

STRUCTURATION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES ESPÈCES SPONTANÉES DE *MANIHOT* (EUPHORBIACEAE) EN GUYANE FRANÇAISE

De la phylogéographie à la biologie de conservation des parents sauvages du manioc

Coordinateur : Doyle McKEY, Université Montpellier II, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR 5175 CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 05, France

Participants : Jean-Jacques de Granville (IRD, Herbar de la Guyane, Cayenne) ; François Renoux (CDD, CEFE) ; Françoise Grenand (CNRS, mise à disposition du Centre IRD d'Orléans) ; Emmanuel Douzery (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier [ISEM, UMR CNRS 5554], Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34090 Montpellier)

Mots clés : ressources génétiques, phylogéographie, écologie évolutive, domestication, hybridation plantes domestiquées / parents sauvages

Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

L'objectif central de ce projet était de caractériser la diversité du genre *Manihot* (Euphorbiacées) – le manioc domestiqué et ses parents sauvages – en Guyane française pour mieux connaître, conserver et gérer ces ressources. A l'échelle locale, nous avons étudié la structuration génétique spatiale aux niveaux inter- et intra-populationnels, ainsi que le fonctionnement écologique des populations. A l'échelle régionale, nous avons étudié la diversité et la phylogéographie des populations des espèces de *Manihot* dans les Guyanes. A l'échelle de la région néotropicale, dans une composante toujours en cours, nous collaborons avec d'autres équipes pour déceler les relations phylogénétiques au sein du genre pour comprendre les

origines du manioc domestiqué et la radiation évolutive du genre *Manihot*. Notre étude intègre les populations de *Manihot* sauvages, ainsi que celles du manioc domestiqué, pour deux raisons : (1) La comparaison des *Manihot* sauvages et domestiqués nous permet d'éclaircir plusieurs aspects de l'évolution sous domestication du manioc. (2) Le manioc s'hybride avec ses parents sauvages ; il est nécessaire d'évaluer les conséquences de l'hybridation en terme de gestion et de conservation.

Principaux résultats : acquis scientifiques, transferts pour la gestion, recommandations

Le fonctionnement des populations du manioc domestiqué.

Nos études antérieures avaient déjà documenté les grandes lignes du fonctionnement des populations de manioc sous gestion amérindienne, en particulier leur système mixte de reproduction, liant la propagation clonale (par boutures de tiges) et l'incorporation régulière de plantes issues de graines, source de nouveaux clones. L'intégration des génotypes recombinants permet de compenser la perte de génotypes attendue avec chaque génération de propagation purement clonale. Cependant, la prédominance de la propagation clonale a comme résultat la fréquence élevée dans les champs d'un nombre relativement restreint de clones, ce qui devrait conduire à une forte proportion de croisements consanguins. Chez une plante préférentiellement allogame comme le manioc, ceci devrait à son tour conduire à la dépression consanguine. Le maintien de fortes performances agronomiques demande que l'incorporation des plantes issues de graines soit sélective. L'objectif de cette composante de la présente étude était d'étudier les éventuels mécanismes d'une telle sélection en suivant la démographie et la génétique des cohortes de plantes issues de graines au cours d'un cycle de culture, du brûlis jusqu'à la récolte et la préparation des boutures. L'étude sur le terrain a été conduite dans deux champs des Amérindiens Palikur près de St. Georges de l'Oyapock. Dans chacune des parcelles, nous avons cartographié chaque plante issue de graine et pris pour chaque individu trois mesures pour estimer sa taille. Une petite quantité de jeunes feuilles était prise de chaque plante pour permettre son génotypage pour six locus microsatellites. Après ce premier recensement, les plantes issues de graines ont été recensées de nouveau après le désherbage manuel effectué par les agriculteurs plusieurs mois après le brûlis, action susceptible d'être un facteur de mortalité des plantes « volontaires ». Ensuite, les plantes volontaires ont été recensées à la fin du cycle, pour étudier la mortalité due aux

causes naturelles. Finalement, dans une parcelle, nous avons étudié la sélection effectuée par l'agriculteur dans l'incorporation des plantes issues de graines dans son stock de boutures. Les méthodes sont présentées en détails dans deux publications (Pujol *et al.*, 2005a, Pujol et McKey, 2006).

