercées par l'agriculture, vers les ignames tardives à gros tubercules ou vers le morphotype kokoro. Pour étayer cette idée, on regroupe ici différentes informations dispersées dans le texte de notre

étude. La domestication fournit uniquement des *D. rotundata* à deux récoltes. Sous leur forme kokoro, les ignames tardives n'ont jamais été trouvées dans la flore sauvage. Il existe peu ou pas d'ignames tardives (notamment des kokoro) dans les agricultures ayant un passé récent de domestication (Guinée, Côte d'Ivoire, Cameroun). La stérilité des fleurs, apparemment générale chez les ignames tardives, apparaît chez certains cultivars mixtes (Krenglé de Côte d'Ivoire, Boni Ouré du nord du Bénin) sans jamais avoir été observée chez les ignames précoces ;

– aux deux hypothèses venant d'être rappelées, on peut en rajouter une autre. Puisque des formes de passage entre *D. praezensilis* et *D. abyssinica* existent dans la flore de savane, on peut les supposer être à l'origine de certaines *D. rotundata* tardives extérieures au type kokoro. A priori, cette catégorie d'ignames devrait être fertile et posséder des composantes femelles. Tous les cultivars tardifs femelles aujourd'hui connus sont stériles.

Si la stérilité des *D. rotundata* à une récolte se confirme, il faudra admettre qu'une forme de domestication capte des combinaisons génétiques incapables de se pérenniser sexuellement dans le milieu sauvage. Il y aurait ainsi création d'un matériel végétal que seule l'agriculture peut maintenir par voie végétative. On a vu auparavant qu'une autre construction africaine de même caractère est *D. cayenensis* seulement connue par des plantes mâles. On aurait ainsi deux phénomènes homologues, l'un en savane et l'autre en forêt, le tout probablement rattaché à une même dynamique évolutive.

La domestication conduite par le paysan est uniquement celle aboutissant aux cultivars d'ignames *D. rotundata* à deux récoltes. Cette idée clairement dégagée à la suite d'une première enquête réalisée au Bénin (DUMONT et VERNIER, 1997a) a été largement confirmée par des études ultérieures effectuées dans ce pays (BACO, 2000 ; OKRY, 2000). Des observations, faites dans l'est du Nigeria (VERNIER *et al.*, 2003) conduisent à la même conclusion. De plus, les résultats de l'étude initiale sous-tendent que la domestication est organisée de façon restrictive au bénéfice des cultivars restés sexuellement fonctionnels et donc encore en prise avec le processus de coévolution.

On a déjà indiqué que seule une fraction du matériel végétal sauvage approvisionne la domestication actuelle conduisant aux ignames à deux récoltes, il s'agit des morphotypes Da2 et Dp2 respectivement pour *D. abyssinica* et *D. praezensilis*. Ces morphotypes particuliers recèlent apparemment une probabilité plus élevée de posséder les caractères recherchés par les domesticateurs. Ce sont probablement les pressions anthropiques qui déterminent, dans une grande mesure, cette conjoncture ; celle-ci apparaît quand des génotypes se voient privilégiés parmi la population sauvage. Comme cela a été dit précédemment, cette dynamique sélective débute avec la paraculture et elle devient plus efficace avec la protoculture qui utilise la reproduction végétative pour multiplier les génotypes avantageux. On a souligné combien cette démarche sélective peut facilement modifier l'équilibre génétique

des populations d'ignames sauvages et leur conférer progressivement une dimension cultigène les rapprochant génétiquement des ignames cultivées.

En Afrique occidentale, le front de domestication est une zone itinérante à l'échelle historique parce qu'elle suit le refoulement de la forêt mésophile en direction du sud ou de l'ouest. Comme prolongement de cette idée, on entrevoit que les territoires actuellement couverts par la savane ont pu connaître initialement une domestication partant de la seule espèce *D. praehensilis* ou (et) de son écotype présumé *D. lecardii* encore domestiqué au Cameroun. On retombe sur *D. praehensilis* comme élément pionnier des ignames *D. rotundata* et de leurs populations sauvages commensales que semblent être les *D. abyssinica* d'Afrique occidentale.

Le processus de coévolution supposé fonctionner entre les ignames cultivées et leurs parents sauvages peut exister sous différents états d'avancement puisqu'à l'échelle africaine, la domestication de l'igname serait d'ancienneté diverse. Schématiquement, on aurait pendant deux situations bien distinctes.

Au niveau de l'écotone forestier, les *D. praehensilis* seraient influencées par l'effet centrifuge d'une domestication plus élaborée (parce que plus ancienne) fonctionnant dans la savane voisine. Cette migration génique est une pression évolutive concourant à une plus grande homogénéité allélique au sein d'un ensemble de populations (GOUYON *et al.*, 1997) à condition, bien sûr, que celles-ci soient plus ou moins compatibles génétiquement. Ces idées rejoignent le point de vue de VALDEYRON (1961) exposé dans le chapitre se rapportant au rôle éventuel des mutations dans les transformations du matériel végétal. Pour le moment, on retiendra que la sympatrie de *D. praehensilis* et de *D. rotundata*, permise par la dégradation de la forêt mésophile, augmenterait la probabilité d'apparition de nouveaux cultivars de *D. rotundata*. Ainsi, la création récente de trois cultivars à deux récoltes est signalée dans le sud du Bénin (MIGNOUNA et DANSI, 2002) alors qu'un seul cas a été rencontré dans le nord du pays (DUMONT et VERNIER, 1997a) où le nombre des paysans domesticateurs interrogés est pourtant plus élevé.

Le premier modèle de domestication évoqué fournit, au moins dans son étape primaire, des produits souvent insatisfaisants. Les tubercules peuvent être ramifiés ou digités, il arrive aussi que leur forme générale soit instable, la partie supérieure du tubercule peut rester inconsommable parce que trop fibreuse. La qualité culinaire pose aussi parfois problème. En fait, son amélioration, notamment vers l'aptitude à la fabrication du foutou, s'obtiendrait surtout à la faveur d'une diversité génétique progressivement ajustée par la répétition des domestications effectuées en zone de savane. Pour appuyer cette idée, on rappellera que, de façon générale, l'igname n'est pas culinairement transformée en foutou dans les régions forestières africaines.

Dans la partie la plus ancienne de l'aire de domestication, située en savane, la fraction Da2 des ignames *D. abyssinica* serait une population fortement cultigène que le processus de coévolution aurait étroitement rapprochée des

D. rotundata locales restées sexuellement fonctionnelles. On aurait un fonctionnement alternatif ayant un effet cumulatif au niveau de chacun des partenaires en présence et de fait, un système voisin de la sélection récurrente. Des combinaisons génétiques choisies dans le matériel végétal sauvage, sous la forme de caractères phénotypiques, seraient copiées en grande quantité par la multiplication végétative que pratique l'agriculture et ensuite renvoyées vers la flore sauvage. La domestication reprendrait les mêmes combinaisons génétiques retravaillées par la sexualité des ignames sauvages et elle serait pour cette raison occasionnellement porteuses d'améliorations pour l'agriculture. Quand leur population devient numériquement dominante, les *D. rotundata* joueraient un rôle directeur dans le processus de coévolution. Dès lors, la sexualité des ignames sauvages *D. abyssinica* et *D. praehensilis* fonctionnerait dans les limites génétiques de leurs formes cultivées homologues et, de façon corollaire, leur spectre de variabilité naturelle serait fortement rétréci. Autrement dit, les ignames *D. rotundata* seraient génétiquement très proches de leurs parents sauvages quand débute l'histoire de leur domestication (cas des cultivars Lokpa de Côte d'Ivoire et Gnidou du Bénin) mais, par la suite, une situation inverse se mettrait en place. Cette étape atteinte, la domestication est peu susceptible d'induire des innovations importantes mais elle engendre des modifications phénotypiques de faible ampleur quelquefois bénéfiques pour les cultivars de domestication récente ou même parfois génératrices de variants. D'après DUMONT et VERNIER (1997a), ce sont bien ces deux directions que suit la domestication pratiquée aujourd'hui dans la savane du nord du Bénin (figure 5).

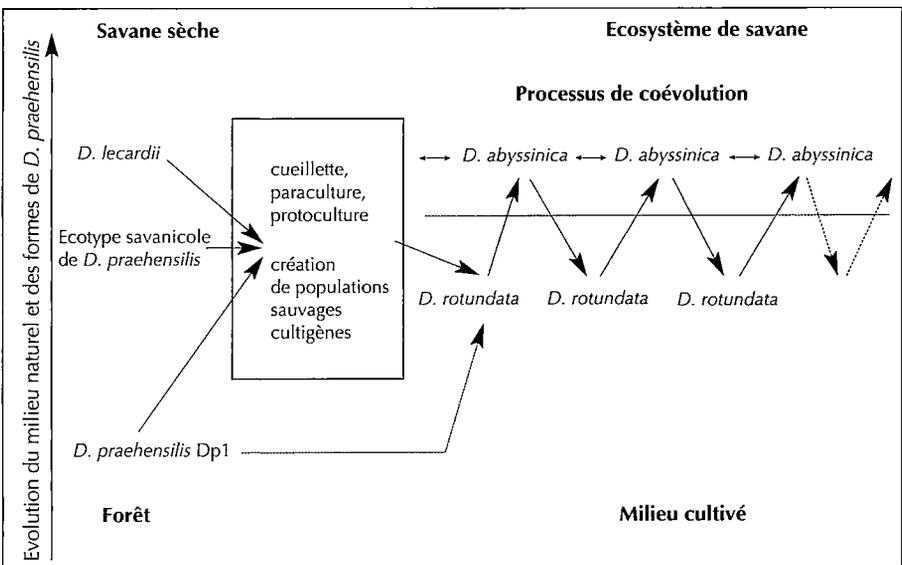


Figure 5. Hypothèses du processus de domestication conduisant aux ignames *Dioscorea rotundata*.

La préoccupation la plus commune guidant cette domestication serait l'obtention de morphotypes ressemblant aux cultivars déjà largement cultivés mais jugés insatisfaisants pour des raisons diverses. Une probabilité raisonnable d'atteindre cet objectif implique que chaque cultivar de *D. rotundata* à deux récoltes engagé dans la domestication possède une forme très voisine à l'état sauvage. Cette idée est communément exprimée par le paysan béninois (BACO, 2000). Il y aurait donc possibilité d'homogamie entre le matériel végétal cultivé et la flore sauvage. Ce serait donc une population d'ignames sauvages très calibrée par le processus de coévolution qui pourrait fournir les duplicata attendus par le domesticateur.

Nous ne pensons pas que des cultivars spontanément maintenus dans d'anciens champs puissent être à l'origine de telles copies. Ce scénario n'est guère possible dans l'agriculture traditionnelle parce que l'igname est toujours suivie de cultures diverses se succédant pendant plusieurs années. De plus, la jachère venant après le cycle cultural est inhospitalière pour l'igname car son recrû initial, majoritairement composé de graminées annuelles, est pauvre en tuteurs naturels et régulièrement parcouru par les feux. En revanche, comme cela a déjà été indiqué, la jachère devient un milieu d'accueil favorable pour les semis naturels d'ignames (sauvages et cultivées) quand son étape de régénération forestière est engagée. Comme le soulignent MIGNOUNA et DANSI (2002), il est hautement probable que les ignames spontanées de type Bayéré, rencontrées dans les jachères de la zone climatique à deux saisons pluvieuses, soient une trace laissée par le passage de l'agriculture. Il est aussi très probable que ces ignames doivent plus aux fructifications anémochores des *D. rotundata* qu'à des tubercules oubliés à la récolte et survivant aux conditions défavorables l'ayant suivie.

Il reste que la domestication des ignames à deux récoltes n'est pas uniquement le perfectionnement du matériel végétal déjà cultivé. C'est aussi, occasionnellement, un processus créateur de cultivars nouveaux. On a vu que le résultat est apparemment rare dans le nord du Bénin. La probabilité d'obtenir une innovation apparaît ainsi moins élevée dans la zone géographique où la domestication serait la plus ancienne peut être parce que, dans ce cas, il y aurait une proximité génétique plus grande entre les ignames cultivées et leurs parents sauvages.

Les techniques culturales utilisées pour passer des ignames sauvages aux *Dioscorea rotundata* à deux récoltes

Idées générales

Chez les ignames sauvages *D. abyssinica* et *D. praehensilis*, le développement du tubercule est fortement concurrencé par l'investissement en biomasse requis par l'appareil végétatif aérien et la reproduction sexuée. L'effet recherché des techniques de domestication est d'inverser cette situation tout en améliorant la forme générale du tubercule et, au besoin, en diminuant sa croissance en longueur. L'adaptation des ignames sauvages à l'agriculture est donc subordonnée à la modification de leur fonctionnement physiologique et aux transformations morphologiques correspondantes.

Le travail de domestication réalisé par le paysan ne passe pas directement par les graines d'ignames. Celles-ci sont le résultat de fécondations allogames naturelles et fournissent des descendances hétérogènes se réalignant très majoritairement sur les morphotypes sauvages. On se rappellera les observations de CAMARA (2001) montrant que les caractéristiques génétiques des graines de *D. rotundata* sont fortement éloignées du génotype maternel tout en étant proches des ignames sauvages *D. abyssinica*.

L'expérience d'un demi-siècle d'amélioration génétique des ignames accumulée par la recherche agronomique africaine montre les difficultés rencontrées par la sélection partant des graines des *D. rotundata* à deux récoltes.

La démarche n'ayant qu'une faible probabilité de succès, il faut cribler un très grand nombre de descendances tout en attendant la disparition des caractères juvéniles pour évaluer le résultat. Ensuite, les recombinaisons entre descendances exigent un long délai d'attente puisque trois à cinq cycles culturaux successifs sont nécessaires pour obtenir une plante sexuellement fonctionnelle à partir de la graine.

De la Guinée jusqu'au Cameroun, le paysan africain court-circuite les problèmes liés à l'utilisation des graines d'ignames. Sa domestication part de tubercules collectés sur des plantes sauvages âgées, phénotypiquement stabilisées et, pour cette seconde raison, autorisant le tri visuel et organoleptique.

D'une façon générale, la domestication passe par deux étapes. D'abord, les ignames extraites de la flore sauvage sont transférées dans l'agriculture. Ensuite, les morphotypes sont remodelés en faisant appel à des techniques culturales particulières. Les transformations successivement obtenues ne sont pas sexuellement héréditaires mais elles sont maintenues par la reproduction végétative : portion de tubercule pour l'agriculture, fragment de tige ou de pétiole (FAUTRET, 1985) pour la viticulture.

