

Approche comparative de la diversité génétique et de la diversité morphologique des maniocs en Amazonie (Brésil et Guyanes)

Laure EMPERAIRE⁽¹⁾, Gilda SANTOS MÜHLEN⁽²⁾, Marie FLEURY⁽³⁾,
Thierry ROBERT⁽⁴⁾, Doyle MCKEY^{(5)*}, Benoît PUJOL⁽⁵⁾,
Marianne ELIAS⁽⁶⁾

⁽¹⁾IRD - Instituto Socioambiental, Brasília, Brésil

⁽²⁾Université Fédérale de Rondônia, Brésil

⁽³⁾Département Hommes, Nature et Société, MNHN, 53 rue Cuvier,
75231 Paris cedex 05, France / IRD - Cayenne, Guyane, France

⁽⁴⁾Laboratoire de Systématique et Évolution des Végétaux, Université Paris-sud,
91405 Orsay, France

⁽⁵⁾Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS, 34293 Montpellier Cedex 05, France

⁽⁶⁾Département d'Écologie et de Systématique, Université d'Helsinki, Helsinki, Finlande

Abstract – A comparative approach to genetic and morphological diversity of cassava in Amazonia (Brazil and the Guianas). We analysed genetic and morphological diversity of pools of cassava varieties cultivated by farmers of varying cultural origin and degree of insertion into local and national economies, from seven different regions of Amazonia. Among pools, genetic diversity revealed by microsatellite markers was correlated with the number of varieties cultivated. Global genetic diversity of local cassava populations was thus linked to agricultural practices and to the perceptions of these resources by farmers. Variation in microsatellite markers was geographically structured, reflecting among other factors the geographic limits of networks of exchange of cassava germplasm. In-depth genetic studies, coupled with linguistic and ethnohistorical investigations, could clarify the pathways of diffusion of cassava in Amazonia. Variation in the concentration of cyanogenic glucosides in the tuberous roots, a trait which in part determines modes of preparation of cassava, was correlated with variation in microsatellite markers. The nature and causes of the observed differentiation of “sweet” and “bitter” varieties for these markers, assumed to be selectively neutral, should be explored in depth. The morphological traits studied showed only very weak geographical differentiation. The range of morphological variation in a pool of varieties appeared not to be closely linked to genetic diversity or to the number of varieties recognised and maintained by farmers. Each pool of varieties has conserved a large proportion of the potential morphological diversity of the whole set of varieties examined.

* Correspondance et tirés à part : doyle.mckey@cefe.cnrs-mop.fr

***Manihot* / Amazonia / genetic diversity / morphological diversity / spatial structure**

Résumé - Nous avons analysé la diversité génétique et morphologique de manioc cultivés par des agriculteurs d'origine culturelle et d'insertion économique diverses appartenant à sept régions d'Amazonie. La diversité génétique révélée par des marqueurs microsatellites apparaît corrélée au nombre de variétés cultivées. La diversité génétique globale des populations de manioc est liée aux pratiques agricoles et à la perception de cette ressource par les agriculteurs. Les marqueurs microsatellites montrent une structuration géographique, reflétant en partie les limites spatiales des réseaux d'échanges. Des études génétiques plus approfondies, couplées à des études linguistiques et ethnohistoriques, pourraient éclaircir les voies de diffusion du manioc en Amazonie. La variation du taux de glucosides cyanogéniques dans les tubercules, caractère qui détermine en partie leur mode de préparation, est corrélée à la variation des marqueurs microsatellites. Cette différenciation entre variétés « douces » et « amères » pour ces marqueurs neutres mérite d'être explorée en détail. Les traits morphologiques examinés montrent une faible différenciation géographique. La gamme de variation morphologique représentée dans un pool donné de variétés est peu liée à la diversité génétique ou au nombre de variétés maintenues. Chaque pool conserve une grande proportion d'un potentiel morphologique commun.

***Manihot* / Amazonie / diversité génétique / diversité morphologique / structuration spatiale**

1. INTRODUCTION

Le manioc est représenté à l'échelle du bassin amazonien par une très large diversité variétale. Néanmoins, selon les groupes d'agriculteurs, ethnies amérindiennes, populations métissées ou allochtones, il existe de fortes variations dans le nombre de variétés cultivées par agriculteur (d'une à une quarantaine selon les groupes). Les travaux antérieurs [8], [10], [15], [17], [23] ont mis en évidence le rôle des pratiques agricoles (incorporation des nouveaux morphotypes issus de graines dans le stock de variétés) et sociales (large diffusion des variétés au travers de réseaux d'échanges extrêmement actifs) dans la constitution et le maintien d'une haute diversité. Aujourd'hui, les conditions ayant prévalu à la mise en place de cette diversité se modifient très rapidement sous la pression de facteurs comme une insertion croissante dans le marché, des liens avec la ville qui s'intensifient, une modification des habitudes alimentaires, des transformations dans les modes de transmission des connaissances, etc. La pérennité de cette agrobiodiversité est remise en question.

La constitution de banques de germoplasme ne répond qu'imparfaitement aux besoins de conservation de ces ressources phytogénétiques car elle ne prend pas en compte l'unité significative en termes d'évolution et d'adaptation de cette agrobiodiversité : la population [17]. L'étude des processus populationnels passe par la prise en compte du rôle des communautés humaines locales qui, par leurs

pratiques agricoles, leurs représentations associées à la diversité et leurs réseaux d'échanges modèlent les flux géniques et structurent la diversité. La définition d'unités évolutives a ainsi une dimension territoriale marquée.

1.1. La diversité génétique

La mise en place de réseaux efficaces de conservation *in situ* passe par une meilleure connaissance de la structuration spatiale de cette diversité et par l'éluclidation des processus de sélection à son origine. A-t-on affaire à un même ensemble de variétés, relativement indifférencié, étendu à toute l'Amazonie ou existe-t-il des groupes de variétés endémiques de certaines régions ou propres à certains groupes d'agriculteurs ? Cette question concerne chacun des deux grands groupes de variétés de maniocs généralement reconnus, les douces et les amères¹. Certains aspects de cette question peuvent être abordés en étudiant la diversité génétique des marqueurs microsatellites, qui sont hypervariables (donc informatifs aux niveaux intra- et inter-populationnels) et neutres quant à la sélection naturelle et humaine. Ces marqueurs ont déjà été appliqués avec succès à l'étude de la diversité génétique du manioc [4], [11], [18], [19], [20], [22].

1.2. La diversité morphologique et sa signification

L'analyse de la diversité génétique neutre permet de comprendre la structuration spatiale de la diversité et de construire des hypothèses sur les différents événements liés à la domestication et à la diffusion de la plante. L'analyse des descripteurs morphologiques révèle la diversité telle qu'elle est perçue — et sélectionnée — par les agriculteurs locaux, principaux acteurs de la gestion de la diversité variétale [17], [23]. Leur variation, qui est héritable mais dont le déterminisme génétique est souvent inconnu, est à la base de la notion de variété (unité minimale de gestion de la diversité biologique). Une comparaison des traits phénotypiques des variétés cultivées par les Amérindiens Makushi menée en jardin expérimental [9] a montré que les différentes variétés d'un pool local présentent une variation génétique héritable quant aux traits morphologiques et quant à la plasticité d'expression de ces traits en fonction du milieu.