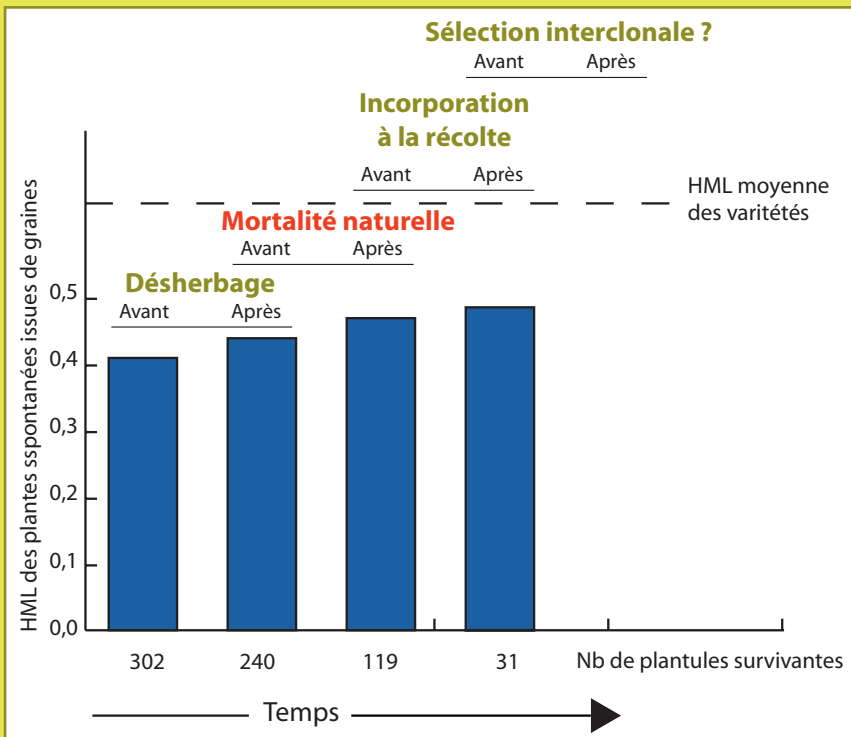
Dans les deux parcelles suivies, les plantes issues de graines ont subi une forte mortalité. Cette mortalité était sélective, tant au niveau phénotypique qu'au niveau génotypique. Trois étapes de sélection ont été identifiées et quantifiées. (1) **Le premier événement sélectif était le désherbage manuel de la parcelle** (Pujol *et al.*, 2005a). En éliminant les adventices, les agriculteurs disent qu'ils n'arrachent pas les plantes issues de graine de manioc. Cependant, des recensements avant et après désherbage dans les deux parcelles montraient qu'entre le quart et le tiers des plantes respectivement avaient disparu à cause de cette action. Les plantes tuées lors du désherbage étaient significativement plus petites que les plantes ayant survécu au désherbage. Elles étaient aussi significativement plus homozygotes, à cause de la corrélation entre taille (et taux de croissance, étant donné que toutes les plantes issues de graines avaient approximativement la même âge) et hétérozygotie multilocus. Il semble que les petites plantes n'aient pas été vues par l'agriculteur, et que leur mortalité peut être attribuée à une sélection humaine inconsciente. (2) **La mortalité naturelle était responsable de la deuxième étape de sélection** (Pujol et McKey, 2006). Cette mortalité a été due à la compétition entre les plantes issues de graines. Les graines du manioc étant disséminées et enfouies par les fourmis (photo 1), les plantes issues de graines se trouvent souvent agrégées, la taille de ces agrégations correspondant aux dimensions des chambres des fourmilières. Dans la compétition intense qui s'ensuit, les plantes initialement plus grandes avaient un avantage. La taille étant toujours positivement corrélée avec le taux d'hétérozygotie multilocus, les plantes ayant survécu durant cette étape étaient non seulement plus grandes, mais aussi plus fortement hétérozygotes que celles qui ont péri. (3) **Dans la troisième étape, les agriculteurs, lors de la récolte, sélectionnaient les plantes issues de graines qu'ils allaient utiliser pour préparer des boutures.** Cette étape de sélection humaine consciente favorisait aussi les plantes plus vigoureuses. A chacune de ces trois étapes, un mécanisme différent était responsable de la mortalité sélective, mais tous ces mécanismes ont agi dans le même sens : une mortalité disproportionnée des individus de petite taille. La taille étant significativement corrélée à l'hétérozygotie multilocus – reflet de la dépression de valeur sélective due à la consanguinité – les plantes ayant survécu à chaque étape étaient caractérisées par un taux d'hétérozygotie plus élevé que la population avant l'événement de sélection. Ainsi la sélection naturelle et la sélection humaine,

consciente et inconsciente, agissaient ensemble tout au long du cycle de culture, de façon que les plantes issues de graines ayant survécues approchaient de plus en plus les clones hétérozygotes et vigoureux qui constituent les variétés locales (figure 1). Ces mécanismes sélectifs expliquent comment les agriculteurs peuvent combiner les avantages des deux modes de reproduction, clonal et sexué. En effet, **la population de manioc dans une parcelle est constituée de deux compartiments à fonctionnement très contrasté des points de vue génétique et écologique. Le compartiment clonal assure la production à court terme, tandis que le compartiment sexué assure la création et le tri sélectif de nouveaux génotypes, indispensables pour le potentiel adaptatif et donc la production à long terme.**