Déroulement de la domestication et effets induits

Dans tous les cas, la domestication débute par un choix effectué parmi la diversité des ignames sauvages existant dans la flore naturelle voisine de l'agriculture. Différents critères guident l'opération. D'abord, la plante doit être âgée. Il est difficile d'être précis à ce sujet, mais il semble que toutes les ignames sauvages utilisées pour la domestication aient une origine séminale remontant à plus de dix ans, ce délai leur étant habituellement nécessaire pour surcimer la végétation arbustive et mettre pleinement en place la fonction de photosynthèse capable d'exprimer leurs caractères phénotypiques. Une exception à cette règle a été observée en pays malinké de haute Guinée dans le village de Mounou, à 90 kilomètres au sud-est de Kankan. Ici, la domestication part de tubercules de *D. praehensilis* ou de *D. abyssinica* issus de graines depuis un à deux ans : ils sont cultivés dans des calebasses pendant deux ou trois ans et ensuite transférés au champ s'ils sont devenus courts, volumineux et de forme régulière (DUMONT, 1993).

D'une façon générale, le paysan africain recherche soit des cultivars nouveaux, soit des fonctionnements insolites (prolificité en tubercules), soit des ressemblances morphologiques avec les cultivars *D. rotundata* à deux récoltes qu'il cultive depuis longtemps. Cette dernière préoccupation est la plus fréquente dans les zones de domestication ancienne. Dans tous les cas, la chair

du tubercule doit être peu chargée en amertume et en mucilage. Les ignames sauvages peuvent parfois être triées sur la base de ces derniers critères en goûtant un fragment de tubercule lors de sa collecte. Souvent aussi, le paysan prélève une igname reconnue comme « douce à manger » à l'occasion d'une consommation faite l'année précédente. Dès le début de leur domestication, les ignames *D. rotundata* sont donc soumises à une sélection s'exerçant sur le morphotype et sur le chimiotype.

Le simple transfert des tubercules d'ignames sauvages dans l'agriculture est sans doute la démarche de domestication la plus élémentaire. En même temps, c'est un changement brutal d'écosystème se répercutant fortement sur les caractères morphologiques et physiologiques du matériel végétal. Trois causes se conjuguent pour modifier l'appareil végétatif. D'abord, le transfert dans l'agriculture commence par la découpe du tubercule prélevé dans la flore sauvage. Souvent, seule la tête de l'organe (portion proximale) est retenue mais ce n'est pas une règle générale. L'esprit de l'opération est d'engager la domestication avec une semence de faible calibre. Cette mesure est une première pression réduisant le développement de l'appareil aérien car elle diminue les réserves disponibles pour la croissance et accélère la mise en place de son feuillage en passant par une transformation correspondante de son architecture aérienne. Ensuite, parce que la butte est un milieu restant relativement sec en début de saison pluvieuse, la germination du tubercule semence est retardée de plusieurs semaines. Le délai disponible pour la croissance de l'appareil végétatif se trouve diminué d'autant compte tenu de la photosensibilité de l'igname (VANDEVENNE et CASTANIÉ, 1988 ; OKEZIE *et al.*, 1993) et il y a une réduction correspondante du développement végétatif. Enfin, l'agriculture favorise les deux causes précédentes en assurant les besoins en lumière des ignames sans leur imposer un allongement caulinaire puisque le défrichement supprime la concurrence de la végétation arbustive naturelle. En même temps, les ignames sauvages se trouvent placées dans des conditions de fertilité chimique et physique fortement améliorées puisqu'elles sont mises en culture sur des buttes volumineuses construites avec la couche la plus humifère du sol. Dans ces conditions, l'activité métabolique des plantes s'accroît alors que les besoins de l'appareil végétatif ont été diminués. Ce déséquilibre profite au tubercule.

On a rapporté précédemment les profondes modifications morphologiques observées par CHIKWENDU et OKEZIE (1989) sur des *D. praehensilis* soumises expérimentalement à des changements environnementaux. Les mêmes transformations spontanées sont exploitées par les Dourou du nord du Cameroun pour créer des cultivars à deux récoltes en partant des *D. abyssinica* locales précédemment rapprochées de *D. lecardii*. Celles-ci sont d'abord cultivées dans des conditions de fertilité élevée, souvent à l'intérieur du village. Celles qui réagissent avantageusement à ce changement d'écosystème sont multipliées et ensuite transférées dans les champs. Le cultivar Ngan aurait été obtenu de cette façon (SEIGNOBOS, 1997). Il est apprécié pour sa précocité bien

que le tubercule reste faible en diamètre avec un poids habituellement inférieur à 2 kilogrammes. Dans le sud-ouest de l'Éthiopie, HILDEBRAND (2003) indique que des cultivars sont obtenus par simple transfert dans les jardins familiaux de certaines ignames sauvages de la section *Enantiophyllum*.

On suspecte un autre effet en arrière-plan de ces remodelages architecturaux. En étudiant la cinétique de développement de huit cultivars de *D. rotundata* ivoiriennes, ZOUNDJIHÈKPON (1993) observe que l'émergence des boutons floraux s'étale, pour sa plus grande partie, entre le 15 juin et le 15 juillet, c'est-à-dire aux alentours du solstice d'été pour l'hémisphère Nord. Ce fonctionnement biologique, clairement déterminé par le photopériodisme n'éloigne pas *D. rotundata* de ses parents sauvages (DUMONT, observations personnelles) mais les ébauches florales se forment sur les ramifications partant des nœuds 3 à 10 alors qu'elles apparaissent à un étage caulinaire beaucoup plus élevé chez les individus sauvages obligés de surcimer la végétation arbustive avant de fleurir (voir les aspects généraux du chapitre sur les ignames sauvages *D. praehensilis* et *D. abyssinica*). Les Dioscoréacées annuelles africaines étant des végétaux à croissance définie, leur développement végétatif est arrêté par la maturité sexuelle. Dans le cas des *D. rotundata*, ramener la sexualité sur l'architecture basse de la plante équivaldrait au blocage de son développement à un stade plus ou moins juvénile. Un exemple similaire est fourni par LI et JOHNSTON (2000) : la Cucurbitacée sauvage *Cucurbita argyrosperma subsp. Sororia* voit sa floraison déplacée à un étage caulinaire inférieur après domestication. Cette modification physiologique est expliquée par un phénomène d'hétérochronie sur lequel on reviendra.

Les refaçonnages morphologiques et biologiques, engendrés par le transfert des ignames sauvages dans l'agriculture, n'affectent pas le génome puisque seule la voie végétative est empruntée. Néanmoins, ces refaçonnages peuvent être suffisants pour obtenir des *D. rotundata* sous réserve que le cultivateur accepte des tubercules peu volumineux ou ne soit pas exigeant sur la qualité culinaire. Toutefois, la même démarche ne semble pas permettre l'obtention des *D. rotundata* à deux récoltes sophistiquées cultivées dans l'aire de civilisation de l'igname. Celles-ci nécessitent la mise en œuvre de techniques culturelles particulières dirigées vers le tubercule, elles sont utilisées indépendamment ou de façon combinée. L'une est la mise en place d'un obstacle, habituellement un fragment de poterie ou une pierre plate, sous la semence afin d'arrêter le développement attendu en longueur du tubercule. L'autre technique intervient dans la seconde moitié du cycle végétatif. Le jeune tubercule en cours de croissance est soustrait à sa plante mère, afin de provoquer l'apparition d'une néoformation de longueur moindre. C'est le principe de la double récolte pratiquée par l'agriculture.

Il est peu probable qu'une dimension symbolique soit attachée à ces techniques de domestication. Elles sont utilisées par une grande diversité de popu-

lations ethniques, sans jamais apparaître dans les rituels développés autour des ignames. Il faut donc admettre qu'elles sont nécessaires pour transformer les morphotypes sauvages en ignames *D. rotundata* à deux récoltes.

La disposition d'un obstacle dans la butte et la double récolte sont regardées comme des moyens opératoires permettant d'obtenir des tubercules volumineux et raccourcis en partant des tubercules sauvages minces et longs. Les deux techniques diffèrent au niveau de leur champ d'application. Sans être une règle exclusive (ALLOMASSO, 2001), le recours à l'obstacle est lié aux domestications effectuées dans les savanes à une saison pluvieuse où *D. abyssinica* est localisée ; il est mis en œuvre de la Guinée jusqu'au Cameroun, son utilisation reste habituellement limitée à la première année de la domestication mais il arrive qu'elle soit reconduite une ou deux fois par la suite. On s'interroge sur le rôle de cette technique. Pour le paysan bariba du Bénin, l'obstacle déshabitude le développement du tubercule dans le sens de sa longueur (DUMONT et VERNIER, 1997a ; BACO, 2000 ; OKRY, 2000). L'échec est possible car souvent les tubercules débordent l'obstacle ou s'enroulent sur sa surface. Dans certains cas cependant, l'allongement du tubercule est arrêté et le diamètre de l'organe se trouve sensiblement accru : ce résultat, comme les autres transformations déterminées par la domestication, est maintenu par la multiplication végétative. Pour SEIGNOBOS (1992), l'utilisation de l'obstacle serait une pratique culturelle facilitant la récolte ; toutefois, cet auteur associe aussi obstacle et domestication dans un texte publié en 1997. Plus simplement, le recours à l'obstacle pourrait être un artifice mis en œuvre pour repérer les plantes capables de modifier leur comportement tropique naturel. Dans ce cas, l'opération serait une sélection clonale prolongeant le tri préliminaire réalisé parmi les ignames sauvages. Cette sélection particulière s'imposerait davantage pour les *D. abyssinica*, qui, on l'a déjà vu, développent des tubercules plus longs que les *D. praeheensis*.

La double récolte est pratiquée partout où les ignames *D. abyssinica* et *D. praeheensis* sont transformées en ignames *D. rotundata*. La technique n'est pas liée de façon stricte à la phase initiale de la domestication. D'un côté, la double récolte peut être occasionnellement infaisable parce que le tubercule reste trop peu développé à l'époque habituelle de la première récolte (fin juillet à début septembre entre les 8^e et 10^e parallèles nord). D'un autre côté, les exemples du pays malinké guinéen (DUMONT, 1993) et du Cameroun septentrional (SEIGNOBOS, 1997) montrent que des ignames *D. rotundata* précoces peuvent être domestiquées sans passer par la double récolte. Dans tous les cas cependant, la technique est répétée annuellement dans la culture de ces ignames. On ne voit habituellement que le rôle agronomique de cette technique mais elle a parallèlement deux effets importants. D'abord, il y a interruption du processus biologique initialement programmé et nécessité pour la plante de faire appel à un mécanisme de secours afin d'assurer sa survie. De telles contraintes pourraient initier et (ou) maintenir une dérégulation dans l'expression phénotypique de certains gènes. Ensuite, la néoformation

recherchée (tubercule de seconde récolte à finalité semencière) s'élabore au cours des quelques semaines précédant la fin de la saison pluvieuse. C'est donc un organe jeune par rapport au tubercule issu d'un cycle végétatif non perturbé. Avec la maturité sexuelle située à une étape précoce du développement végétatif, on aurait ainsi une pression supplémentaire conduisant à la « rejuvénalisation » de la plante. Il faut ajouter l'effet du bouturage en cascade (le tubercule est une tige souterraine) qui, selon HARTMANN *et al.* (1998), organiserait également un retour progressif vers l'état juvénile. On aurait donc trois processus qui freinent le vieillissement somatique de la plante.

La domestication des *D. rotundata* à deux récoltes s'étale généralement sur une durée de trois à cinq ans (DUMONT et VERNIER, 1997a). A l'issue de cette période, une proportion encore indéterminée des ignames sauvages acquiert les caractères morphologiques des *D. rotundata*. Dans la plupart des cas, ces obtentions sont morphologiquement proches de l'un des cultivars déjà possédés par le paysan. Précédemment, on a déjà indiqué que les exceptions à cette règle sont rares et plutôt attachées aux zones de domestication récente.

Le dernier stade de la domestication est une période d'attente de quelques années. Ce délai permet aux pratiques culturales de parachever la transformation morphologique du produit, qui est parallèlement évalué sous ses différents aspects agronomiques et culinaires. A l'issue de cette étape et pour autant qu'il en soit une copie ressemblante, le résultat de la domestication est incorporé physiquement et nominalement dans son cultivar de référence. Un comportement semblable a été observé par HILDEBRAND (2003) dans le Sud-Ouest éthiopien : « Farmers [...] relate certain wild-growing and domestic varieties to one another. If an adoptive transplant proves to resemble a domestic variety, they may give it the domestic variety name a few years after transplantation. »

La pratique venant d'être indiquée explique le caractère polyclonal des cultivars mis en évidence par plusieurs études (HAMON, 1987 ; DANSI *et al.*, 2000b ; MIGNOUNA et DANSI, 2002). Cette diversité génétique peut être triée. L'exercice a été réalisé sur le cultivar Krenglé de Côte d'Ivoire entre 1987 et 1990 (TOKPA et DUMONT, 1995). A partir de 500 tubercules « têtes de lignées » collectés sur les marchés, la multiplication végétative a fourni autant de lignées clonales. La sélection a retenu 72 d'entre elles pourvues de tubercules courts débarrassés de radicelles épidermiques. De la variabilité génétique subsiste vraisemblablement à l'intérieur de ce choix car les lignées restent séparées par des niveaux de rendement allant de 8,5 à 15 tonnes par hectare. On ignore si cet écart traduit une différence de productivité intrinsèque ou une inégalité dans la résistance aux facteurs déprimant le rendement.

Certaines domestications apparaissent comme des copies moins exactes des cultivars déjà existants. Elles sont occasionnellement à l'origine de cultivars variants, dont plusieurs exemples ont été rencontrés au Bénin septentrional (DUMONT et VERNIER, 1997a ; DANSI *et al.*, 1999). Le nom du cultivar est alors

additionné d'un suffixe identificatoire. Par exemple, le cultivar Boni Ouré est fractionné en une dizaine de types marqués par des différences dans la forme du tubercule : Boni Ouré bagarou (gros tubercule), Boni Ouré kétékoba (tubercule courbé comme la corne d'un bovin), Boni Ouré woloukaba (tubercule semblable à la racine du karité ou *Vitellaria paradoxa* Gaertn), etc. Dans d'autres cas, le cultivar variant est doté d'un nouveau nom. Ainsi, les cultivars Douroubayésirou et Kpakara seraient des variants des cultivars Maraworoukorou et Danwari aujourd'hui en voie de raréfaction. Le paysan bariba a donc un comportement ambivalent devant les cultivars variants, mais les informations permettant de l'expliquer restent insuffisantes aujourd'hui. Dans l'ethnie bariba, les cultivars correspondant à une véritable innovation reçoivent aussi un nom distinctif nouveau. C'est le cas pour Toko nou woura signifiant « si l'étranger t'accepte » et Spataké signifiant « l'igname qu'on ne vend pas » (BACO, 2000). Une démarche semblable a été observée chez les paysans domesticateurs nago et fon du sud du Bénin (MIGNOUNA et DANSI, 2002).