¹ La teneur des tubercules en glucosides cyanogéniques est à la base de la différenciation des maniocs doux et amers. Cette teneur varie de 20 à 30 ppm de poids frais de tubercule à plus de 500 ppm. Les variétés à teneur supérieure à 100 ppm doivent subir un processus complexe de détoxification. Elles sont en général employées pour la fabrication de produits très divers comme des farines, des galettes ou des boissons fermentées. Les variétés à teneur inférieure à 100 ppm sont considérées comme non toxiques et sont en général consommées simplement cuites. Elles peuvent aussi servir à la préparation des mêmes denrées que les variétés amères. Dans le bassin amazonien, les variétés amères se trouvent en Amazonie centrale et orientale et les douces ont une répartition plutôt péri-andine.

De précédents travaux [2], [3], [5], [7], [12], [14], [25], [29] ont montré que la sélection pratiquée par différentes populations traditionnelles d'Amazonie était hautement diversifiante et menait à une ample gamme de variations morphologiques attachées à chaque lieu. Le rôle adaptatif de cette variabilité intra-populationnelle peut être analysé selon deux perspectives non exclusives l'une de l'autre.

Une large gamme de variétés adaptées à un éventail de niches écologiques peut être une réponse à l'hétérogénéité spatio-temporelle des espaces cultivés. La plantation en mosaïque de morphotypes aux exigences écologiques diverses et aux durées très variées de maturation et de conservation dans le sol permet de maximiser l'utilisation des disponibilités en eau, nutriments et lumière. La sélection diversifiante serait alors une réponse à des contraintes écologiques. La diversité génétique de la population jouerait un rôle dans le fonctionnement global du système de production (par exemple par la diminution des risques liés aux ravageurs, la possibilité d'étaler les récoltes). La diversité morphologique qui l'accompagne et qui la reflète sera elle-même adaptative, ce que postule Boster [1]. Cet auteur suggère qu'une diversité de formes (par exemple, un mélange de plantes hautes peu ramifiées et basses très ramifiées) permettrait d'exploiter le milieu plus efficacement qu'une culture monovariétale de plantes à architecture uniforme.

Une deuxième lecture de la sélection diversifiante repose sur une autre hypothèse de Boster [2]. Selon celle-ci, les nouveaux phénotypes sont conservés indépendamment de leurs avantages en termes de production. Dans un système de représentations associées au manioc qui valorise la diversité en elle-même, l'attribution d'un nom aux nouveaux morphotypes et leur ultérieure conservation répondrait à la nécessité de marquer par des repères les variations continues des traits morphologiques et d'accroître ainsi le nombre de variétés. Cette hypothèse corrobore l'explication souvent avancée par les agriculteurs, pour qui un nombre élevé de variétés s'inscrit dans une valorisation positive globale de la diversité, sans être exclusivement lié à une stratégie anti-risque.

L'analyse de la structuration morphologique de la diversité apporte des éléments de réponse à ces différentes questions. Dans une première étape, il s'agit de comprendre comment cette diversité est organisée, quelle est l'amplitude de variation selon les sites considérés et quels sont les caractères qui structurent la diversité variétale telle qu'elle est perçue par l'agriculteur.

1.3. Analyse intégrée de la diversité génétique et de la diversité morphotypique

L'analyse intégrée de ces différents ensembles de données ouvre un vaste champ d'études. Nous nous restreindrons ici aux questions suivantes :

i) Pour les deux échelles intra- et inter-sites, quelles sont les relations entre la structuration génétique, d'une part, et les deux aspects de la structuration phénotypique — nombre de variétés locales et diversité morphologique — d'autre part ? ii) Quelles sont les relations entre la distinction doux/amer et la structuration génétique et phénotypique ? Les deux groupes de variétés sont-ils génétiquement différenciés ? Montrent-ils des modèles différents de structuration géographique pour les différents types de méthodes ?

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Approche et sites d'études

La structuration est analysée ici selon deux ensembles de caractères, génétiques et morphologiques. L'approche est de type comparatif et porte sur sept grandes régions d'Amazonie. Les travaux, réalisés entre 1995 et 2001, ont concerné des groupes socioculturels très différents, Amérindiens appartenant aux groupes linguistiques Tukano Oriental, Arawak, Tupi, Karib, populations métisses et populations allochtones. Les régions et populations concernées (tableau I) sont :

- en Amazonie brésilienne :
 - en Amazonie du nord-ouest (frontière Colombie, Venezuela) dans les terres indigènes du haut Rio Negro sur le fleuve Içana dans deux communautés amérindiennes Baniwa (groupe Arawak), sur le haut Rio Negro chez les amérindiens Baré (groupe Arawak mais de langue actuelle *nbeengatú*), sur le rio Uaupès chez des agriculteurs appartenant à différentes ethnies de langue tukano oriental, et enfin, hors des terres indigènes mais dans leur voisinage, à São Gabriel da Cachoeira ;
 - en Amazonie du nord-ouest sur le moyen Rio Negro dans les régions de Barcelos et de Santa Isabel chez des agriculteurs métissés dits *caboclos* ;
 - dans la moyenne Amazone, auprès des Amérindiens Sateré-Mawé (groupe Tupi) de deux villages et auprès d'agriculteurs *caboclos* qui vivent en périphérie des terres indigènes Sateré-Mawé ;
 - dans la région d'Altamira en Amazonie orientale auprès de colons venus de diverses régions du Brésil lors de l'ouverture de la transamazonienne ou descendants de colons venus au début du siècle. Dans les deux cas, il s'agit de populations allochtones ;
 - dans l'état d'Acre dans la région du Haut Juruá (Amazonie du sud-ouest près de la frontière péruvienne), chez des agriculteurs et collecteurs de latex d'hévéa, les *seringueiros*, descendants des émigrés du nord-est du Brésil venus en Amazonie au début du siècle lors de la grande époque du caoutchouc forestier.

Tableau I . Nombre de descriptions morphologiques et d'analyses génétiques réalisées dans les treize cas étudiés.

Grande région	Amazonie brésilienne												Guyane			
	Nord-Ouest						Centre						Sud-Ouest		Sud-Ouest	
	Haut Rio Negro		Moyen Rio Negro		Maués		Est		Sud-Ouest		Sud-Ouest		Sud-Ouest		Sud-Ouest	
Lieu	Unupés	Rio Negro	Içana	Rio Negro	Santa Isabel	Barcelos	Maués	Rio Marau	Altamira	Jurua	Rio Tejo	Rio Juruá	Litani	Lawa	Rupununi	Rewa
Catégorie socioculturelle	A (U)	A	A	A (U)	M	M	M	A	C (U)	C	A	A	A	N	A	A
Ethnie ou population	Tukano	Baré	Baraiwa	Tukano	<i>cabanos</i>	<i>cabanos</i>	<i>cabanos</i>	Sateré-Mavé	colons agric.	<i>eritigétros</i>	Wayana	Aluku	Makushi			
Nombre agriculteurs	4	4	5	1	7	5	5	5	13	7	8	6	6	6	14	14
Nombre descriptions	35	29	47	4	64	18	23	33	26	25	62	62	62	62	60	60
Nombre variétés décrites	31	21	39	4	42	17	20	19	22	13	45	51	51	51	60	60
ANALYSES GÉNÉTIQUES																
Nombre agriculteurs	0	4	5	0	0	0	0	4	0	0	1	6	1	6	16	16
Nombre analyses	0	89	65	0	0	0	0	103	0	94	49*	431*	49*	431*	57	57
Nombre variétés analysées	0	42	47	0	0	0	0	19	0	17	3	50	3	50	48	48
NOMBRE DE VARIÉTÉS CULTIVÉES PAR AGRICULTEUR																
Nombre moyen de variétés cultivées par agriculteur	19	21	26	16	33	9	7	5	4	2,5	11	17	11	17	16	16
Min/Max	7/48	10/37	18/39	11/26	28/44	5/19	3/11	1/14	1/8	1/6	7/17	6/33	7/17	6/33	6/28	6/28