Photo 1: Une ouvrière de la fourmi *Ectatomma brunneum* portant vers son nid un diaspore de *Manihot tristis* (dont la graine a été marquée avec de la peinture blanche pour permettre le suivi). Savane Maillard, près de Macouria, Guyane française. Les fourmis sont attirées par l'élaïosome, corps lipidique de couleur blanchâtre à l'extrémité de la graine. En enfouissant les graines dans leur nid, les fourmis constituent une banque de graines dormantes dans le sol. La myrmécochorie, l'établissement d'une banque de graines dans le sol, la dormance physiologique, et le déclenchement de la germination par un signal thermique, sont des adaptations de nombreuses espèces de *Manihot* aux milieux dynamiques des écotones forêt/savane. Ces adaptations continuent à fonctionner chez le manioc domestiqué, dans les agroécosystèmes créés par l'agriculture itinérante sur brûlis.

Figure 1. Sélection naturelle et sélection humaine (consciente et inconsciente) agissent ensemble sur les plantes consanguines, de façon qu'à la fin du cycle de culture, le niveau d'hétérozygotie multilocus des plantes issues de graines ayant survécu jusqu'à la récolte approche celui des clones propagés comme variétés locales (Pujol *et al.*, 2005a ; Pujol et McKey, 2006).



Le fonctionnement des populations sauvages.

L'écologie reproductive sexuelle du manioc domestiqué reflète celle de l'ancêtre sauvage. Les plus proches parents sauvages du manioc sont un complexe d'espèces (probablement une seule espèce polytypique) s'étendant tout autour du bassin amazonien, dans les écotones forêt / savane des marges saisonnièrement sèches de l'Amazonie. Nous avons étudié sur le terrain des populations de *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* (marge sud de l'Amazonie, Rondônia), considérées comme l'ancêtre direct du manioc, et des populations guyanaises appartenant au même complexe, mais qui sont mieux connues sous le nom de *M. tristis*. Dans les deux régions, ces parents très proches du manioc sont des plantes inféodées aux écotones forêt / savane. Germant après des perturbations (incendies,...) à partir de banques de graines dormantes dans le sol, elles adoptent une forme buissonnante dans les premiers stades de succession, devenant lianescentes avec la fermeture du milieu. Dans les stades tardifs de succession, elles finissent par disparaître, laissant une banque de graines, qui germeront après une nouvelle perturbation. Le manioc domestiqué a conservé ce système, qui est bien « pré-adapté » à l'alternance jachère-brûlis. Les graines produites lors d'un cycle de culture restent dormantes durant toute la jachère et germent au début du nouveau cycle de culture, juste après le brûlis.

L'écologie de reproduction des parents sauvages du manioc, et du manioc lui-même, est constituée de trois groupes de traits interdépendants : des adaptations pour la myrmécochorie (dissémination et enfouissement des graines par les fourmis, constitution d'une banque de graines dormantes dans le sol) ; une stratégie de dormance physiologique où la germination est déclenchée non pas par la lumière mais par un signal thermique, le réchauffement du sol, qui indique l'absence de couverture végétale ; et la morphologie fonctionnelle de la plantule (Pujol *et al.*, 2005b).

Nous avons étudié de façon approfondie le rôle de la myrmécochorie. Dans une première étude nous avons montré que (i) l'élaïosome (corps lipidique présent sur chaque graine) est attractif à toutes les espèces de fourmis (à l'exception des fourmis champignonnistes, *Atta* et *Acromyrmex*) présentes dans les savanes côtières ; (ii) la graine démunie de l'élaïosome n'est pas attractive aux fourmis ; (iii) la seule fourmi jouant un rôle important dans la dissémination est *Ectatomma brunneum*. Cette espèce est présente dans toutes les savanes que nous avons échantillonnées, ainsi que dans les champs amérindiens de manioc. Une deuxième étude focalisée sur cette espèce (Renard, 2006) a montré que les graines sont portées dans les chambres du nid contenant le plus grand nombre de couvain (qui sont nourris par les