Des domestications ne sont pas incorporables à des cultivars déjà existants ou ne donnent pas naissance à des cultivars variants, voire nouveaux, pourvus d'un intérêt agronomique patent. Elles restent en attente dans les exploitations, souvent jusqu'au décès de leur obtenteur, sans être multipliées. Elles sont apparemment des échecs. Toutefois, cette idée doit être nuancée. Ce serait bien des cultivars naguère marginalisés qui ont fourni des ignames kokoro, devenues maintenant un atout majeur pour la sédentarisation de l'agriculture africaine et un produit vivrier remarquablement adapté au marché urbain. Des domestications à priori dépourvues d'intérêt peuvent donc devenir d'importants facteurs de développement quand des changements socio-économiques et des contraintes techniques, notamment l'exploitation plus intensive des terres disponibles, se conjuguent pour réorienter la production.

Réflexions à propos de la domestication aboutissant aux *Dioscorea rotundata* à deux récoltes

La domestication aurait deux effets améliorateurs principaux sur le cultivar : un élargissement de sa diversité clonale avec éventuellement un réajustement de sa valeur d'équilibre homéostatique, et un possible enrichissement en caractères avantageux, puisque les clones venus de la domestication ne sont retenus qu'après une sélection sur plusieurs cycles de culture.

Le passage par la sexualité des ignames sauvages permet sans doute de récupérer des morphotypes familiers aux yeux des paysans, mais les génotypes sont différents au moins pour une partie des gènes. Considérées de cette

façon, les *D. rotundata* à deux récoltes apparaissent comme les résultats d'une succession d'ajustements subtils amenant chaque fois des innovations génétiques. Le processus s'étale apparemment sur une longue durée puisque le cultivar Soussou du pays bariba béninois, observé par CHEVALIER en 1920, reste alimenté par la domestication actuelle (DUMONT et VERNIER, 1997a ; BACO, 2000).

Des *D. rotundata* évoluent donc génétiquement mais leurs morphotypes de départ restent inchangés ou subissent des modifications peu perceptibles à l'échelle de la génération humaine. Un cultivar de *D. rotundata* est ainsi composé de plusieurs clones d'ancienneté diverse, porteurs d'éventuelles différences dans les caractères biologiques, agronomiques ou culinaires. C'est un ensemble pourvu d'une variabilité discrète et évolutive, utile pour fournir les adaptations parfois nécessitées par le changement des conditions environnementales ou l'émergence de contraintes agricoles nouvelles.

Cette capacité évolutive avait déjà été entrevue par HAMON (1987) et ADOUKONOU (2001). Son fonctionnement et ses bénéfices contingents sont évidemment suspendus quand le matériel végétal se trouve déconnecté de la domestication parce que sa sexualité disparaît. On peut donc supposer que la diversité génétique est faible chez les cultivars ne fleurissant plus. Cet appauvrissement génétique éventuel semble, en tous cas, très lent. Au Bénin, les cultivars Agogo, Boni Ouré, Kokouma, Morokorou et Soagona restent fortement polyclonaux (DANSI *et al.*, 2000b). La même remarque s'applique au cultivar Bakokaé du Cameroun (MIGNOUNA *et al.*, 2002b).

En étant axée sur les cultivars restés sexuellement fonctionnels, la domestication se polarise sur du matériel végétal occupant une place secondaire dans l'agriculture actuelle. Une étude portant sur un village bariba du Bénin septentrional (DUMONT, 1997) a précisé que les cultivars florifères utilisent moins de 20 % de la surface cultivée avec des cultivars à deux récoltes. Des valeurs similaires ont été relevées par d'autres travaux conduits dans la même région (DUMONT et VERNIER, 1997a ; BACO, 2000 ; VERNIER *et al.*, 2003).

Dans la partie du pays bariba béninois, étudiée par VERNIER et DOSSOU (2000), les cultivars Morokorou et Kokouma, à fructification occasionnelle, occupent plus de la moitié de la surface dévolue aux ignames précoces, représentant elles-mêmes un tiers des surfaces totales en ignames. Au Cameroun septentrional, apparaît une suprématie plus importante encore du cultivar Bakokaé (SEIGNOBOS, 1997) très rarement fructifère. En Côte d'Ivoire, on observe une situation très différente. Plusieurs cultivars à deux récoltes se partagent l'agriculture au niveau régional, tous étant florifères (HAMON, 1987). Cette situation pourrait être en rapport avec le passé des *D. rotundata*, indiqué auparavant comme vraisemblablement moins ancien dans ce pays.

Une première relation, suggérée par les observations précédentes, est que les ignames à deux récoltes sexuellement fonctionnelles seraient celles ayant l'origine séminale la moins ancienne. Deux arguments appuient cette idée.

Ce sont bien seulement des cultivars sexuellement actifs que le paysan relie avec les produits de la domestication actuelle et, donc au delà, à la sexualité des ignames sauvages (DUMONT et VERNIER, 1997a). Par ailleurs, des études antérieures conduites sur *D. rotundata* (SADIK et OKEREKE, 1975 ; ZOUNDJI-HÈKPON, 1993) indiquent que le passage par la voie séminale redynamise la sexualité. On peut penser que la domestication est focalisée sur du matériel végétal encore en devenir. La situation observée aujourd'hui au niveau des cultivars concernés serait l'épisode actuel d'une répétition de tentatives souvent engagée très loin dans le passé, pour améliorer graduellement des cultivars restés sexuellement fonctionnels et perfectibles. Cette interprétation s'accorde bien avec la préoccupation centrale du paysan de ne pas s'écarter de ses morphotypes habituels.

En second lieu, il y aurait une relation de cause à effet entre la mise en place de la stérilité et l'amélioration de la valeur agronomique. L'expression de la sexualité demande un investissement énergétique lourd au détriment du tubercule. Ceci est particulièrement vrai chez les plantes femelles. En première approximation, leur infructescence pourrait mobiliser 0,5 kilogramme de matière sèche chez *D. abyssinica* et davantage encore chez *D. praezensilis* (DUMONT, observations personnelles). On a déjà souligné que l'affaiblissement et l'interruption de la floraison sont des tendances de fond chez les cultivars à deux récoltes. On ignore si ces phénomènes sont le prolongement normal de la domestication (effets possibles des reproductions végétatives) ou si leur origine se trouve dans un événement plus erratique (mutation inhibitrice de la sexualité) dont l'agriculteur tire profit. Les cultivars concernés sont, en tout cas, déconnectés du processus de coévolution et le paysan ne peut plus les améliorer.

On aurait donc deux catégories parmi les *D. rotundata* à deux récoltes. D'un côté, des cultivars débarrassés de leur sexualité, fournissant le matériel végétal aujourd'hui le plus performant mais, à terme, menacés de déclin parce qu'incapables de diversification génétique adaptative hors d'éventuelles mutations avantageuses. D'un autre côté, des cultivars en cours de domestication probablement voués à supplanter les premiers dans un futur lointain. Avec un tel matériel végétal, le paysan vit sur l'acquis du passé tout en préparant l'avenir.

D'après ce qu'on a vu précédemment, les conditions favorables à la domestication seraient optimisées par une dynamique de coévolution rapprochant génétiquement les ignames sauvages *D. abyssinica* et *D. praezensilis* des cultivars de *D. rotundata*. Le tri fait parmi les populations sauvages ainsi modifiées fournirait le matériel végétal susceptible d'être transformé. L'ensemble est donc un processus essentiellement génétique dans lequel la sexualité joue un rôle important. Au delà de cette situation, des techniques particulières de domestication sont nécessaires pour arriver aux *D. rotundata*. Ce sont des stimuli dirigés, appliqués dans les conditions particulières de l'agriculture. Ils ne seraient efficaces qu'à l'égard des génotypes capables de modifier leur

expression phénotypique dans le sens attendu par le domesticateur. Du côté de leurs origines, les *D. rotundata* se trouvent ainsi réduites à la fraction des *D. praeheensis* et des *D. abyssinica* en mesure de répondre aux techniques de domestication. Ici aussi, la dimension génétique est importante.

Les transformations induites par la domestication ne sont pas génétiquement fixées : pour tenter de les expliquer, il faut évoquer des mécanismes encore très hypothétiques. Des variations ontogénétiques ou biologiques ne relevant pas directement du génome semblent jouer un rôle majeur. S'agissant des *D. rotundata*, on a souligné la pluralité et la réitération des techniques mises en œuvre pour amener et maintenir la plante dans un état artificiel de juvénilité relative, introduisant une divergence entre son âge chronologique et son âge physiologique. Le génotype serait déconnecté du phénotype avec parallèlement une programmation du développement ontogénique déplacée du germe vers le soma. Ici, on rejoint HALLÉ (1999) dans son idée fortement novatrice : « une hypothèse semble actuellement gagner du terrain parmi les biologistes, l'établissement de la forme de la plante ne ferait pas appel aux gènes. [...] Tout se passerait comme si la forme de la plante était porteuse d'une quantité d'informations suffisante pour se substituer au génome. » Cette idée se rapproche du concept de mémoire qu'on rencontrera plus loin et, dans un autre sens, elle permettrait de comprendre pourquoi les caractères venus de la domestication ne sont pas sexuellement héréditaires tout en se maintenant par reproduction végétative. Cependant, tout ceci n'explique pas les transformations morphologiques ou autres opérées par la domestication.

Pour PORTHIG et SCOTT (1998), les caractéristiques des organes produits pendant les différentes phases de développement de la plante seraient régulées par deux programmes indépendants : l'un modulant la différenciation morphogénétique et cellulaire, l'autre contrôlant la durée de formation des organes. Un changement dans le déroulement de l'un ou l'autre de ces programmes correspondrait à un mécanisme d'hétérochronie générateur de diversité morphologique et physiologique.

Les phénomènes d'hétérochronie semblent surtout connus à l'échelle de la macro-évolution. Ils ont été largement étudiés dans le monde animal et beaucoup moins dans le règne végétal. Toutefois, LI et JOHNSTON (2000) ont fait une remarquable synthèse des connaissances actuelles en présentant les diverses formes d'hétérochronie et leurs contributions respectives aux processus évolutifs des végétaux. Malheureusement, aucune information se rapportant aux plantes à racines et tubercules n'est fournie par ce travail. On en retiendra néanmoins deux idées importantes. D'une part, l'hétérochronie peut intervenir au niveau intraspécifique en engendrant des variations dans la forme et les dimensions de différents organes ou encore en modifiant le fonctionnement physiologique de la plante. D'autre part, l'apparition des hétérochronies peut être déclenchée par des facteurs externes perturbant le fonctionnement normal de la plante.

Les idées précédentes concordent bien avec la domestication des ignames *D. rotundata* qui, pour une large partie, est une pression artificielle puissante et apparemment continue exercée sur leurs formes sauvages. L'état juvénile de la plante serait obtenu et maintenu par un mécanisme particulier d'hétérochronie qualifié de progenèse (LI et JOHNSTON, 2000) ou d'hypomorphose (CHALINE, 1999) et, selon ce second auteur, on serait bien ici devant une perturbation d'origine épigénétique. Dans le cas de l'igname, le changement brutal de biotope, déterminé par la domestication, pourrait initier cette perturbation. Par rapport au milieu pédologique naturel protégé de l'ensoleillement par la végétation spontanée, la butte accumule une quantité importante de chaleur, créant un environnement inhabituel voire traumatisant pour le tubercule semence. Or, d'après CHALINE (1999), « les hétérochronies sont souvent associées aux fluctuations de paramètres climatiques par le biais de gènes thermosensibles déclanchant la production de médiateurs hormonaux. »

Certaines pratiques culturelles paraissent bien combiner l'avantage agronomique et l'effet de domestication. L'utilisation semencière des tubercules de seconde récolte est une mesure de prévention sanitaire car les plantes affaiblies par des maladies (dont les viroses) ont une production faible ou nulle en seconde récolte et sont, *de facto*, écartées de la reproduction. Précédemment, on a vu que la double récolte induit un rajeunissement somatique probablement essentiel pour la domestication. Un autre exemple de fonctionnement ambivalent est le double rôle joué par la pratique du buttage. Elle met, parfois insuffisamment, la plante à l'abri des épisodes d'hydromorphie. Elle facilite fortement la récolte et procure l'énorme avantage de pouvoir la différer jusqu'au cœur de la saison sèche, avec une réduction correspondante de la durée de conservation à l'air libre et de ses pertes contingentes. Parallèlement, la butte est un outil irremplaçable de domestication car elle permet d'améliorer progressivement le calibre et la forme générale du tubercule tout en le débarrassant graduellement de ses radicelles épidermiques.

Les produits de la domestication semblent affectés d'une instabilité potentielle à plusieurs niveaux. On rappellera trois exemples à ce sujet : l'inversion occasionnelle de la sexualité, la stérilité épisodique chez des cultivars habituellement fertiles et l'apparition temporaire de caractères foliaires ou caulinaires anormaux. Ce sont probablement aussi des risques de déviations morphologiques qui expliquent l'élimination de la pointe du tubercule (partie distale) au moment de la préparation des semences d'ignames. C'est une pratique souvent observée en agriculture traditionnelle, notamment au Bénin et en Côte d'Ivoire, mais sa motivation apparaît confuse dans l'esprit du paysan. On devine une précaution pour éviter un atavisme susceptible de réaligner les formes cultivées sur les morphotypes sauvages. Ce phénomène s'est manifesté, de façon spectaculaire, sur des ignames camerounaises introduites en Côte d'Ivoire, notamment le cultivar Oufougné (DUMONT *et al.*, 1994). Les *D. rotundata* d'Afrique occidentale régressent de façon beaucoup plus discrète vers leurs formes sauvages car les unes et les autres sont morphologiquement,

et probablement génétiquement, beaucoup plus proches. Un exemple de régression correspondant à cette situation pourrait être le cultivar Kourotoko-kouragourouko (littéralement : la femme âgée qui n'est jamais vieille) du pays bariba béninois, aujourd'hui devenue rare. Si la suppression de l'extrémité distale du tubercule permet effectivement de maîtriser le mécanisme régressif venant d'être évoqué, on peut supposer que l'opération désactive une mémoire établie à ce niveau de l'organe. ZOUNDJIHÈKPON (1993) avait déjà pressenti l'existence d'une « mémoire somatique » chez l'igname tout en la situant implicitement à l'intérieur du tubercule. On revient ainsi à l'hypothèse de HALLÉ (1999) suggérant que certains caractères de la plante pourraient ne pas être directement contrôlés par le génome.