A = Amérindiens ; M = Métisses ; N = Noirs marrons, C = Colons ; (U) = proximité bourgade ; * analyses en cours

- en Guyane française,
 - des Wayana (groupe Karib) vivant le long du Litani (Haut-Maroni) ;
 - des Aluku (Noirs Marrons ou Busi-Nenge), vivant un peu plus en aval, sur la portion du même fleuve portant le nom de Lawa ;
- le sud du Guyana (région du Rupununi), dans une communauté Makushi (groupe du tronc linguistique Karib).

A l'exception des *seringueiros* de l'Acre qui cultivent surtout des maniocs doux, tous les autres groupes cultivent davantage de maniocs amers. Toutes ces populations ont en commun le fait de pratiquer une agriculture sur brûlis avec un à quatre cycles de manioc et des temps de jachère d'une dizaine d'années ou plus en zone forestière, de deux à trois ans dans les zones périurbaines. Le manioc a un statut variable selon les groupes et selon les circonstances ; il peut être produit pour l'autosubsistance ou pour la vente à l'échelle locale ou régionale. La farine de manioc est le principal dérivé commercialisé. Sa vente constitue souvent l'une des seules sources de revenus pour l'achat de biens manufacturés dont le besoin a été induit depuis longtemps par les contacts avec les Blancs.

2.2. Analyses génétiques

Des échantillons de jeunes feuilles ont été prélevés pour les analyses génétiques (marqueurs microsatellites). La comparaison de l'ensemble Amazonie brésilienne, Guyana et d'une collection de référence du CIAT² repose sur six locus microsatellites. Le protocole suivi pour l'extraction d'ADN est celui de Dellaporta *et al.* [6] adapté par Mühlen [19]. Les bandes de microsatellites ont été obtenues par la méthode de Chavarriaga-Aguirre *et al.* [4] et Roa [26] adaptée par Mühlen [19]. Les indices de similarité de Nei et Li ont été calculés [21]. À partir des matrices de similarité, nous avons procédé à une analyse multivariée en coordonnées principales avec le programme NTSYS [28]. Les analyses génétiques ont porté sur le matériel d'Amazonie brésilienne (régions du haut Rio Negro, des Sateré-Mawé et de l'Acre) et sur celui du Guyana.

2.3. Analyses morphologiques

Étant donné l'immense diversité variétale et la diversité ethnique des groupes d'Amazonie du nord-ouest, nous avons privilégié le relevé d'un nombre maximal de variétés. Dans le cas des Sateré-Mawé et des *seringueiros* de l'Acre, il a été possible de faire plusieurs descriptions par variété. Chez les Makushi, les données analysées ici reposent sur une description par variété. Chez les Wayana et les Aluku, une à deux descriptions ont été faites par

² CIAT : *Centro Internacional de Agricultura Tropical*. La collection mentionnée comprend des échantillons de différents pays d'Amérique latine et du Nigeria.

variété. Vingt descripteurs ont servis pour l'analyse morphologique comparative. Ils ont trait à :

- i. la catégorie de manioc reconnue par l'agriculteur selon la couleur de la pulpe du tubercule ;
- ii. la feuille : couleur des jeunes feuilles ; couleur des feuilles adultes ; forme du lobe central ; nombre dominant de lobes ; étroitesse du lobe central (longueur /largeur) ; longueur du pétiole sur longueur du lobe central ; couleur dominante du pétiole ;
- iii. la tige : couleur de la tige ; proéminence des cicatrices pétiolaires ; nombre de cicatrices sur 30 cm ;
- iv. le port : diamètre de la tige sur hauteur du pied ; nombre de ramifications ; angle de la première ramification ; hauteur totale sur hauteur à la première ramification ;
- v. le tubercule: rugosité de l'épiderme du tubercule ; couleur du suber du tubercule ; couleur du sclérenchyme du tubercule ; couleur de la pulpe du tubercule ;
- vi. la floraison.

Une analyse factorielle des correspondances des descripteurs morphologiques a été réalisée avec la procédure CORRESP du logiciel SAS [30]. Cette analyse permet de projeter les individus sur un plan dont les axes sont définis comme de nouvelles variables composites indépendantes. Chaque axe (variable composite) est une combinaison des descripteurs morphologiques pondérée par leur niveau d'explication de la variabilité globale du système. Ainsi, la représentation obtenue optimise la variabilité morphologique entre individus.

3. RÉSULTATS

3.1. Analyses génétiques

3.1.1. *Maniocs doux et amers*

Les axes 1 et 2 de la première analyse en coordonnées principales (figure 1) représentent respectivement 16 % et 7,5 % de la variance. Cette première analyse en composantes principales indique une nette différenciation génétique entre variétés douces ou amères, en particulier entre les variétés douces de l'Acre (région où les maniocs doux dominant) et les variétés amères des autres régions d'Amazonie brésilienne et de Guyana.

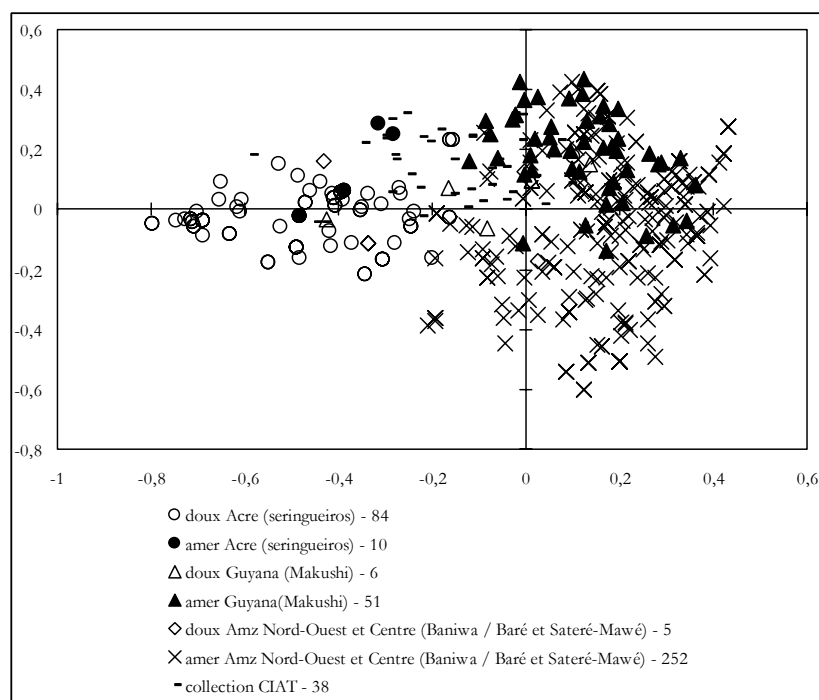


Figure 1. Représentation graphique des deux premiers axes de la première analyse en composantes principales obtenue à partir des données génétiques (6 locus microsatellites) : projection de 446 variétés de manioc amer et doux en fonction de leurs régions d'origine.