On pourrait penser que la domestication *lato sensu* est aussi une opération permettant de contrarier la dégénérescence des cultivars d'ignames. Le passage par la sexualité est généralement regardé comme un procédé efficace pour éliminer les virus accumulés par les plantes multipliées par voie végétative. De leur côté, ALLANO et CLAMENS (2000) avancent l'idée que la sexualité pourrait être un mécanisme réparateur de l'ADN chez les espèces recourant épisodiquement à cette forme de reproduction : « lors de la reproduction asexuée, des mutations s'accumulent au sein de la population et elles sont, dans presque tous les cas, défavorables. [...]. La sexualité grâce à la méiose, va permettre de les éliminer. [...]. L'alternance reproduction asexuée / reproduction sexuée peut donc apparaître comme une sorte de réparation périodique du génome. »

On objectera aux idées précédentes que plusieurs *D. rotundata* à deux récoltes, privées de sexualité, se maintiennent bien dans l'agriculture africaine et parfois même y occupent une place prépondérante (cas déjà évoqué de Morokorou dans le nord du Bénin et de Bakokaé dans le nord du Cameroun). Le déclin ou la perte de sexualité n'obérerait pas l'existence des ignames cultivées. Leur dégénérescence, sporadiquement observée, s'expliquerait par d'autres causes (voir les paragraphes Signification et importance de la domestication en milieu paysan). L'effet de ces éventuelles pressions négatives paraît extrêmement lent dans l'agriculture traditionnelle.

En fait, le bénéfice principal de la domestication se résumerait à deux effets principaux. L'un serait l'apport épisodique d'innovations clonales au sein des *D. rotundata* encore sexuellement fonctionnelles avec pour conséquences l'enrichissement génétique des cultivars déjà existants, la genèse de cultivars variants et, de façon plus rare, la création de cultivars vraiment nouveaux. L'autre effet serait de maintenir l'ensemble du matériel végétal dans l'agriculture et, à ce niveau, les pratiques culturelles traditionnelles seraient le prolongement nécessaire des techniques mises en œuvre dans la phase primaire de la domestication.

Le pendant des idées précédentes est que la domestication inféode le matériel végétal à un milieu biotique particulier ; par déduction, on conçoit que l'altération de cet environnement risque de mettre en péril les transformations

avantageuses obtenues. Ainsi, les espèces *D. dumetorum* et *D. bulbifera* redeviennent toxiques quand on cesse de les cultiver (DUMONT, observations personnelles au Cameroun et en Guinée). Les paysans du Bénin affirment que les ignames *D. rotundata* reviennent vers leurs formes sauvages quand on les replace dans un environnement de savane ou de forêt (DUMONT et VERNIER, 1997a ; ALLOMASSO, 2001). Compte tenu des idées venant d'être présentées, on doit s'interroger sur l'impact que les modifications profondes des techniques culturelles traditionnelles pourraient avoir sur la stabilité morphologique des ignames domestiquées.

Plus fondamentalement, il reste à expliquer les mécanismes biologiques permettant la domestication, la stabilité en reproduction végétative des caractères transformés et la fragilité potentielle de cette situation. Ce travail d'explication est ardu et risqué. D'une part, les observations disponibles sont fragmentaires et souvent insuffisamment vérifiées. D'autre part, on se trouve apparemment devant un problème extérieur à la génétique mendélienne.

Les techniques de domestication utilisées n'apportent aucun changement au niveau du génome mais l'expression phénotypique et physiologique de celui-ci est profondément modifiée. L'existence d'un tel phénomène avait déjà été supposée par ZOUNDJIHÈKPON (1993) pour expliquer des variations inter-annuelles de nature phénologique observées sur des *D. rotundata* de Côte d'Ivoire. On peut donc penser que les transformations morphologiques induites par la domestication sont déterminées par les gènes de régulation plutôt que par les gènes de structure.

Les techniques de domestication utilisées, voire les pratiques culturelles habituelles, perturbent la dynamique de développement des ignames sauvages mises en culture. Selon GOULD et HALL (1999), il y aurait ainsi mise en place d'un processus épigénétique (non entièrement contrôlé par le programme génétique) très efficace pour l'induction des variations morphologiques. D'après ATLAN (1999), les phénomènes en cause pourraient trouver leur origine dans des variations affectant l'état de méthylation de l'ADN ou le degré d'acétylation des histones, qui sont des protéines associées aux ADN dans la composition des chromosomes. Cet auteur indique aussi qu'un autre exemple d'héritabilité génétique serait celui de « l'empreinte génomique ». Alors que leur structure est la même, certains gènes sont exprimés ou non suivant qu'ils proviennent du père ou de la mère, cet état différentiel étant conservé à travers la division des cellules germinales et, ensuite, la fusion des gamètes. Cette dernière hypothèse serait intéressante à confronter au cas des parents sauvages des *D. rotundata* dans la mesure où on a vu que les deux sexes n'ont pas la même probabilité de transmettre leurs gènes et que la domestication peut modifier cette situation.

Les phénomènes épigénétiques permettraient d'expliquer pourquoi certaines des transformations, induites par les techniques de domestication, se conservent par reproduction végétative. Cette idée s'inscrit d'ailleurs dans une

dimension beaucoup plus générale. En effet, aujourd'hui la plupart des évolutionnistes s'accordent pour penser que l'adaptation (fine) des espèces s'est faite à l'aide de changements dans les gènes de régulation (GOUYON *et al.*, 1997).

Conclusions

C'est la première fois que les connaissances relatives à la domestication des ignames *D. rotundata* sont rassemblées et traitées dans une réflexion synthétique. Celle-ci a essayé de dégager une série d'hypothèses parmi lesquelles on pourra confronter des théories, élaborer des sujets de recherche et discuter des résultats. C'est en quelque sorte un paradigme dont on tirera des idées susceptibles d'orienter les investigations futures.

On voit l'écotypisme transformer les *D. praezensilis* en *D. abyssinica* et la domestication utiliser l'une et l'autre de ces ignames pour produire des *D. rotundata* que des migrations gamétiques et zygotiques renvoient vers leurs parents sauvages. Les trois ignames concernées doivent donc être considérées comme une même espèce. Compte tenu des règles internationales de nomenclature, cette espèce serait *D. rotundata* car sa diagnose remonte à 1813 au lieu de 1849 pour *D. praezensilis* et 1850 pour *D. abyssinica*. Ce classement nomenclatural, dû aux hasards de l'histoire, inverse le sens du système évolutif apparu dans notre étude.

De façon générale, il existe une carence manifeste dans la définition botanique du matériel végétal utilisé et produit par la domestication. Il est donc indispensable de clarifier et probablement de redéfinir la taxonomie des Dioscoracées africaines de la section *Enantiophyllum* en accordant une attention prioritaire à sa dimension dynamique. Pour agir efficacement dans ce sens,

il faut travailler à l'échelle des populations et dans une large diversité d'écosystèmes afin d'appréhender la variabilité de chacune des ignames actuellement considérées comme des espèces distinctes. Il serait aussi souhaitable d'élargir l'approche botanique de la section *Enantiophyllum* africaine en l'accompagnant d'une étude parallèle de la section *Asterotricha*, elle aussi endémique à l'Afrique, que plusieurs arguments indiquent phylétiquement proche de la première. A la charnière de ces deux sections se trouvent probablement des informations utiles pour comprendre la diversité actuelle des *Enantiophyllum* africaines. Enfin, pour dégager les grands axes de cette diversité, on aurait peut-être avantage à rechercher d'abord les lignées maternelles à l'aide de l'ADN mitochondrial. Ce premier dégrossissage du problème pourra ensuite être affiné par d'autres techniques. Ici, on doit se souvenir que les cultivars de *D. rotundata* sont souvent polyclonaux. Il faut donc bien connaître l'étendue de cette variabilité avant de vouloir la structurer et rechercher ses connexions avec les ignames sauvages. La mise au point d'un outil permettant de hiérarchiser les cultivars et leur diversité clonale, selon une échelle généalogique, serait aussi une avancée scientifique remarquable avec des applications pratiques évidentes. Des progrès dans les méthodes d'investigation restent donc à faire pour rendre l'étude génétique des ignames plus performante.

On soupçonne les *D. abyssinica* d'Afrique occidentale, et à une échelle géographique plus large la forme Dp2 de *D. praeheensis*, d'être des populations cultigènes (probablement génétiquement compatibles dans beaucoup de cas) stockant et faisant évoluer des combinaisons génétiques élaborées parfois par des siècles de manipulations humaines. Il faut regarder ces ensembles botaniques comme un patrimoine africain, voire mondial : les laisser disparaître serait une perte non seulement technique et culturelle mais aussi scientifique parce qu'ils participent à l'un des rares processus de domestication végétale encore observables aujourd'hui. Il est donc urgent de penser à la protection de ce capital. Pour cela, il faut mettre en œuvre des mesures conservatoires capables de maintenir la jachère de longue durée, la diversité génétique des *D. rotundata* et la pratique des techniques ancestrales d'agriculture. Le même souci de protection devrait s'appliquer aux « forêts sacrées » encore nombreuses en Afrique de l'Ouest mais souvent menacées. Ce sont des sanctuaires de biodiversité au sein desquels peuvent subsister les reliques des anciennes populations d'ignames sauvages ou même cultivées.

On constate l'existence de variantes régionales dans la technique de domestication, l'une particulière à l'aire de civilisation des *D. rotundata* et deux autres (Guinée, Cameroun) en bordure de cette zone. Chacun des deux derniers cas repose sur une observation unique demandant confirmation. Au delà de cette préoccupation, les travaux d'inventaire doivent être approfondis car des pratiques de domestication restent probablement ignorées de notre étude. D'un autre côté, il serait utile d'expérimenter les techniques déjà connues afin d'évaluer l'intérêt et la possibilité de les intégrer dans un processus moderne d'amélioration génétique.

On entrevoit que l'amélioration génétique des *D. rotundata* par voie sexuée est un défi difficile à surmonter. Si elles sont bien telles que l'étude les fait apparaître, ces ignames laissent peu de prise à une sélection classique *via* les recombinaisons entre cultivars. La stérilité des fleurs est probable chez les cultivars à une récolte. S'agissant des ignames à deux récoltes, on a vu que les cultivars agronomiquement performants échappent à la manipulation génétique parce que leur sexualité n'est plus fonctionnelle. De plus, chacun des quelques cultivars restés régulièrement florifères serait une sélection en cours dans le cadre de la domestication traditionnelle et, par définition, un produit imparfait. Il serait composé de clones diversement anciens, probablement inégaux sur le plan de la qualité agronomique et culinaire. Devant toutes ces difficultés, on comprend que l'agriculteur africain préfère se tourner vers les ignames sauvages. Ceci implique le fonctionnement effectif du processus de coévolution plusieurs fois évoqué dans notre étude. Ce phénomène serait au cœur du problème de la domestication. L'idée reste encore hypothétique mais on peut raisonnablement penser que son bien-fondé apparaîtra rapidement pour peu que soient poursuivies les recherches initiées sur le sujet.

On s'aperçoit qu'il faut probablement prendre en compte une dimension de la génétique dépassant la théorie mendélienne pour comprendre ce qu'est la domestication des ignames *D. rotundata*. L'aptitude à répondre aux techniques de domestication dépendrait bien du génome. En revanche, les caractères induits par la domestication et ensuite sélectionnés seraient contrôlés par le soma ramené et maintenu à l'état juvénile. Jusqu'à présent, cette double hypothèse fait défaut dans la conception des programmes d'amélioration génétique des ignames africaines. A la suite de ces réflexions, on propose diverses pistes susceptibles d'être explorées pour mettre au point une technique capable d'améliorer les ignames *D. rotundata* :

- d'une façon générale, il semble que toute opération dirigée vers la transformation génétique de ces ignames devrait être précédée du tri clonal des géniteurs. Faute de prendre cette précaution, on risque d'utiliser des génotypes surannés, inadaptés aux objectifs recherchés ;
- malgré le peu de résultats obtenus jusqu'à présent, la sélection par voie sexuée conserve de l'intérêt. Toutefois, deux conditions seraient nécessaires pour rendre la technique plus performante. D'abord, il faut disposer d'un plus large éventail de géniteurs. Ceci implique la récupération de la sexualité chez les cultivars l'ayant perdue ou encore le recensement et la disponibilité des cultivars sexuellement fonctionnels dispersés dans la zone de culture des ignames *D. rotundata*. Ensuite, la sélection par voie sexuée devrait être combinée avec les techniques traditionnelles de domestication, notamment l'utilisation de l'obstacle et la double récolte, qui ont montré leur utilité dans le tri et la transformation du matériel végétal sauvage ;
- l'introduction massive de cultivars étrangers, sexuellement fonctionnels, dans le cadre d'une agriculture locale, devrait modifier l'équilibre génétique des ignames *D. abyssinica* / *D. praeheensis* environnementales et fournir,

en retour, des innovations clonales *via* la domestication traditionnelle. La méthode est facile à mettre en œuvre mais ses résultats sont aléatoires et longs à obtenir ;

– si les caractères utiles pour l'agriculture sont contrôlés par le soma, on peut espérer obtenir leur transfert horizontal en combinant la greffe de tiges, pour autant que celle-ci soit généralisable, avec le recours aux inoculants bactériens ou éventuellement viraux. On aurait une alternative à la fusion des protoplastes expérimentée depuis plusieurs années pour rechercher l'hybridation somatique. Les deux techniques autoriseraient, en principe, des combinaisons intraspécifiques aujourd'hui souvent irréalisables puisque beaucoup de cultivars ne fleurissent plus ou seraient stériles. Elles permettent aussi d'envisager des recombinaisons interspécifiques entre *D. rotundata*, *D. alata*, *D. cayenensis* et encore d'autres espèces cultivées ou sauvages.

Pour terminer, on relèvera qu'en marge de notre étude sur la domestication, de nombreuses informations font ressortir divers aspects des ignames *D. rotundata* constituant autant de domaines ouverts à la recherche :

– les ignames sont, sans aucun doute, un atout majeur pour l'agriculture africaine. On voit apparaître un matériel végétal doté d'une richesse génétique remarquable et d'une vaste plasticité biologique. Pour le moment, une grande partie de ce capital reste peu connue. Il serait souhaitable d'inventorier de façon exhaustive la diversité des *D. rotundata* ouest-africaines. Simultanément, il conviendrait de compléter le recueil des savoir-faire paysans liés à l'utilisation de ces ressources génétiques et, en particulier, aux innovations techniques élaborées pour les adapter aux modifications des systèmes de culture et aux contraintes commerciales. Il existe vraisemblablement un registre étendu de compétences traditionnelles dont la recherche agronomique et le développement rural peuvent tirer profit ;

– les propriétés médicinales des ignames africaines ont été plusieurs fois évoquées au cours de notre travail. Ce sujet, encore peu exploré, fait l'objet de recherches scientifiques approfondies en Amérique latine et surtout en Asie, particulièrement en Chine et au Japon, avec déjà des retombées pratiques. A priori, l'Afrique détient potentiellement une même richesse. Son exploitation devrait être favorisée par l'amélioration des connaissances relatives aux ignames ;

– les *D. rotundata*, comme les *D. cayenensis*, sont profondément enracinées dans l'univers culturel des populations rurales africaines. Le contenu de cet environnement sociologique devrait être recueilli rapidement car son érosion, aujourd'hui en cours, risque de faire disparaître un savoir traditionnel très ancien. En particulier, les ignames cultivées sont d'excellents marqueurs des migrations humaines ; à ce titre, leur histoire ne peut qu'être utile aux ethnobotanistes et plus largement aux spécialistes des sciences humaines intéressés par l'Afrique subsaharienne.

Glossaire des termes techniques

La majeure partie des définitions provient du *Dictionnaire de Génétique*, édité sous la direction de J.-C. SOURNIA (1991).

Biodiversité. Contraction de *biological diversity* opérée par le National Research Council (Nrc) à la suite de son premier forum sur le sujet organisé à Washington en 1986. La biodiversité est toute la diversité du vivant considérée à trois niveaux : les écosystèmes, les espèces composant les écosystèmes et, enfin, les gènes existant dans chaque espèce.

Biotope. Zone minimale dans laquelle une espèce trouve les conditions de milieu qui lui sont nécessaires. Par extension, ensemble des facteurs physiques et, chimiques caractérisant un écosystème.

Boulage. Morphogenèse particulière affectant le tubercule d'igname au cours d'une conservation combinant obscurité et forte humidité ambiante. Il y a prolifération du tissu parenchymateux adjacent à l'un des bourgeons dormants, situé à l'écart des bourgeons apicaux. Un tubercule fils se développe à partir du tubercule mère en court-circuitant la phase végétative. Le phénomène est répétitif. Il a longtemps été exploité par les paysans bariba du Bénin pour conserver durablement le cultivar Boni Ouré (deux ans et davantage, disent-ils) mais ceci, bien sûr, au prix de pertes pondérales très élevées.

Clone. Ensemble des individus, génétiquement identiques, dérivant d'un embryon sexué par reproduction asexuée.

Climax. Groupement végétal en équilibre avec le climat général. L'ensemble des groupements se succédant jusqu'à l'établissement du climax constitue une série pouvant être progressive (recrû de jachère) ou régressive comme la savanisation de la forêt (définition SCHNELL, 1971).

Chimiotype. Cultivar distinct par un caractère chimique. La concentration en polyphénols est le principal critère chimiotypique séparant les *D. rotundata*.

Codon. Triplet de nucléotides codant pour un acide aminé.

Cossette d'igname. La transformation en cossettes est une technique de conservation des ignames. Elle consiste à précuire 30 minutes dans de l'eau à température inférieure à 70 °C des tubercules entiers ou en morceaux, après épluchage, et à les sécher naturellement au soleil. En partant de 100 kilogrammes de tubercules frais, on obtient 25 à 35 kilogrammes de cossettes à environ 12 % d'humidité. Les variétés les plus utilisées pour cette transformation sont les *D. rotundata* à une récolte de type kokoro. Une fois sèches, les cossettes deviennent très dures et peuvent se conserver longtemps, une année voire davantage, si elles sont protégées des charançons. Elles doivent être réduites en farine avant préparation finale sous forme de pâte (amala) ou de couscous (wassa-wassa).

Cultigène. Terme présent dans la littérature scientifique sous forme substantive ou adjective. Nous n'avons pu découvrir son origine. Il apparaît chez BURKILL en 1939 et chez MIÈGE en 1952. Il est ensuite repris par différents auteurs de publications consacrées aux ignames. De façon large, il s'applique aux ignames sauvages phénotypiquement modifiées à la suite de leur transfert dans l'agriculture. Nous étendons l'idée de cultigène aux populations d'ignames sauvages dont l'homme rompt l'équilibre naturel, soit en favorisant les génotypes lui étant utiles, soit en développant une agriculture génératrice de flux géniques capables de « reformater » la diversité génétique de ces populations.

Cultivar. Ensemble formé de divers génotypes d'une même espèce résultant d'une sélection massale dans le cadre d'une agriculture traditionnelle. Cette définition implique le caractère polyclonal du cultivar, ce qui serait la situation quasi générale chez *D. rotundata*.

Diœcie. Etat d'une espèce végétale dont les individus sont unisexués.

Ecotone. Espace de transition entre deux écosystèmes différents. C'est le cas de l'interface forêt - savane.

Ecosystème. Le complexe dynamique formé de communautés de plantes, d'animaux, de microorganismes et de leur environnement non vivant qui, par leur interaction, forment une unité fonctionnelle.

Ecotype. Ensemble d'individus d'une même espèce occupant un même biotope et dont l'adaptation résulte de la sélection par ce milieu.

Épigénétique. Caractérise les changements des états de transcription des gènes, qui sont héréditaires au cours des divisions cellulaires mais n'impliquant aucun changement de la séquence d'ADN. Ces caractères sont en général réversibles (reprogrammables) selon le type cellulaire et sont portés par des modifications dites épigénétiques. Une des modifications les plus connues est la méthylation de l'ADN (adjonction d'un groupement méthyle) qui se traduit souvent par l'inhibition de l'expression d'un gène. On parle de silençage (*silencing* en anglais).

Équilibre homéostatique. Normalisation génétique de la population. Dans les conditions de milieu constantes, tous les gènes sont stabilisés à des fréquences d'équilibre reflétant leur contribution respective à la valeur adaptative globale. Chez les populations d'ignames sauvages fournissant les *D. rotundata*, l'équilibre homéostatique peut être rompu par un changement climatique durable mais aussi par des perturbations anthropiques comme la réduction de la population ou la modification des flux géniques venant de l'agriculture, sous l'influence d'une contrainte (déficit de la fertilité, exigences commerciales) réduisant la diversité du matériel végétal cultivé.

Espèce. Ensembles d'individus dont la fécondation réciproque fournit des graines fertiles donnant des descendances semblables aux parents et interfécondes tout en conservant leur stabilité morphologique. Une telle définition ne correspond guère à *D. rotundata*. Sa stabilité morphologique n'est pas maintenue par la reproduction sexuée. De plus, elle possède une composante probablement stérile (les ignames à une récolte) et de nombreux cultivars plus ou moins privés de sexualité.

Forêt sacrée. Espace de végétation naturelle maintenu depuis un passé souvent ancien pour les pratiques rituelles.

Gène. Séquence nucléotidique constituant une unité d'information génétique et pouvant déterminer l'expression d'un caractère de façon directe par un gène de structure de façon indirecte par un gène de régulation. Cette définition doit être nuancée. Plusieurs gènes peuvent contribuer à l'expression d'un caractère, un même gène peut contribuer à l'expression de plusieurs caractères. De façon plus générale, la définition du gène est aujourd'hui encore un sujet de controverse.

Gène de régulation. Gène dont le produit est une protéine régulatrice contrôlant l'expression des gènes de structure.

Gène de structure. Gène dont le produit est selon les cas un ARN, un ARNt, un ARNr, une protéine de structure ou une enzyme.

Génome. Ensemble des gènes présents dans un virus, un organite, un organisme unicellulaire ou dans les cellules d'un organisme pluricellulaire, qui programme et commande sa structure, son fonctionnement et son développement.

Génotype. Au sein d'un génome, ensemble des gènes d'un individu révélés par une analyse génétique ou moléculaire qu'ils s'expriment ou non.

Géophyte. Plante à organes pérennants souterrains (rhizomes, bulbes, tubercules).

Haplotype. Profil génétique de l'ADN chloroplastique. Les individus ayant un haplotype commun appartiennent à une même espèce.

Hétérochronie. Altération de la chronologie et de la vitesse de développement modifiant les descendants d'une espèce ancestrale. Ces altérations sont le résultat de processus génétiques commandant le développement.

Hétérodimère. Molécule résultant de la combinaison de deux molécules différentes.

Homodimère. Molécule résultant de la combinaison de deux molécules semblables.

Homogamie. Mode de reproduction sexuée selon lequel les individus d'une population ne s'accouplent pas au hasard mais en fonction de certaines ressemblances phénotypiques.

Hypomorphose. Avancement de la maturité sexuelle arrêtant la croissance d'un individu et tronquant son développement à une étape plus ou moins juvénile.

Microévolution. Au sein d'une espèce, ensemble de changements graduels survenant au cours du temps et aboutissant à une meilleure adaptation de l'individu à son environnement.

Monœcie. Etat d'une espèce végétale dont les individus sont bisexués à fleurs unisexuées.

Morphotype ou morphovar. Cultivar ou variété pourvu de caractéristiques morphologiques distinctives particulières.

Mutation. Modification spontanée ou provoquée, le plus souvent héréditaire, du génome, d'une cellule ou d'un organisme.

Mutation allélique. (Anciennement mutation génique.) Mutation qui, affectant une base ou un nombre limité de bases à un locus donné, crée un allèle mutant.

Mutation chromosomique. Mutation affectant soit la structure d'un ou plusieurs chromosomes, soit le nombre de chromosomes, soit à la fois la structure et le nombre de chromosomes.

Panmixie. Mode de reproduction sexuée selon lequel chaque individu d'une population a une égale probabilité de croiser avec n'importe quel individu de sexe opposé appartenant à la même population.

Paradigme. Renouvellement théorique majeur provenant d'un changement en profondeur de la vision d'un chercheur ou d'une communauté de chercheurs

qui regarde les faits d'une manière fondamentalement différente de celle de leurs prédécesseurs (définition COPPENS et PICQ, 2001).

Parthénocarpie. Processus au cours duquel un fruit se développe sans contenir de graines ou contenant des graines dépourvues d'embryons.

Pauciflorie. Diminution de la floraison consécutive à l'atrophie de l'inflorescence ou à la raréfaction des boutons floraux. Les deux situations existent chez les ignames *D. rotundata*.

Phénotype. Ensemble des caractères visibles résultant de l'expression du génotype dans un environnement donné.

Plateau du tubercule. Masse lignifiée surmontant le tubercule chez *D. cayennensis* et la plupart des espèces sauvages, de la section Enantiophyllum, dotées d'un appareil végétatif pluriannuel ou pérenne. L'organe renferme le complexe nodal, siège de la germination. Chez *D. praezensilis*, *D. abyssinica* et *D. rotundata*, le plateau est réduit à un pré-tubercule (parfois appelé corne) ou absent, le complexe nodal se trouve rejeté dans la tête du tubercule.

Progenèse. Voir hypomorphose.

Tropophyte. Plante subissant au cours de l'année l'alternance d'un milieu humide et d'un milieu sec. C'est le cas général de la végétation de savane.

Variabilité génétique. Estimation de la diversité génétique au sein d'une population ou d'un échantillon à l'aide des méthodes de génétique quantitative, par estimation des moyennes, variances, covariances, etc.

Variante. Individu qui présente des caractères différents de ceux de la majorité de la population à laquelle il appartient. Chez les *D. rotundata*, le variant peut apporter un avantage suffisant pour supplanter sa population d'origine.

Variété. En taxinomie, subdivision de l'espèce. Elle est considérée comme ne différant de l'espèce type que par un petit nombre de caractères nettement tranchés et exclusifs de ceux existant chez l'espèce type. Chez *D. rotundata*, la variété (comme le cultivar) n'est pas une population naturelle se reproduisant par voie sexuée. C'est le plus souvent un mélange de clones correspondant à un même phénotype et reproduit par voie végétative.

Végéculture. Système de culture reposant sur les plantes à racines et tubercules, multipliées par voie végétative et sans travail important du sol. Ces systèmes sont généralement associés à des productions pérennes dans des arrangements étagés complexes. Le jardin mélanésien ou créole en constitue l'archétype.

Bibliographie

- ABRAHAM K. A., GOPINATHAN-NAIR P., 1991. Polyploidy and sterility in relation to sex in *Dioscorea alata* L. (*Dioscoreaceae*). *Genetica* 83 (2) : 93-97.
- ADOUKONOU H., 2001. Gestion paysanne de la diversité génétique du complexe *Dioscorea cayenensis* - *rotundata* au centre du Bénin. Mémoire de Dea, université de Lomé, Togo, 56 p + annexes.
- AKISSOÉ N., HOUNHOUGAN J., MESTRES C., NAGO M., 2003. How blanching and drying affect the colour and fonctionnal characteristic of yam (*Dioscorea cayenensis* - *rotundata*) flour. *Food Chemistry* 82 (2) : 257-264.
- AKORODA M. O., CHHEDA H. R., 1983. Agro-botanical and species relationships of Guinea yams. *Tropical Agriculture* 60 (4) : 242-248.
- AKORODA M. O., 1985. Pollinisation management for controlled hybridation of white yam. *Scientia Horticulturae* 25 : 201-209.
- ALLANO L., CLAMENS A., 2000. L'évolution. Des faits aux mécanismes. Collection Sciences de la Vie et de la Terre. Editions Ellipses, Paris, France, 160 p.
- ALLOMASSO T., 2001. Conservation des ressources génétiques forestières du département de l'Atlantique : stratégies de conservation de l'igname sauvage *Dioscorea praehensilis* Benth dans les forêts sacrées et étude de sa domestication. Mémoire de Dess, Université nationale du Bénin, faculté des sciences agronomiques, Cotonou, Bénin, 88 p.