Sans qu'il soit possible de comparer strictement les populations de maniocs doux issues des différentes régions en raison des différences de taille d'échantillons, il apparaît néanmoins que la variabilité génétique des maniocs doux hors Acre révélée par les microsatellites est intermédiaire entre doux et amers, ce qui peut être interprété dans le sens de l'existence de plusieurs foyers de diversification des maniocs doux ou de flux génique entre maniocs doux et amers, dans les régions où les amers prédominent.

Seule la variété milagrosa est considérée par les seringueiros du Juruá comme étant amère et ne pouvant être utilisée que pour faire de la farine alors que les autres se prêtent à une utilisation mixte. Sa position la rattache néanmoins à l'ensemble des variétés douces, ce qui peut aussi indiquer un flux génique entre doux et amers dans cette région.

La comparaison avec une collection de référence du CIAT comprenant des échantillons de différents pays d'Amérique latine et du Nigeria montre que la diversité relevée chez les groupes amazoniens n'est que très partiellement représentée dans cette collection et que son utilisation comme échantillon de référence doit être relativisée.

3.1.2. Une structuration régionale

À un niveau d'analyse plus détaillé, une deuxième analyse en composantes principales a été effectuée au sein des variétés amères (figure 2). Les axes 1 et 2 représentent respectivement 15,3 % et 7,9 % de la variance. On constate que l'amplitude de la diversité des manioc relevée chez les Baniwa ou chez les Baré du haut Rio Negro est supérieure à celle chez les Makushi ou chez les Sateré-Mawé, ces deux dernières étant du même ordre de grandeur et se superposant partiellement. Les échantillons provenant des Baré et des Baniwa, ethnies vivant dans la même région à une centaine de kilomètres de distance, se superposent totalement et ont été regroupés en une seule catégorie, celle du haut Rio Negro.

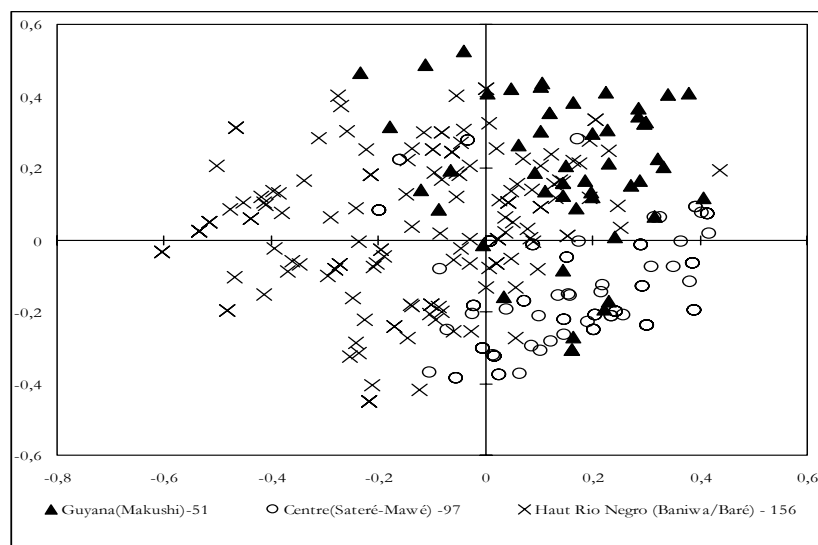


Figure 2 : Représentation graphique des deux premiers axes de la deuxième analyse en composantes principales obtenue à partir des données génétiques (6 locus microsatellites) : Projection de 304 variétés de manioc amer en fonction de leurs régions d'origine.

La diversité des deux pools Makushi et Sateré-Mawé constitue un sous-ensemble de la diversité présente dans le haut Rio Negro.

3.2. Les analyses morphologiques

3.2.1. La pertinence des différents descripteurs dans les axes factoriels

Nous avons utilisé les six premiers axes factoriels pour étudier la variabilité interindividuelle issue de la combinaison des 20 descripteurs morphologiques retenus. Ces six axes cumulés permettent la représentation de 65,5 % de la variabilité

globale. L'étude de la composition de ces six premiers axes (tableau II) montre que 9 des 20 descripteurs contribuent de façon relativement importante (contribution partielle à l'axe $\geq 10\%$) à au moins l'un des 6 axes. Ces 9 descripteurs sont donc les plus pertinents pour l'explication de la variabilité.

Tableau II : Pertinence des descripteurs dans l'explication de la variation globale interindividuelle. Les contributions partielles (C.P., exprimées en %) représentent la part de l'axe factoriel expliquée par chaque descripteur. Les Cosinus carrés (Cos², exprimés en %) représentent la part de variation du descripteur représentée par chaque axe factoriel. Les descripteurs absents ne présentaient pas de C.P. $\geq 10\%$.

Descripteur	Axe factoriel (pourcentage d'explication de la variabilité globale)											
	N°1 (18,45)		N°2 (13,20)		N°3 (11,38)		N°4 (8,28)		N°5 (7,37)		N°6 (6,84)	
	C.P.	Cos ²	C.P.	Cos ²	C.P.	Cos ²	C.P.	Cos ²	C.P.	Cos ²	C.P.	Cos ²
Étroitesse lobe central	6,2	23,5	0,7	2	0	0,1	1,3	2,2	18	27,2	3,3	4,6
Couleur pétiole	1,5	3,1	43,5	62,8	8	10	0,3	0,3	2,4	2	4,9	3,7
Proéminence cicatrice de feuille	0,9	2,2	0,4	0,7	29,2	43,8	6,7	7,3	4,3	4,1	34,6	31,2
Diamètre de la tige	29	73,3	0,3	0,6	3,9	6,1	0,5	0,6	0	0	6,4	0,6
Ordre maximal de ramification	11,9	36,9	4,1	9,2	0,2	0,3	6,1	8,5	6,4	7,9	0,4	0,4
Angle première ramification	32,4	60	2,2	2,9	8,8	10	1,4	1,2	19,2	14,2	0,1	0
Rugosité épiderme tubercule	0	0	29,2	50,6	3,6	5,4	1,2	1,3	1,1	1,1	11,2	10,1
Couleur épiderme tubercule	7,4	14	10,5	14,2	30,5	35,7	23,6	20,1	9,5	7,2	7,2	5,1
Couleur surface parenchyme cortical	0	0	0,8	2,2	6,1	15,6	14,2	26,2	2,7	4,4	5,6	8,6

Les principales contributions au premier axe factoriel proviennent de trois traits architecturaux. Cet axe, qui explique 18,4 % de la variabilité globale, reflète en premier lieu la variation dans l'angle de la première ramification (contribution partielle à cet axe 32,4 %), le rapport entre diamètre basal et hauteur totale de la tige (29,0 %) et l'ordre maximal de ramification (11,9 %). Ces résultats soulignent le rôle primordial des traits architecturaux dans la structuration de la variabilité morphologique du manioc.

La couleur du pétiole avec une contribution partielle de 43,5 %, la rugosité et la couleur de l'épiderme du tubercule avec des contributions partielles de 29,2 % et de 10,5 % contribuent principalement au deuxième axe factoriel qui explique 13,2 % de la variabilité globale. Un autre trait de couleur, celui de la surface du parenchyme cortical, apporte une contribution relativement peu importante, intervenant seulement dans le quatrième axe.

Parmi les 9 traits les plus pertinents on relève aussi deux traits liés aux dimensions des feuilles, l'étroitesse du lobe central (contribution à l'axe 5) et le degré de

proéminence de la cicatrice de la feuille (contribuant aux axes 3 et 6), qui reflète en partie la taille du pétiole, elle-même corrélée à la taille de la feuille.

3.2.2. Structuration de la diversité morphologique

La figure 3 présente la gamme de variation observée pour tous les individus examinés sur les deux premiers axes factoriels qui expliquent ensemble 31,6 % de la variabilité globale. De façon générale, la variation morphologique du pool de variétés cultivées par chaque groupe ethnique ou culturel recouvre largement la variabilité globale. Il existe donc relativement peu de différenciation morphologique entre les pools de variétés associées à différents groupes et provenant donc de différentes régions géographiques. De même, la diversité morphologique du pool de variétés ne montre pas de différences marquées entre groupes. En particulier, la diversité morphologique du pool de variétés est aussi élevée chez des populations de colons et de métisses que chez les populations amérindiennes.

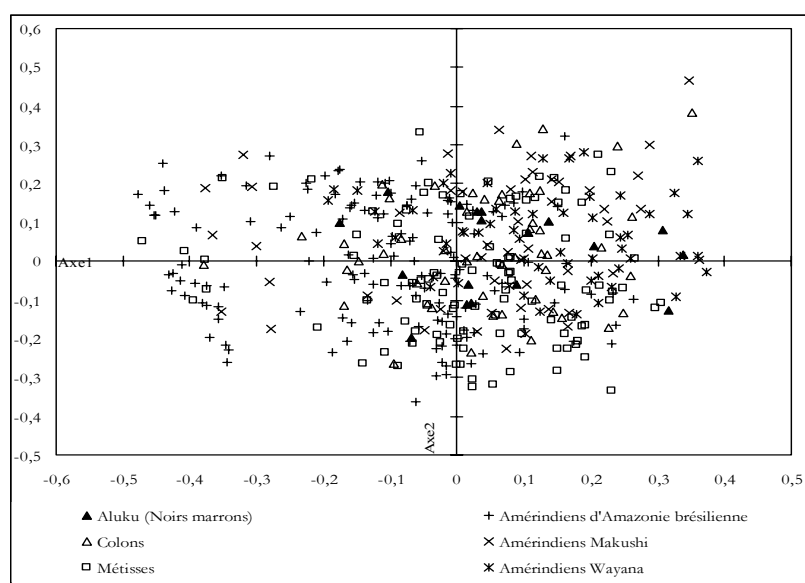


Figure 3 : Représentation graphique des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances obtenue à partir des données morphologiques (20 descripteurs) : projection des morphotypes obtenus à partir de 432 individus répartis en fonction de leur ethnie (ou groupe culturel) d'origine.

Pourtant, d'autres différences plus fines existent. Malgré un recouvrement presque total de l'espace morphologique entre deux pools de variétés, des différences d'intensité dans l'occupation de cet espace peuvent exister. La figure 4 montre, par exemple, que le pool des variétés cultivées par les

populations amérindiennes du haut Rio Negro inclut plus de morphotypes avec des valeurs négatives pour l'axe 1, tandis que le pool des variétés des populations métisses du moyen Rio Negro inclue plus de morphotypes avec des valeurs positives pour cet axe.

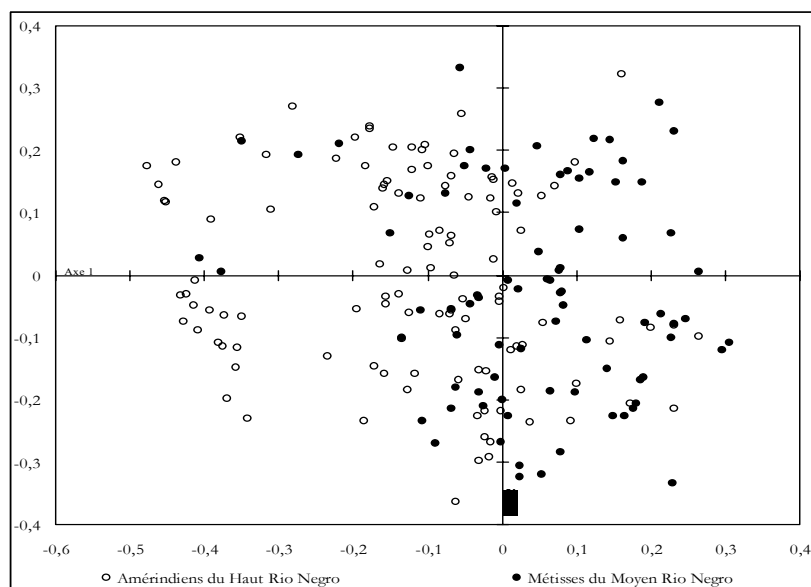


Figure 4 : Représentation graphique des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances obtenue à partir des données morphologiques (20 descripteurs) menée sur 432 individus : projection des morphotypes de 197 individus appartenant soit aux ethnies amérindiennes du haut Rio Negro soit aux métisses du moyen Rio Negro.

L'examen des autres axes factoriels mène à des conclusions similaires ; la différenciation morphologique entre différents pools de variétés est relativement restreinte. L'un des rares exemples d'une telle différenciation concerne les individus examinés chez les Aluku (Noirs marrons) du Maroni en Guyane française, qui sont nettement différenciés des autres provenances (y compris les maniocs des populations avoisinantes des amérindiens Wayana du haut Maroni) par leurs valeurs plutôt négatives sur l'axe 3 (figure 5).

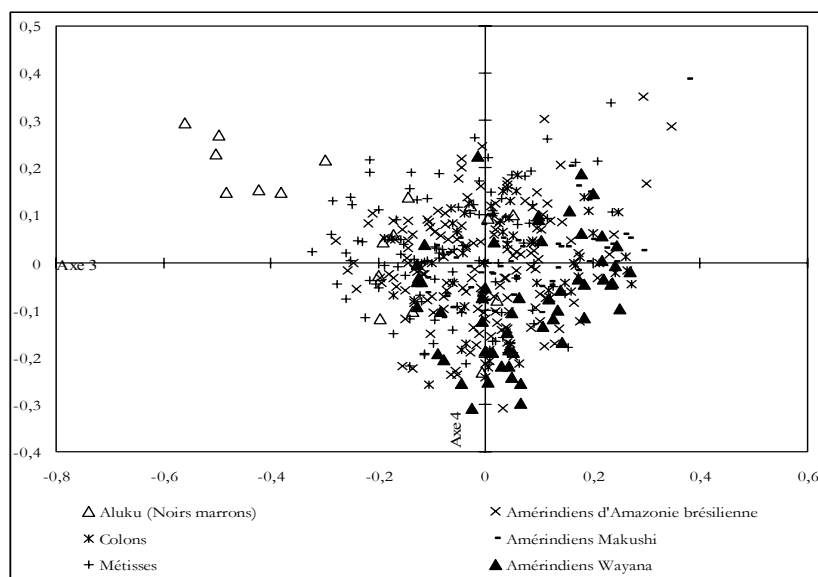


Figure 5 : Représentation graphique des axes trois et quatre de l'analyse factorielle des correspondances obtenue à partir des données morphologiques (20 descripteurs) : projection des morphotypes obtenus à partir de 432 individus suivant leur ethnie (ou groupe culturel) d'origine.