- ARNOUX M., BLAYAC H., CLAPARÈDE L., 1996. Influence des facteurs du milieu sur l'expression de la sexualité du chanvre monoïque (*Cannabis sativa* L.). Action de la nutrition azotée. Annales de l'amélioration des plantes 16 (2) : 123-134.
- ASSOGBA C. R., 1993. Rituels de l'igname et altérité en Afrique de l'Ouest. Pour une théorie de la contracculturation. Thèse de doctorat, faculté des lettres, arts et sciences humaines, Université nationale de Côte d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire, 448 p.
- ATLAN A., GOUYON P. H., 1994. Les conflits intra-génomiques. Médecine Science 10 (3) : I-IX.
- ATLAN H., 1999. La fin du « tout génétique ». Collection Sciences en questions, Inra éditions, Versailles, France, 87 p.
- AYENSU E. S., 1972. Dioscoreales. In C. R. METCALFE Anatomy of the Monocotyledons, vol. 6. Clarendon Press, Oxford, UK.
- AYENSU E. S., COURSEY D. G., 1973. Guinea yams. The botany, ethnobotany, use and possible future of yams in West Africa. Economic Botany 26 (4) : 301-318.
- BACO M. N., 2000. La domestication des ignames sauvages dans la sous-préfecture de Sinende : savoirs locaux et pratiques endogènes d'amélioration génétique des *Dioscorea abyssinica* Hochst. Thèse d'ingénieur agronome, Université nationale du Bénin, faculté des sciences agronomiques, Cotonou, Bénin, 170 p.
- BAHUCHET S., 1982. Une société de chasseurs-cueilleurs et son milieu de vie : les Pygmées Aka de la forêt centrafricaine. Thèse, Institut des hautes études en sciences sociales, Paris, France, 616 p.
- BAHUCHET S., MCKEY D., GARINE I., 1991. Wild yams revisited. Is independence from agriculture possible for rain forest hunter-gatherers ? Human Ecology 19 (1) : 213-243.
- BAKER J. G., 1898. *Dioscoreaceae*. Flora of tropical Africa. W. T. Thiselton-Dyer, Lovell Reeve and Co, London, UK, 7 (3) : 414-421.
- BAQUAR S. R., 1980. Chromosome behaviour in Nigerian yams (*Dioscorea*). Genetica 54 : 1-9.
- BARALE G., LEMOIGNE Y., 2000. L'évolution de la flore. Pour la science (dossier La valse des espèces) 28 : 36-41.
- BINDER E., 1972. La génétique des populations. Collection Que sais-je ? Presses universitaires de France, Paris, France, n° 1 283, 126 p.
- BIO BIGOU L. B., 1994. Les origines du peuple Baatonou « Bariba », la société politique Wassangari et la question du trône de Nikki des origines à nos jours. Département de géographie, Université nationale du Bénin, Cotonou, Bénin, 36 p.

- BISSON P., 1989. Etude comparative des filières coton, riz, arachide et igname en savane ivoirienne. In M. GRIFFON Economie des filières en régions chaudes, formation des prix et échanges agricoles. Séminaire d'économie et de sociologie rurale des régions chaudes 10, 11-15 septembre 1989, Montpellier, France, 137 p. Cirad, Montpellier, France. Isbn 2-87614-041-1.
- BRICAS N., VERNIER P., ATEGBO E., HOUNHOUIGAN J., N'KPENU K. E., ORKWOR G. C., 1997. Le développement de la filière cossettes d'ignames en Afrique de l'Ouest. Cahiers de la Recherche Développement 44 : 100-114.
- BRICAS N., HOUNHOUIGAN J., 2000. Deux projets de recherche-développement. Bulletin du réseau TPA (Technologie et partenariat en agroalimentaire), dossier La transformation de l'igname, Gret, Paris, France, 18 : 14-15. <http://www.gret.org/tpa/bulletins/listebulletins.htm>
- BRICAS N., EL MOUSSAHOUI N., KAYODÉ P., NINDJIN C., ORKWOR G., HOUNHOUIGAN J., 2003. La consommation et les critères de qualité des ignames dans les villes du Bénin, de la Côte d'Ivoire et du Nigeria. Communication au séminaire international Inco Post-récolte et consommation des ignames, Cotonou, Bénin, 17-19 juin 2003.
- BRUNET M., PICQ P., 2001. La grande expansion des Australopithèques. Des hominidés aux marges des forêts africaines. In Y. COPPENS et P. PICQ Aux origines de l'humanité, volume 1 De l'apparition de la vie à l'homme moderne, 652 p. Editions Fayard, Paris, France.
- BURKILL I. H., 1918. Some cultivated yams from Africa and elsewhere. Gdns' Bull. Straits Settl. 2 : 86-93.
- BURKILL I. H., 1939. Notes on the genus *Dioscorea* in the Belgian Congo. Bull. Jard. Bot. Etat (Bruxelles) 15 (4) : 345-392.
- BURKILL I. H., PERRIER DE LA BATHIE H., 1950. *Dioscoreaceae* dans la flore de Madagascar et des Comores. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France, 78 p.
- BURKILL I. H., 1960. The organography and the evolution of the *Dioscoreaceae*, the family of the yams. Botanical Journal of the Linnean Society (London) 56 (367) : 319-420.
- BURKILL H. M., 1985. The useful plants of west tropical Africa. Vol. 1 Families A-D, xvi + 960 p. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. (Section *Dioscoreacea*. p. 654-670.)
- CAILLIÉ R., 1932. Voyage de René Caillié à Tombouctou et à travers l'Afrique (1824-1928). Publié par Jacques Boulenger, Plon, Paris, France, in-12 broché, XXIII-239 p.
- CAMARA F., 2001. Structuration de la diversité génétique des cultivars d'ignames *Dioscorea cayenensis* - *rotundata* de la Haute Guinée. Analyse de la variabilité intravariétale par cytométrie en flux et Aflp. Agro.M, université Montpellier II, Montpellier, France, 14 p.

CHAÏR H., AGBANGLA C., MARCHAND J. L., DAÏNOU O., NOYER J. L., 2005. Use of cpSSRs for the characterisation of yam phylogeny in Benin. *Genome (sous presse : doi 10.1139/G05-018)*.

CHALINE J., 1999. Les horloges du vivant. Un nouveau stade de la théorie de l'évolution. Collection Sciences, éditions Hachette Littératures, Paris, France, 236 p.

CHEVALIER A., 1920. Exploration botanique de l'Afrique occidentale française. Tome 1. Editions Lechevallier, Paris, France, p. 639-643.

CHEVALIER A., 1936. Contribution à l'étude de quelques espèces africaines du genre *Dioscorea*. Bulletin du Muséum d'histoire naturelle, Paris, France, 2^e série 8 (6) : 520-551.

CHEVALIER A., 1949. Sur une igname sauvage de l'Ouest africain à tubercules comestibles. *Revue de Botanique Appliquée*, p. 26-31.

CHIKWENDU V. E., OKEZIE C. E. A., 1989. Factors responsible for the ennoblement of african yams: inferences from experiments in yam domestication. Foraging and farming : the evolution of plant exploitation. In D. R. HARRIS and G. C. HILLMAN World archeological congress, Southampton, England, September 1986. Academic division of Unwin Hyman Ltd, London, UK, p. 344-357.

CHILAKA F. C., EZE S., ANYADIEGWU C., UVERE O., 2002. Browning in processed yams : Peroxidase or polyphenol oxidase ? Department of Biochemistry, University of Nsukka, Nigeria, *Journal of Food and Agriculture* 82 (8) : 899-903.

COPPENS Y., PICQ P., 2001. Aux origines de l'humanité. Volume 1 : De l'apparition de la vie à l'homme moderne, 652 p. Volume 2 : Le propre de l'homme, 576 p. Editions Fayard, Paris, France.

CONLAN R. S., GRIFFITHS L. A., NAPIER J. A., SHEWRY P. R., MANTELL S., AINSWORTH C., 1995. Isolation and characterisation of cDNA clones representing the genes encoding the major tuber storage protein (dioscorin) of yam (*Dioscorea cayenensis* Lam.). *Plant Molecular Biology* 28 (3) : 369-380.

COURSEY D. G., 1967. Yams. An account of the Nature, Origins, Cultivation and Utilisation of the Useful Members of the *Dioscoreaceae*. Tropical Agricultural Series, Longmans, Green and Co. Ltd, London, UK, 230 p.

COURSEY D. G., 1976. The origins and domestication of yams in Africa. In J. R. HARLAN, J. M. J. DE WET and A. B. L. STEMLER The Origins of African Plant Domestication, 498 p. Mouton Press, The Hague, Netherlands, p. 383-408.

DAÏNOU O., AGBANGLA C., BERTHAUD J., TOSTAIN S., 2002. Le nombre chromosomique de base des espèces de *Dioscorea* constituant la section *Enantiophyllum* pourrait être égal à $X = 20$. Quelques preuves. *Annales des sciences agronomiques du Bénin* 3 (2), numéro spécial.

DANSI A., 1995. Caractérisation des principaux cultivars du complexe *Dioscorea cayenensis* - *Dioscorea rotundata* du nord-est du Bénin. Mémoire de Dea, Université nationale de Côte d'Ivoire, Abidjan, 53 p.

DANSI A., MIGNOUNA H. D., ZOUNDJIHÉKPON J., SANGARE A., ASIEDU R., QUIN F. M., 1999. Morphological diversity, cultivar groups and possible descent in the cultivated yams *Dioscorea cayenensis* - *rotundata* complex in Benin Republic. Genetic Resources and Crop Evolution 46 : 371-388.

DANSI A., MIGNOUNA H. D., ZOUNDJIHÉKPON J., SANGARE A., AHOUSSOU N., ASIEDU R., 2000a. Identification of some Benin Republic's Guinea yam (*Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata*) cultivars using Randomly Amplified Polymorphic DNA. Genetic ressources and Crop Evolution 47 : 619-625.

DANSI A., MIGNOUNA H. D., ZOUNDJIHÉKPON J., SANGARE A., ASIEDU R., AHOUSSOU N., 2000b. Using Isozyme Polymorphism for Identifying and Assessing Genetic Variation in Cultivated Yam (*Dioscorea cayenensis* - *Dioscorea rotundata* complex) of Benin Republic. Genetic ressources and Crop Evolution 47 : 371-383.

DANSI A., PILLAY M., MIGNOUNA H. D., DAÏNOU O., MONDEIL F., MOUTAÏROU K., 2000c. Ploidy level of the cultivated yams (*Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata* complex) from Benin Republic as determined by chromosome counting and flow cytometry. African Crop Science Journal (Uganda) 8 (4) : 335-364.

DANSI A., MIGNOUNA H. D., PILLAY M., ZOK S., 2001. Ploidy variation in the cultivated yams (*Dioscorea cayenensis* - *Dioscorea rotundata* complex) from Cameroon as determined by flow cytometry. Euphytica 119 : 301-307.

DEGRAS L., ARNOLIN R., POITOUT A., SUARD C., 1977. Quelques aspects de la biologie des ignames (*Dioscorea* spp.). Les ignames et leur culture. Annales de l'amélioration des plantes 27 (1) : 1-23.

DEGRAS L., 1986. L'igname : plante à tubercule tropicale. Collection Techniques agricoles et productions tropicales, Maisonneuve et Larose et Acct, Paris, France, 408 p.

DOUMBIA S., 1998. Les déterminants agro-écologiques et socio-économiques de la production et de l'offre en igname en Côte-d'Ivoire. In Proceedings of the 12th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops-Africa Branch (Istrc-Ab), Lilongwe, Malawi, 22-28 octobre 1995, 596 p. Iita, Istrc-Ab, Ibadan, Nigeria, p. 430-434.

DOUMBIA S., TSHIUNZA M., TOLLENS E., STESENS J., 2004. Rapid spread of the Florido yam variety (*Dioscorea alata*). Introduced for the wrong reasons and still a success. Outlook on Agriculture 33 (1) : 49-54.

DOUNIAS E., 1996. Sauvage ou cultivé ? La paraculture des ignames sauvages par les pygmées baka du Cameroun. In C. M. HLADIK, A. HLADIK, H. PAGEZY, O. F. LINARES, G. J. A. KOPPERT et A. FROMENT L'alimentation en forêt tropicale :

interactions bioculturelles et perspectives de développement, 1 406 p. Editions de l'Unesco, Paris, France, p. 939-960. Isbn 92-3-203381-X.

DOUNIAS E., 2001. The management of wild yams tubers by the Baka pygmées in Southern Cameroon. African Study Monographs 26 : 135-156.

DUMONT R., 1971. L'igname au Nord Dahomey. 59 p. dactylographiées, Irat ; Cirad, Montpellier, France.

DUMONT R., 1977. Etude morpho-botanique des ignames *Dioscorea rotundata* et *Dioscorea cayenensis* cultivées au Nord-Bénin. L'Agronomie Tropicale 32 (3) : 225-241.

DUMONT R., 1980. Synthèse des études sur les tubercules de Haute-Volta. Inera, Burkina Faso ; Cirad, Montpellier, France, 87 pages dactylographiées.

DUMONT R., 1982. Ignames spontanées et cultivées au Bénin et en Haute-Volta. In J. MIÈGE and S. N. LYONGA Yams / Ignames Compte rendu de la Conférence internationale sur l'igname, International Foundation for Science (Ifs), Buéa, Cameroun, 2-6 October 1978, 441 p. Clarendon Press, Oxford, UK, p. 31-36.

DUMONT R., 1988. Les stratégies de multiplication chez les ignames sauvages ouest-africaines. In L. DEGRAS (éditeur) Proceedings 7th Symposium Istrc, Gosier, Guadeloupe, France, 1-6 juillet 1985. Inra, Versailles, France, p. 225-236.

DUMONT R., HAMON P., 1985. Une forme originale parmi les dioscoréacées cultivées en Afrique de l'Ouest. L'igname de Pilimpikou. Document Cirad-Irat ; Cirad, Montpellier, France, 6 p. dactylographiées.

DUMONT R., 1993. Les ignames de Guinée. Aspects botaniques et techniques. Rapport de mission. Document Cirad, IISDA-LITA ; Cirad, Montpellier, France, 23 p. dactylographiées.

DUMONT R., HAMON P., SEIGNOBOS C., 1994. Les ignames du Cameroun. Collection Repères, Cirad, Montpellier, France, 80 p.

DUMONT R., 1994. Conservation et évaluation des ressources génétiques à la station Idessa de Bouaké (Côte d'Ivoire). Cirad, Montpellier, France, 4 p. + annexes dactylographiées.

DUMONT R., 1995. Résultats d'une enquête conduite sur l'utilisation des cossettes d'ignames dans l'alimentation des populations de Cotonou (Bénin). Document Cirad LITA, Cirad, Montpellier, France, 8 p. dactylographiées.

DUMONT R., 1997. La production d'ignames dans un village bariba du Bénin septentrional. Cahiers de la Recherche Développement 43 : 35-51.

DUMONT R., VERNIER P., 1997a. La domestication des ignames (*D. cayenensis-rotundata*) chez l'ethnie bariba au Bénin. In Rencontre internationale, gestion des ressources génétiques des plantes en Afrique des savanes, 24-28 février

1997, Bamako, Mali, 1er, Brg, Solagral, 352 p. 1er, Sikasso, Mali ; Brg, Paris, France ; Solagral, Nogent-sur-Marne, France, p. 47-54.

DUMONT R., VERNIER P., 1997b. L'igname en Afrique : des solutions transférables pour le développement. Cahiers de la Recherche Développement 44 : 115-120.

DUMONT R., VERNIER P., 2000. Domestication of yams (*Dioscorea cayenensis - rotundata*) within the Bariba ethnic group in Benin. Outlook in Agriculture 29 (2) : 137-142.