3.2.3. *Maniocs doux et amers*

Pour l'ensemble des individus examinés, il y a un large recouvrement de l'espace morphologique occupé par les manioc doux et les manioc amers (figure 6). Pourtant, une différence d'intensité apparaît, avec la plupart des individus doux concentrés dans le quadrant défini par des valeurs positives pour les deux axes 1 et 2. La grande majorité des individus doux proviennent des populations de colons du haut Juruá. Si on examine les individus provenant de cette région séparément des autres, un modèle intéressant apparaît (figure 6) : la différenciation morphologique entre les individus amers de cette région et ceux des autres régions est faible mais une telle différenciation apparaît entre les individus doux du haut Juruá et ceux des autres régions. Ces derniers semblent présenter une plus faible gamme de morphotypes, tous avec des valeurs négatives pour l'axe 1 et des valeurs proches de 0 pour l'axe 2. Le faible effectif des individus doux provenant d'autres régions (et des individus amers du haut Juruá) plaide pour la prudence dans l'interprétation de ce patron, mais nous pouvons émettre l'hypothèse d'une différenciation morphologique pour les manioc doux entre le haut Juruá d'une part, et l'Amazonie centrale et orientale et les Guyanes, de l'autre. Cette différenciation serait accompagnée d'une réduction de la diversité morphologique des manioc doux dans ce deuxième ensemble. En revanche, nos données indiquent l'absence de différenciation géographique chez les manioc amers pour les traits morphologiques examinés.

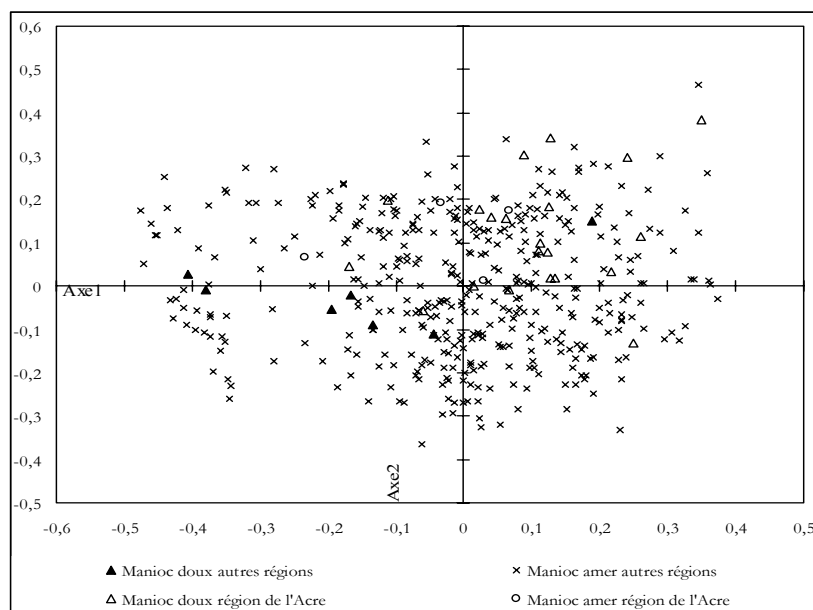


Figure 6 : Représentation graphique des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances obtenue à partir des données morphologiques (20 descripteurs) : projection des morphotypes obtenus à partir de 432 individus répartis en fonction de leur nature amère ou douce et de leur localisation intérieure ou extérieure à la région de l'Acre.

4. DISCUSSION

4.1. Structuration géographique de la diversité génétique neutre

4.1.1. Différenciation génétique entre les maniocs doux et amers

Nos données montrent une différenciation, pour des marqueurs génétiques supposés neutres, entre maniocs doux et maniocs amers. Comme la plupart de nos échantillons de maniocs doux proviennent d'une seule région, il est difficile de séparer les effets de l'origine géographique de ceux d'une différenciation doux / amer. Cependant, d'autres études ont montré une différenciation génétique similaire pour ce type de marqueurs entre variétés douces et amères provenant d'une même région géographique [18], [19], [20].

La nette structuration spatiale des variétés douces et amères allée à la faible représentativité des collections du CIAT utilisées permet d'envisager parallèlement au foyer de domestication reconnu par Olsen et Schaal [22] à la frontière Brésil - Bolivie, un autre événement de diversification qui se situerait dans la région nord de l'Amazonie, à la frontière du Venezuela et du Brésil. Ce

second foyer concernerait des maniocs amers. Il serait intéressant d'étudier si le foyer reconnu par Olsen et Schaal [22] concerne davantage les maniocs doux que les amers. Nos résultats soulèvent la vieille question, toujours non résolue, de l'origine des variétés douces et amères [16]. Nos données et celles de Mühlen [19] indiquent que la séparation des deux groupes est relativement ancienne et refléterait deux origines géographiques distinctes. La question de savoir s'il s'agit de deux événements indépendants de domestication, ou d'une différenciation post-domestication, demeure ouverte.

L'hypothèse d'une diversification des maniocs amers dans la partie nord-ouest de l'Amazonie et d'une introduction relativement récente de maniocs doux dans cette région, repose sur l'existence d'un foyer de haute diversité de maniocs amers dans la région du Rio Negro et de l'Orénoque [5], [13], [23], [24] et sur des considérations linguistiques et de taxonomie locale. Les variétés amères sont spécifiquement nommées dans les langues amérindiennes locales alors que les douces reçoivent le nom de *macaxeiras*, terme d'origine tupi amplement utilisé dans les régions centre et nord-est du Brésil pour désigner les variétés à faible teneur en HCN. De plus, en Amazonie du nord-ouest, les maniocs amers ou *mandiocas* constituent une catégorie particulière de plantes cultivées alors que les *macaxeiras* font partie du groupe des *frutas da roça*, large catégorie qui recouvre toutes les autres espèces cultivées dans les abattis [14]. De même, les maniocs doux sont absents des mythes locaux sur l'origine de l'agriculture et des plantes cultivées. Enfin, la faible proportion de maniocs doux en relation au grand nombre de variétés amères est un argument de plus pour montrer que les premiers ont été très probablement introduits en Amazonie centrale au cours de l'histoire du contact avec les Blancs. Dans le haut Rio Negro, celui-ci a commencé au début du XVII^e siècle avec la recherche d'esclaves puis s'est poursuivi avec la venue des commerçants et missionnaires qui ont pu introduire ces maniocs doux, d'un usage plus aisé que les amers. Ces variétés ont pu venir aussi bien de l'amont que de l'aval. Cette hypothèse d'introduction de maniocs doux via la présence des Blancs ne permet cependant pas d'exclure totalement la possibilité de contacts inter-tribaux avec des groupes indigènes situés en Colombie ou au Venezuela, cultivateurs de manioc doux. Aujourd'hui, il apparaît clairement que le nombre de variétés douces cultivées augmente avec le degré d'insertion dans le marché [23].