DUMONT R., KOUAKOU A.M., (à paraître). Influence de la densité de plantation et de la fertilisation chimique sur la production commerciale et semencière des ignames *Dioscorea rotundata* Poir. à deux récoltes cultivées dans la zone de savane de Côte d'Ivoire. Document en attente de publication.

DURAND T., DURAND H., 1909. Syll. Fl. Congol., p. 568-561.

EDEOGA H. O., OKOLI B. E., 2001. Mid-rib anatomy and systematics in *Dioscorea* L. (*Dioscoreaceae*). Journal of Economic and Taxonomy Botany, Additional Serie 19 : 191-195.

ESSAD S., 1984. Variation géographique des nombres chromosomiques de base et polyploïdie dans le genre *Dioscorea*, à propos du dénombrement des espèces *transversa* Brown, *pilosiuscula* Bert et *trifida* L. Agronomie 4 : 611-617.

FAOSTAT, 2003. Site Internet statistique de la FAO : <http://apps.fao.org>. Consulté le 4 avril 2005.

FAUTRET A., 1985. Callogénèse et néoformation chez deux espèces d'ignames comestibles : *Dioscorea alata* et *D. trifida*. Thèse, université de Montpellier II, Montpellier, France, 163 p.

GAMIETTE F., BAKRY F., ANO G., 1999. Ploidy determination of some yam species (*Dioscorea* spp.) by flow cytometry and conventional chromosomes counting. Genetic Resources and Crop Evolution 46 : 19-27.

GEBRE MARIAM T., SCHMIDT P. C., 1996. The use of a starch obtained from *Dioscorea abyssinica* in tablet formulations. I. The native starch as a binder and disintegrant. Pharmazeutische Industrie 58 : 167-172.

GENETIC RESOURCE ACTION INTERNATIONAL (GRAIN), 2002. Les brevets et la diversité biologique africaine. Grain, Barcelone, Espagne, Semences de la biodiversité n° 10.

GHARTEY A.B., 1994. Export of yams from Ghana. Report to the Post-Harvest Project. Mofa, Ministry of Food and Agriculture, Gtz Technical Cooperation, Accra, Ghana, 55 p.

GOUDOU-URBINO C., KONATE G., QUIOT J. B., DUBERN J., 1996. Etiology and ecology of a yam mosaic disease in Burkina Faso. Tropical Science 36 (1) : 34-40.

GOULD S. J., HALL B. K., 1999. In J. CHALINE Les horloges du vivant. Un nouveau stade de la théorie de l'évolution, 236 p. Editions Hachette Littératures, Paris, France.

GOUYON P. H., HENRY J. P., ARNOULD J., 1997. Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution. Collection Regards sur la science, éditions Belin, Paris, France, 336 p.

HALLÉ F., 1999. Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie. Editions du Seuil, Paris, France, 329 p.

HAMON P., 1987. Structure, origine génétique des ignames cultivées du complexe *Dioscorea cayenensis* - *rotundata* et domestication des ignames en Afrique de l'Ouest. Thèse, université Paris XI, Orsay, France, 247 p.

HAMON P., BRIZARD J. P., ZOUNDJIHÈPON J., DUPERRAY C., BORGEL A., 1992. Etude des index d'ADN de huit espèces d'ignames (*Dioscorea* sp.) par cytométrie en flux. Canadian Journal of Botany 70 (5) : 996-1 000.

HAMON P., DUMONT R., ZOUNDJIHÈPON J., TIO-TOURÉ B., HAMON S., 1995. Les ignames sauvages d'Afrique de l'Ouest. Collection Didactiques, éditions de l'Orstom, Ird, Bondy, France, 84 p.

HAMON P., TIO-TOURÉ B., 1982. Etude du polymorphisme enzymatique par électrophorèse sur gel d'amidon de quelques populations d'ignames spontanées et cultivées de Côte d'Ivoire. Annales de l'université d'Abidjan, Côte d'Ivoire, Série C (Sciences) 18 : 99-112.

HARTMANN C., JOSEPH C. MILLET B., 1998. Age chronologique, âge physiologique et activités rythmiques. Biologie et physiologie de la plante. Collection Fac/Sciences, éditions Nathan, Paris, France, 224 p. Isbn 2-02-190939-4.

HILDEBRAND E. A., 2003. Motives and opportunities for domestication and ethnoarchaeological study in southwest Ethiopia. Journal of Anthropological Archaeology 22 : 358-375.

HLADIK A., BAHUCHET S., DUCATILLON C., HLADIK C. M., 1984. Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique centrale. Revue d'Ecologie la Terre et la Vie (Paris, France) 39 : 249-290.

HLADIK A., DOUNIAS E., 1996. Les ignames spontanées des forêts denses africaines, plantes à tubercules comestibles. L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement. In C. M. HLADIK, A. HLADIK, H. PAGEZY, O. F. LINARES, G. J. A. KOPPERT et A. FROMENT L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement, 1 406 p. Editions de l'Unesco, Paris, France, p. 275-294. Isbn 92-3-203381-X.

HLADIK C. M., 1985. In Chapitre 21, discussions. In COPPENS Y. et al. (collectif) L'environnement des Hominidés au plio-pleistocène, 468 p. Fondation Singer-Polignac, Editions Masson, Paris, France, p. 447-452.

HUTCHINSON J. DALZIEL J. M., 1931. Flora of West tropical Africa. Vol. II : p. 373-382. Crown Agents, London.

IDESSA, 1986. Institut des savanes. Centre de recherche sur les cultures vivrières. Rapport d'activité du programme ignames, campagne 1986. Bouaké, Côte d'Ivoire.

INRAB, 1996. Synthèse des rendements enregistrés sur la collection d'ignames de 1982 à 1995. Institut de la recherche agronomique du Bénin, station d'Ina (document non publié).

IGUÉ J., 1985. Rente pétrolière et commerce des produits agricoles à la périphérie du Nigeria : les cas du Bénin et du Niger. Inra / Esr-Lei, Montpellier, France, 103 p.

IWU M. M., OKUNJI C. O., AKAH P., TEMPESTA M. S., CORLEY D., 1990. Dioscoretane : the hypoglycemic principle of *Dioscorea dumetorum*. *Planta Medica* 56 : 119-121.

JACQUES-FÉLIX H., 1947. Ignames sauvages et cultivées du Cameroun. *Revue de Botanique Appliquée* 27 (293-294) : 119-133.

JAEGER J. J., 2001. La terre avant les hommes. In Y. COPPENS et P. PICQ Aux origines de l'humanité, volume 1 De l'apparition de la vie à l'homme moderne, 652 p. Editions Fayard, Paris, France, p. 25-71.

KASSAMADA K., 1992. Contribution à la caractérisation morphologique des cultivars du complexe *Dioscorea cayenensis - rotundata*. Mémoire, Université du Bénin ; Ecole supérieure d'agronomie, Lomé, Togo, 111 p.

KAYODÉ A., HOÛNHOUGAN J., MESTRE C., AKISSOE N., MEOT J., 2005. Influence de différentes conditions de pré-cuisson sur la qualité des farines et pâtes de cossettes d'igname (*Dioscorea cayenensis - rotundata*). *Annales des sciences agronomiques du Bénin*, (sous presse).

KLU G. Y. P., 1993. Induced dwarf-type mutant of yam *Dioscorea rotundata* Poir. *Tropical Agriculture* 70 (3) : 289-290.

KUPZOW A. J., 1980. Theoretical basis of the plant domestication. *Theoretical and Applied Genetics* 57 (2) : 65-74.

LAWTON J. R. S., LAWTON J. R., 1967. The morphology of the dormant embryo and young seedling of five species *Dioscorea* from Nigeria. *Proc. Linn. Soc.* 178 (2) : 153-159.

LÉZINE A. M., 2000. L'épisode froid du Dryas. Pour la science, édition française de *Scientific American*, dossier hors-série La valse des espèces, p. 128-131.

LI P., JOHNSTON M. O., 2000. Heterochrony in plant evolution studies through the twentieth century. *Botanical Review* 66 (1) : 57-88.

LOMBARD J., 1965. Structures de type féodal en Afrique Noire, études des dynamismes internes et des relations sociales chez les Baribas du Dahomey. Editions Mouton, Paris, France.

LYONGA S. N., 1976. Production investigations on edible yams (*Dioscorea* spp) in the western and north western highland savannah zone of the United Republic of Cameroun. Thèse (Ph. D.), université d'Ibadan, Nigeria, 298 p.

MANGENOT G., 1955. Ecologie et représentation cartographique des forêts équatoriales et tropicales humides. Annales biologiques (Paris) 31 : 149-156.

MARTIN F. W., ORTIZ S., 1963. Chromosome numbers and behaviour in some species of *Dioscorea*. Cytologia 28 : 96-101.

MARTIN F. W., 1969. The species of *Dioscorea* containing sapogenin. Economic botany 23 (4) 373-379.

MARTIN F.W. SADIK S., 1977. Tropical yams and their potential. Part. 4. *Dioscorea rotundata* and *Dioscorea cayenensis*. US Department of Agriculture, Agriculture Handbook n° 502.

MANYONG V. M., SMITH J., WEBER G., JAGTAP S. S., OYEWOLE B., 1996. Macro-characterization of agricultural systems in West Africa. An overview. Resource and Crop Management Division, IITA, Ibadan, Nigeria, Research Monograph n° 21, 66 p.

MBAILO KEMDINGAO L., 1998. Recherche sur la culture de l'igname au Tchad. In J. BERTHAUD, N. BRICAS et J. L. MARCHAND L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad, Inra, Orstom, Coraf, 3-6 juin 1997, Montpellier, France, 453 p. Cirad, Montpellier, France, p. 397-398. Isbn 2-87614-313-5.

MIÈGE J., 1952. Contribution à l'étude systématique des *Dioscorea* d'Afrique occidentale. Thèse, faculté des sciences, Paris, France, 266 p.

MIÈGE J., 1954. Nombres chromosomiques et répartition géographique de quelques plantes tropicales et équatoriales. Revue de Cytologie et de Biologie Végétale, tome XV, fascicule 4.

MIÈGE J., 1958. Deux ignames nouvelles d'Afrique occidentale à tubercules vivaces. Bulletin de l'Ifan, Institut fondamental d'Afrique Noire Cheikh Anta Diop, Sénégal, 20 (1).

MIÈGE J., 1968. *Dioscoreaceae*. In J. HUTCHINSON, J. M. DALZIEL and F. N. HEPPER Flora of Tropical West Africa, 2. London, Crown Agents, 3 : 144-154.

MIÈGE J., 1979. Sur quelques problèmes taxonomiques posés par *Dioscorea cayenensis* Lam. et *D. rotundata* Poir. Taxonomic aspects of African Economic Botany. In Proceedings of the 9th Plenary Meeting of Aetfat, Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas, Gran Canaria, Kunkel, p. 109-113.

MIÈGE J., LYONGA S. N., 1982. Yams / Igname. Compte rendu de la Conférence internationale sur l'igname, International Foundation for Science (Ifs), Buéa, Cameroun, 2-6 October 1978. Clarendon Press, Oxford, UK, 441 p.

MIGNOUNA H. D., ASIEDU R., THOTTAPPILLY G., 1998. Molecular taxonomy of cultivated and wild yams in West Africa. In M. O. AKORODA and I. J. EKANAYAKE Proceedings 6th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops-Africa Branch (Istrc-Ab), Lilongwe, Malawi, 22-28 October 1995. Istrc-Ab, IITA, Ibadan, Nigeria, p. 429.

MIGNOUNA H. D., DANSI A., 2002. Yam (*Dioscorea* sp.) domestication with the Nago and Fon ethnic group of Benin Republic. Genetic Resources and Crop Evolution 50 : 519-528.

MIGNOUNA H. D., DANSI A., 2003. 6-Phosphogluconate dehydrogenase (6-PGD) in yam (*Dioscorea* spp.) : variation and classification. Plant Genetic Resources Newsletter 133 : 27-30.

MIGNOUNA H. D., DANSI A., ZOK S., 2002a. Morphological and isozymic diversity of the cultivated yams (*Dioscorea cayenensis* - *Dioscorea rotundata* complex) of Cameroon. Genetic Resources and Crop Evolution 49 : 21-29.

MIGNOUNA H. D., MANK R. A., ELLIS T. H. N., VAN DEN BOSCH N., ASIEDU R., NG S. Y. C., PELEMAN J., 2002b. A genetic linkage map of Guinea yam (*Dioscorea rotundata* Poir.) based on Aflp markers. Theoretical and Applied Genetics 105 (5) : 716-725.

NAIR S. G., ABRAHAM K. A., 1992. Dwarfing and its potential in the improvement of white yam. Journal of Root Crops 18 (2) : 136-138.

N'KOUNKOU J. S., 1993. La section Enantiophyllum Uline du genre *Dioscorea* L. en Afrique centrale. Belgian Journal of Botany 126 (1) : 435-470.

N'KOUNKOU J. S., 1994. Analyses phylogénétiques des *Dioscorea* (*Dioscoreaceae*) d'Afrique centrale (Congo, Zaïre, Rwanda, Burundi). Fragmenta Floristica Geobotanica 39 (2) : 401-416.

OKEZIE C. E. A., OKONKWO S. N., NWOKE F. I., 1993. The effect of daylength on growth and tuberisation of *Dioscorea rotundata* propagated by seed. Nigerian Journal of Botany 6 : 53-59.

OKRY K. F., 2000. L'igname dans le système de production agricole de Banté et la domestication de quelques-unes de ses formes sauvages : savoirs locaux et pratiques endogènes de culture et d'amélioration génétique. Thèse d'ingénieur agronome, Université nationale du Bénin, faculté des sciences agronomiques, Cotonou, Bénin, 87 p.

ONWUEME I. C., CHARLES W. B., 1994. Tropical root and tuber crops. Production, perspective and future prospects. Fao, Rome, Italie, Fao Plant Production and Protection Paper n° 126, 112 p.

ONYILAGHA J. C., LOWE J., 1985. Studies on the relationships of *Dioscorea cayenensis* and *Dioscorea rotundata* cultivars. *Euphytica* 35 : 733-739.

OSAGIE A. U., 1992. The yam tuber in storage. An up-to-date review of the biochemical composition and storage of the yam tuber. Published by Postharvest Research Unit, Department of Biochemistry, University of Benin, Benin City, Edo State, Nigeria, 247 p.

PÉRON Y., ZALACAIN V., 1975. Atlas de Haute-Volta. Editions Jeune Afrique, Paris, France, 47 p.

PFEIFFER H. I., 1987. From small scale farmers constraints to farmers adapted improvements. Cnrcip Adamaoua, Cameroun, 35 p.