La différenciation génétique pour des marqueurs neutres observée entre variétés douces et amères est aussi, à l'échelle locale, à mettre en relation avec la conclusion des spécialistes de la taxonomie [27] et de l'amélioration génétique du manioc [31]. Selon ceux-ci, l'ensemble des variétés appartient à une seule espèce biologique, sans barrières intrinsèques aux flux géniques. Les pratiques agricoles jouent peut-être un rôle dans la différenciation observée. Par exemple, dans les régions où les variétés amères dominent, les douces sont souvent plan-

tées non pas en plein champ mais dans un coin de l'abattis ou dans des jardins de case. Les variétés douces sont aussi souvent à cycle plus court que les amères. La 'micro-allopatric' et l'allochronie partielle ainsi produites pourraient restreindre les flux polliniques entre les deux groupes de variétés. Les modèles de variation que nous avons observés suggèrent une différenciation relative, tempérée par des flux géniques, entre maniocs doux et amers.

4.1.2. Structuration géographique au sein des variétés amères

La grande diversité variétale des maniocs cultivés par les Amérindiens du haut Rio Negro [13], [14], [17] est reflétée par la diversité génétique révélée par les marqueurs microsatellites, qui est supérieure à celles des pools de variétés de chacune des autres régions étudiées. Dans l'analyse en composantes principales, les maniocs cultivés par les deux ethnies étudiées dans cette région, les Baniwa et les Baré, se superposent totalement. Les mécanismes de circulation des variétés déjà décrits [23] expliquent aisément cette absence de différenciation dans le haut Rio Negro. En revanche, il apparaît que la diversité génétique attachée aux maniocs des Makushi soit plus proche de celle des maniocs Sateré-Mawé que des maniocs du Rio Negro, alors que les distances entre ces grandes régions sont du même ordre de grandeur. Ce résultat suggère que l'étude de la structuration génétique spatiale, accompagnée d'études linguistiques, ethnologiques et ethnohistoriques, pourrait éclaircir l'histoire de la diffusion du germoplasme du manioc dans le bassin amazonien.

4.2. Structuration de la diversité morphologique

4.2.1. Grande diversité morphologique au sein de chaque pool de variétés, peu de différenciation entre pools

Le grand recouvrement observé entre la plupart des pools indique i) que la diversité morphologique potentielle est comparable entre pools et ii) qu'il y a relativement peu de différenciation dans l'étendue de l'espace morphologique occupé par chaque pool. L'absence de différences très marquées entre pools dans la gamme de variation morphologique est surprenante, au vu des différences entre groupes dans le nombre de variétés (tableau I ; [17]) et dans l'amplitude de la diversité génétique neutre (figure 2).

En termes de morphologie, les différences entre groupes dans la diversité variétale semblent correspondre surtout à une division plus ou moins fine, selon le groupe, d'une gamme de variation (pour chaque trait et combinaison de traits) commune à tous les groupes. Il existe de réelles différences entre groupes dans la diversité de morphotypes, mais le fait que les extrêmes de variation sur les différents axes — et pour chaque trait pris séparément — soient représentés dans chaque pool, suggère que chaque pool

garde la potentialité de générer une diversité de morphotypes intermédiaires. Le degré auquel ce potentiel est réalisé dépendra du mode de gestion de la diversité, en particulier l'acquisition et la conservation de nouveaux morphotypes par le biais des réseaux d'échanges ou de l'incorporation de plantes issues de graines [17], [23].

Enfin, dernier point, l'importance accordée aux traits architecturaux dans la différenciation des variétés, reflète l'attention donnée à la partie épigée de la plante qui est celle qui est porteuse du nom de la variété et qui est reconnue d'emblée.

4.2.2. Les relations entre diversité variétale, diversité génétique, et diversité morphologique

Pour les pools de variétés pour lesquels nous disposons des deux types de données, il apparaît que la diversité variétale (le nombre de variétés reconnues localement) est corrélée à la diversité génétique révélée par les marqueurs microsatellites. La valorisation de la diversité phénotypique par les agriculteurs, qui trouve son expression quantitative dans la reconnaissance et le maintien d'un grand nombre de morphotypes, a donc un impact positif sur la diversité génétique globale de la population de variétés. Cependant, ces deux types de diversité ne semblent pas étroitement corrélés à la diversité morphologique potentielle, représentée par l'espace occupé par chaque pool de variétés sur les axes factoriels identifiés par notre analyse. Pour le seul groupe où nous avons étudié cet aspect, les maniocs cultivés par les Amérindiens Makushi, la corrélation entre distance morphologique et distance génétique séparant deux individus est aussi très faible [11]. Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse que la variation morphologique est déterminée par quelques gènes majeurs, qui se trouvent recombinaisonnés dans une grande gamme de génotypes, par le biais de la reproduction sexuée. Une grande partie de la variation morphologique globale est conservée dans chaque pool de variétés.

Pour conclure, une différenciation régionale est observée pour les marqueurs génétiques neutres, mais pas pour la variation morphologique. Un échantillonnage plus étendu des maniocs doux d'Amazonie centrale et orientale permettrait de confirmer si la réduction de la diversité morphologique ici suggérée se confirme ou non. S'il existe des phénomènes d'endémisme régional de variétés pour des caractères sélectionnés, cet endémisme concerne des traits plus particuliers que les caractères morphologiques examinés ici, par exemple des caractères biochimiques. La distinction entre variétés douces et amères n'en est que l'exemple le plus évident.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a été menée entre 1995 et 1997 dans le cadre de la coopération IRD (Institut de recherche pour le développement) - Cenargen (Centre national des ressources génétiques et de biotechnologies) puis, entre 1998 et 2000, dans celui de la coopération avec l'Isa (*Instituto Socioambiental*) et le CNPq (Centre national de recherches scientifiques et technologiques brésilien). Dans cette deuxième phase, elle a bénéficié des financements du BRG (Bureau des ressources génétiques), du CNPq, de la FAPESP (*Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo*), de l'IRD, du Programme « Environnement, Vie et Société » du CNRS, du Programme « Avenir des Peuples des Forêts Tropicales » (Commission Européenne, DG VIII) et de l'appui logistique de l'ISA. Le soutien du BRG nous a permis de travailler ensemble et d'entreprendre l'approche comparative à l'échelle de l'Amazonie. Nous remercions vivement les agricultrices et agriculteurs des différentes régions qui ont autorisé et stimulé la réalisation de cette recherche. Nous adressons nos remerciements à l'Institut Agronomique de Campinas (IAC), en particulier Teresa Losada et Carlos Colombo pour avoir permis la réalisation d'une partie des analyses génétiques dans leur laboratoire. La recherche au Guyana a été autorisée par la *Environmental Protection Agency* et le ministère des Affaires Amérindiennes, dans le cadre d'un accord avec le *National Agronomical Research Institute*.

RÉFÉRENCES

- [1] Boster J., A comparison of the diversity of Jivaroan gardens with that of the tropical forest, *Human Ecol.* 2 (1983) 47-67.
- [2] Boster J., Classification, cultivation, and selection of Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta* (*Euphorbiaceae*), *Adv. Econ. Bot.* 1 (1984) 34-47.
- [3] Carneiro R. L., The cultivation of manioc among the Kuikuru of the Upper Xingu, in: Hames R.B., Wickers W.T. (éds.), *Adaptive Responses of Native Amazonians*, Academic Press. London, New York, San Francisco, 1983, pp. 65-111.
- [4] Chavarriaga-Aguirre P., Maya M.M., Bonierbale M.V., Kresovich S., Fregene M.A., Tohme J., Kochert G., Microsatellites in cassava (*Manihot esculenta* Crantz): discovery, inheritance and variability, *Theor. Appl. Genet.* 97 (1998) 493-501.
- [5] Chernela J.M., Os cultivares de mandioca na área do Uaupês (Tukáno), In: Ribeiro, B.G. (éd.), *Suma Etnológica Brasileira*, vol.1 – Etnobiologia, Vozes/FINEP, Petrópolis, 1986, pp. 151-158.
- [6] Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.R., A plant DNA miniprep: version II, *Plant Molecular Biology and Reproduction* 1 (1983) 19.
- [7] Dufour D.L., Wilson W.M., La douceur de l'amertume : une réévaluation des choix du cassava amer par les Indiens Tukano d'Amazonie, In : Hladik C.-M., Hladik A., Pagezy H., Linares O.F., Koppert G.J.A., Froment A. (éds.), *L'ali-*

- mentation en Forêt Tropicale: Interactions Bioculturelles et Perspectives pour le Développement, UNESCO, Paris, 1996, pp. 1231-1238.
- [8] Elias M., Le Manioc chez les Makushi : une richesse à valoriser. In : Grenand P. (éd.), Les Peuples des Forêts Tropicales Aujourd'hui. Volume IV. Région Caraïbes. Guyanes. Belize. Programme APFT. Bruxelles, 2000, pp. 201-221.
- [9] Elias M., McKey D., Panaud O., Anstett M.C., Robert T., Traditional management of cassava morphological and genetic diversity by the Makushi Amerindians (Guyana, South America): Perspectives for on-farm conservation of crop genetic resources, *Euphytica* 120 (2001) 143-157.
- [10] Elias M., Panaud O., Robert T., Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system, using AFLP markers, *Heredity* 85 (2000) 219-230.
- [11] Elias M., Penet L., Bertolino P., Vindry P., McKey D., Panaud O., Robert T., Unmanaged sexual reproduction in a vegetatively propagated crop, cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and dynamics of genetic diversity assessed with microsatellite markers, *Mol. Ecol.* 10 (2001) 1895-1908.
- [12] Elias M., Rival L., McKey D., Perception and management of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) diversity among Makushi Amerindians of Guyana (South America), *J. Ethnobiol.* 20 (2000) 239-265.
- [13] Emperaire, L., Elementos de discussão sobre a conservação da agrobiodiversidade: o exemplo da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) na Amazônia brasileira, in: Capobianco J.P. (éd.), Biodiversidade da Amazônia Brasileira, Avaliação e Ações Prioritárias para a Conservação, Uso Sustentável e Repartição dos Benefícios, ISA / Estação Liberdade. São Paulo, 2001, pp. 225-234.
- [14] Emperaire L., Pinton F., Second G., Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc (*Manihot esculenta* Crantz) en Amazonie du Nord-Ouest, *Natures, Sciences et Sociétés* 6 (1998) 27-42.
- [15] Fleury M., L'agriculture wayana : une transition viable, in : Grenand P. (éd.), Les Peuples des Forêts Tropicales Aujourd'hui, Volume IV. Région Caraïbes. Guyanes. Belize. Programme APFT. Bruxelles, 2000, pp. 151-161.
- [16] McKey D., Beckerman S., écologie et évolution des produits secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. In: Hladik C.-M., Hladik A., Pagezy H., Linares O.F., Koppert G.J.A., Froment A. (éds.), L'alimentation en Forêt Tropicale: Interactions Bioculturelles et Perspectives pour le Développement, UNESCO, Paris, 1996, pp. 145-164.
- [17] McKey D., Emperaire L., Elias M., Pinton F., Robert T., Desmoulière S., Rival L., Gestions locales et dynamiques régionales de la diversité variétale du manioc en Amazonie, *Genet. Sel. Evol.* 33 (2001) 465-490.
- [18] Mkumbira J., Chiwona-Karltun L., Lagercrantz U., Mahungu M.M., Saka J., Mhone A., Bokanga M., Brimer L., Gullberg U., Rosling H., Classification of cassava into "bitter" and "cool" in Malawi : the farmers' method, in: Taylor, N.J., Ogbe, F., Fauquet, C.M. (éds.), CBN-V. Fifth International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network. Abstract Book. Danforth Plant Science Center, St. Louis, USA, 2001, p. 131.
- [19] Mühlen G. S., Avaliação da Diversidade Genética de Etnovarietades de Mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) com Marcadores de DNA: RAPD, AFLP e Microsatélites, Piracicaba, Tese de doutorado em Agronomia, ESALQ, 1999.

- [20] Narvaez-Trujillo A.T., Lozada T., Second G., The dynamics of the sweet-bitter differentiation in cassava varieties as unravelled by molecular polymorphism, in: Taylor, N.J., Ogbe, F., Fauquet, C.M. (éds.), CBN-V. Fifth International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network. Abstract Book. Danforth Plant Science Center, St. Louis, USA, 2001, p. 133.
- [21] Nei M., Li W., Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases, Proc. Nat. Acad. Sci. USA 76 (1979) 5269-5273.
- [22] Olsen K.M., Schaal B.A., Microsatellite variation in cassava (*Manibot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: Further evidence for a southern Amazonian origin of domestication, Amer. J. Bot. 88 (2001) 131-142.
- [23] Pinton F., Emperaire L., Le manioc en Amazonie brésilienne : diversité variétale et marché, Genet. Sel. Evol. 33 (2001) 491-512.
- [24] Renvoize S.A., The area of origin of *Manibot esculenta* as a crop plant - a review of the evidence, Econ. Bot. 26 (1972) 352-360.
- [25] Ribeiro B.G., Os Indios das águas pretas, EDUSP/Companhia das Letras, São Paulo, 1995.
- [26] Roa A.C., Estimación de la Diversidad Genética en *Manibot* spp. Mediante Morfología y Marcadores Moleculares, Tesis da Facultad de Ciencias, Universidade de Valle, Cali, Colombie, 1996.
- [27] Rogers D., Appan S.G., *Manibot*, Manihotoides (Euphorbiaceae), Flora Neotropica 13, 1973, 272 p.
- [28] Rohlf F.J., NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Applied Biostatistics Inc., New York, 1992.
- [29] Salick J., Cellinese N., Knapp S., Indigenous diversity of cassava: generation, maintenance, use and loss among the Amuesha, Peruvian upper Amazon, Econ. Bot. 51 (1997) 6-19.
- [30] SAS. SAS/STAT User's Guide, Release 6.12, SAS Institute, Cary, N.C., 1996.
- [31] Silvestre P., Arraudeau M., Le manioc. Maisonneuve et Larose/ A.C.C.T., Paris, 1983.