PIPERNO D. R., HOLST I., 1998. The presence of starch grains on prehistoric stone tools from the humid neotropics. Indications of early tuber use and agriculture in Panama. *Journal of Archaeological Science* 25 (8) : 765-776.

PITKIN B. R., 1973. Larothrips (*Thysanoptera, thripidae*) a new genus and species of thrips from yam flowers in Nigeria. *Bulletin of Entomological Research* 62 : 415-418.

POETHIG X., SCOTT R., 1998. Timing is everything : genetic and temporal regulation of leaf identity. *In* Session 49 Symposium Heterochrony in plants, Annual Meeting of the Botanical Society of America, 2-6 August, 1998, Baltimore, Maryland, Usa.

RAADTS E., 1984. Dioscoreaceae. *In* J.-F. BRUNEL, P. HIEPKO and H. SCHOLZ Flore analytique du Togo. Phanérogames. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (Gtz) gmbH, Eschborn, Germany, p. 567-570.

RAMSER J., WEISING K., LOPEZ-PERALTA C., TERHALLE W., TERAUCHI R., KAHL G., 1997. Molecular marker based taxonomy and phylogeny of guinea yam (*D. rotundata* - *cayenensis*). *Genome* 40 (6) : 903-915.

ROUGERIE G., 1982. La Côte d'Ivoire. Collection Que sais-je ? Cinquième édition. Presses universitaires de France, Paris, France, 128 p.

SADIK S., OKEREKE O. U., 1975. Flowering, pollen grain germination, fruiting, seed germination and seedling development of white yam, *Dioscorea rotundata*. *Annals of Botany* 39 : 597-604.

SCARCELLI N., 2002. Etude des relations entre les ignames cultivées et les formes sauvages apparentées (*Dioscorea* sp.) au Bénin. Impact de la domestication sur la diversité des plantes cultivées. Mémoire Dea, Agro.M, université Montpellier II, Montpellier, France, 46 p.

SCARCELLI N., TOSTAIN S., MARIAC C., AGBANGLA C., DAÏNOU O., BERTHAUD J., PHAM J. L., 2005. Genetic nature of yams (*Dioscorea* sp.) domesticated by farmers in Benin (West Africa). *Genetic Resources and Crop Evolution (sous presse)*.

- SCHNELL R., 1971. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Volume 2. Gauthier-Villars Editeurs, Paris, France, 447 p.
- SCHOLS P., FURNESS C. A., WILKIN P., HUYSMANS S., SMETS E., 2001. Morphology of pollen and orbicules in some *Dioscorea* species and its systematic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136 (3) : 295-311.
- SCOTT G., ROSEGRANT M., RINGLER C., 2000. Roots and tubers for the 21th century. DP 31, Ifpri-Cip, 71 p.
- SEIGNOBOS C., 1998. Evolution d'un agrosystème à ignames : l'exemple des Dorou du Nord-Cameroun. In J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad, Inra, Orstom, Coraf, 3-6 juin 1997, Montpellier, France, 453 p. Cirad, Montpellier, France, p. 51-57. Isbn 2-87614-313-5.
- SEIGNOBOS C., 1992. L'igname dans les monts Mandara (Nord-Cameroun). *Genève Afrique* 30 (1) : 78-96.
- SEKOUBA KOUROUMA, 2001. Culture de l'igname en Guinée. In Semences et matériel de plantation en Afrique occidentale, Bulletin du réseau sur les semences en Afrique occidentale WASNET n° 8, 36 p., juillet 2001, p. 28-30. West Africa Seed Development Unit (Wasdu), PO Box 9698, K.I.A., Accra, Ghana. [Url : <http://www.iita.org/info/wasnet/WASNET8french.pdf>] [13 juin 2005].
- SENIOU D., 1993. Contribution à la caractérisation par électrophorèse enzymatique des cultivars du complexe *Dioscorea cayenensis* - *rotundata*. Thèse, Ecole supérieure d'agronomie du Togo, Lomé, Togo, 103 p.
- SHIWACHI H., AYANKANMI T., ASIEDU R., 2003. A technique for grafting of water yam (*Dioscorea alata*). In M. AKORODA Proceedings of 8th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops-Africa Branch (Istrc-Ab), Ibadan, Nigeria, 12-16 November 2001. Iita, Istrc-Ab, Ibadan, Nigeria, p. 265-267.
- SOURNIA J. C., 1991. Dictionnaire de génétique. Edition Olf Sa, diffusion Cifl, Paris, France, 351 p. Isbn 2-85319-231-8.
- TERAUCHI R., CHIKALEKE V. A., THOTTAPPILLY G., HAHN S. K., 1992. Origin and phylogeny of Guinea yams as revealed by Rflp analysis of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA. *Theoretical Applied Genetics* 83 (6/7) : 743-751.
- TRÈCHE S., 1989. Potentialités nutritionnelles des ignames (*Dioscorea* spp.) cultivées au Cameroun. Vol. I : texte. Vol. II : annexes. Collection Etudes et Thèses, Ird, Bondy, France, 595 p.
- TOKPA G., DUMONT R., 1995. Les cultivars d'ignames cultivées dans la région de Dikodougou. In Document de travail n° 3. Renforcement des études agro-économiques à l'Idessa. Institut des Savanes, Bouaké, Côte d'Ivoire ; Université catholique de Louvain, Belgique, 26 p.

TOSTAIN S., 1998. A bibliography on yams and their utilization, 1984-1996 / Une bibliographie sur les ignames et leurs utilisations, 1984-1996. In J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad, Inra, Orstom, Coraf, 3-6 juin 1997, Montpellier, France, 453 p. Cirad, Montpellier, France. Isbn 2-87614-313-5.

TOSTAIN S., DAÏNOU O., 1998. Bilan des collectes de *Dioscorea abyssinica* et de *D. praehensilis* en 1996 et 1997 ; première étape d'un programme d'étude des relations entre ignames sauvages et ignames cultivées au Bénin. In J. BERTHAUD, N. BRICAS et J.-L. MARCHAND L'igname, plante séculaire et culture d'avenir. Actes du séminaire international Cirad, Inra, Orstom, Coraf, 3-6 juin 1997, Montpellier, France, 453 p. Cirad, Montpellier, France, p. 257-258. Isbn 2-87614-313-5.

TOSTAIN S., AGBANGLA C., DAÏNOU O., 2002. Les ignames *Dioscorea abyssinica* et *D. praehensilis* en Afrique de l'Ouest. Diversité génétique estimée par des marqueurs Aflp. Annales des Sciences Agronomiques du Bénin 3 : 1-20.

TOURÉ B., AHOUSSOU N., 1982. Etude du comportement en collection des ignames (*Dioscorea* spp) dans deux régions écologiques différentes de la Côte d'Ivoire. In J. MIÈGE and S.N. LYONGA Yams / Ignames, compte rendu de la Conférence internationale sur l'igname, International Foundation for Science (Ifs), Buéa, Cameroun, 2-6 October 1978, 441 p. Clarendon Press, Oxford, UK, p. 23-30.

TOURÉ M., STESENS J., MAYAO A. G., ZOHOURI G. P., 2003. Variation saisonnière de l'offre et des prix de l'igname en Côte d'Ivoire. Agronomie Africaine (numéro spécial Atelier national sur l'igname d'octobre 2001) 4 : 69-82.

TRÈCHE S., 1989. Potentialités nutritionnelles des ignames (*Dioscorea* spp.) cultivées au Cameroun. Vol I (texte), vol II (annexes). Collection Etudes et Thèses, Ird, Bondy, France, 595 p.

VALDEYRON G., 1961. Génétique et amélioration des plantes. Editions Baillière et Fils, Paris, France, 374 p.

VANDEVENNE R., CASTANIÉ D., 1988. Croissance et développement de trois cultivars d'ignames appartenant aux espèces *Dioscorea cayenensis*, *D. rotundata* et *D. alata* en Côte d'Ivoire. In L. DEGRAS Proceedings 7th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops (Istrc), Gosier (Guadeloupe), 1-6 July 1985, 939 p. Inra, Versailles, France, p. 201-219. Isbn 2-7380-0029-0.

VERNIER P., N'KPENU K. E., ORKWOR G. C., 1999. La demande urbaine en cossettes d'igname. Conséquences sur la filière de production d'ignames. Agriculture et développement 23 : 32-43.

VERNIER P., DANSI A., 2000. Participatory assessment and farmer knowledge on yam varieties (*D. rotundata*) in Benin. Communication In M. NAKATANI and K. KOMAKI Potential of root crops for food and industrial resources, Proceedings

12th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops (Istrc), 10-18 September 2000, Tsukuba, Japan, 611 p. Istrc, p. 360-365.

VERNIER P., DOSSOU A. R., 2000. Adaptation of yam (*Dioscorea* spp.) cultivation to changing environment and economic constraints in Benin, West Africa. Communication In M. NAKATANI and K. KOMAKI Potential of root crops for food and industrial resources, Proceedings 12th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops (Istrc), 10-18 September 2000, Tsukuba, Japan, 611 p. Istrc, p. 352-359.

VERNIER P., ORKWOR G. C., DOSSOU A. R., 2003. Studies on yam domestication and farmers' practices in Benin and Nigeria. Outlook on Agriculture 32 (1) : 35-41.

WILKIN P., 2001. *Dioscoreaceae* of South-Central Africa. Kew Bulletin 56 (2) : 361-404.

WAITT A. W., 1965. A key to some Nigerian varieties of yam (*Dioscorea* spp.). Fred. Dept. Agric. Res., Nigeria, Memorandum 60.

ZOUNDJIHÈKPON J., ESSAD S., TIO-TOURÉ B., 1990. Dénombrement chromosomique dans dix groupes variétaux du complexe *Dioscorea cayenensis* - *rotundata*. Cytologia 55 (1) : 115-120.

ZOUNDJIHÈKPON J., 1993. Biologie de la reproduction et génétique des ignames cultivées de l'Afrique de l'Ouest, *Dioscorea cayenensis* - *rotundata*. Thèse n° 194, Université nationale de Côte d'Ivoire, faculté des sciences et techniques, Abidjan, Côte d'Ivoire, 305 p.

ZOUNDJIHÈKPON J., HAMON P., TIO-TOURÉ B., HAMON S., 1994. First controlled progenies checked by isozymic markers in cultivated yams *Dioscorea cayenensis-rotundata*. Theoretical Applied Genetics 88 : 1 011-1 016.

Production Cirad
Impression : LouisJean, Gap (France)
Dépôt légal : 447 – Juillet 2005

LA COLLECTION REPÈRES

La collection Repères publie des résultats de recherche obtenus dans les domaines d'activité du Cirad : agriculture, forêt et élevage. Elle s'adresse aux chercheurs, aux enseignants et aux étudiants.

DÉJÀ PARUS

Improvement of cocoa tree resistance to *Phytophthora* diseases
Christian Cilas, Denis Despréaux, editors

Les agro-industries rurales en Amérique latine
François Boucher, José Muchnik, éditeurs scientifiques

Du Sahel à la forêt tropicale
Roger Bertrand

Les maladies des cultures pérennes tropicales
Dominique Mariau, éditeur scientifique

Integrated pest management of tropical perennial crops
Dominique Mariau, editor

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées
Perla Hamon, Marc Seguin, Xavier Perrier, Jean-Christophe Glaszmann, éditeurs scientifiques

Cultures fourragères tropicales
Guy Roberge, Bernard Toutain, éditeurs scientifiques

A guide to sugarcane diseases
Philippe Rott, Roger A. Bailey, Jack C. Comstock, Barry J. Croft, A. Salem Saumtally, editors

L'élevage bovin à la Réunion
Gilles Mandret, coordonnateur

The genetics and breeding of taro
Anton Ivancic, Vincent Lebot

Tropical plant breeding
André Charrier, Michel Jacquot, Serge Hamon, Dominique Nicolas, editors

Paysans du sertão
Patrick Caron, Eric Sabourin, coordonnateurs

Modélisation des agroécosystèmes et aide à la décision
Eric Malézieux, Guy Trébuil, Marc Jaeger, éditeurs scientifiques

Diseases of tropical tree crops
Dominique Mariau, editor

Déforestation et systèmes agraires à Madagascar
Sigrid Aubert, Serge Razafiarison, Alain Bertrand, éditeurs scientifiques

Genetic diversity of cultivated tropical plants
Perla Hamon, Marc Seguin, Xavier Perrier, Jean-Christophe Glaszmann, editors



Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement



International Plant Genetic Resources Institut

La domestication des ignames sauvages est encore largement pratiquée en Afrique de l'Ouest. Sur le plan mondial, c'est une des rares opportunités subsistantes pour comprendre comment un savoir empirique, détenu par les paysans, tire parti des ressources génétiques de plantes sauvages afin d'en faire des produits adaptés à l'agriculture. Jusqu'à un passé récent, ce processus organisateur et créateur de biodiversité est resté peu étudié, voire même ignoré, des agronomes et des sélectionneurs travaillant sur les ignames.

L'ambition de ce livre est de combler cette lacune en rassemblant les connaissances disponibles. Le sujet est original et riche en perspectives d'avancées scientifiques, à un moment où les scientifiques prennent conscience du potentiel de progrès technique et d'adaptation aux changements environnementaux que recèlent les savoirs et les pratiques paysans relatifs à la gestion des ressources génétiques.

L'ouvrage est volontairement limité à la domestication conduisant aux ignames *Dioscorea rotundata*, de loin les plus cultivées en Afrique de l'Ouest et sur la planète. Toutefois, cette igname et ses parents sauvages posent des difficultés de taxonomie et d'identité botanique dont la clarification est indispensable avant d'accéder au thème de la domestication. Cette contrainte a conduit les auteurs à consacrer plusieurs chapitres à la biodiversité des ignames *Dioscorea rotundata* et à celle des formes sauvages dont elles dérivent.

L'ouvrage s'achève par la formulation d'hypothèses pouvant expliquer les transformations phénotypiques provoquées par les pratiques de domestication et leur maintien par multiplication végétative. Ces hypothèses demandent encore à être évaluées par la recherche et sont des thèmes d'étude potentiels, notamment pour les généticiens. Certaines sont d'ailleurs déjà en cours de vérification avec les techniques de marquage moléculaire les plus récentes, mises en œuvre par des équipes associant des chercheurs du Nord et du Sud.

Diffusion

La Librairie du CIRAD
TA 283/04
Avenue Agropolis
34398 Montpellier Cedex 5
France

librairie@cirad.fr
<http://www.cirad.fr>



ISSN 2253-6118
ISBN (CIRAD) 2-87614-611-8
ISBN (IPGRI) 92-9043-650-6
ISBN13 (IPGRI) 978-92-9043-650-8