élaïosomes), et que ces chambres sont souvent les plus profondes. Si les graines restent à cette profondeur, elles n'apercevront pas le signal thermique déclenchant la germination, et n'auront pas suffisamment de réserves pour atteindre la surface. Notre étude a mis à jour un mécanisme assurant le transport secondaire à la surface des graines enterrées profondément : après de fortes pluies, la nappe d'eau dans le sol monte, inondant les chambres profondes. Après la redescente de la nappe, les fourmis nettoient les chambres inondées, portant des graines démunies d'élaïosome au tas de déchets à la surface près de l'entrée du nid. Ceci est un endroit propice pour la germination et l'établissement de la plantule.

Nos études suggèrent aussi la *dispersion dirigée* des graines vers des microsites favorables, bénéfice rarement démontré de la dispersion zoochore. Dans les savanes côtières de la Guyane, de faibles différences de topographie ont des conséquences importantes pour le drainage. Nous avons montré que les nids d'*Ectatomma* sont restreints aux microsites les mieux drainés. Les *Manihot* ne tolèrent pas, eux non plus, les sols mal drainés. Leurs graines, projetées partout par une première étape de dispersion ballistique, sont ensuite concentrées par les fourmis dans les sites les mieux drainés.

Adaptations divergentes dans la radiation évolutive du genre *Manihot*.

De nombreuses espèces de *Manihot*, y compris les plus proches parents du manioc domestiqué, sont inféodées à l'écotone forêt / savane. Parmi leurs adaptations à ce type de milieux est une grande plasticité dans leur forme de vie : arbustives dans des milieux ouverts des premiers stades de succession, elles deviennent lianescentes avec la fermeture de la végétation. A partir de cette stratégie que nous supposons ancestrale (la phylogénie moléculaire sur laquelle nous travaillons nous permettra de tester cette hypothèse ; voir la section « Perspectives »), plusieurs tendances évolutives se dessinent. L'une de ces tendances est l'adaptation aux milieux forestiers. En Guyane, *Manihot* aff. *quinquepartita* illustre cette tendance, avec la spécialisation du port lianescent au dépend de la phase arbustive et l'évolution d'une stratégie de régénération libérant la plante de toute dépendance aux habitats ouverts (des graines plus grandes, renfermant plus de réserves ; une stratégie de dissémination des graines par les vertébrés frugivores [transformation de la capsule en drupe, fruit charnu] ; régénération en chablis). Une tendance évolutive très différente est montrée par le manioc domestiqué : cultivé uniquement dans des milieux maintenus ouverts, le manioc domestiqué aurait perdu les adaptations ancestrales à la phase forestière des écotones. Nous avons étudié (collaboration avec N. Rowe de l'AMAP) la biomécanique

des tiges de *Manihot* aff. *quinquepartita* et du manioc domestiqué. Nos résultats montrent que la première est caractérisée par une énorme plasticité dans l'architecture mécanique, avec différents types de bois formés en fonction du port autoportant ou lianescent de l'individu à différents stades de son ontogenèse. A l'opposé, le manioc domestiqué a perdu cette plasticité (Ménard, 2006).

Mise en évidence de traits morphologiques ayant évolué sous la domestication.

En plus de ces différences dans la biomécanique des tiges, nos travaux ont identifié un ensemble d'autres traits différenciant le manioc domestiqué des populations du parent sauvage étudié en Guyane, '*M. tristis*' (appelé prématurément *M. pruinosa* dans l'une de nos publications [Pujol *et al.*, 2005b], et (par collaboration avec des collègues brésiliens) du plus proche parent sauvage du manioc, *M. esculenta* subsp. *flabellifolia*. Ces divergences phénotypiques - constituant ensemble le syndrome de domestication - semblent refléter l'évolution d'adaptations à des milieux contrastés entre le manioc et les parents sauvages (Pujol, 2004 ; Pujol *et al.*, 2005b). Les traits du manioc sauvage, adaptés aux écotones forêt/savane, ont été transformés lors de la domestication pour devenir adaptés aux milieux agricoles. Ces adaptations à la domestication incluent non seulement des traits directement sélectionnés par les agriculteurs - plus grand rendement en tubercules, meilleure aptitude à la propagation par boutures de tiges - mais aussi des adaptations produites par la sélection naturelle.

Parmi ces adaptations, la plus frappante est la morphologie fonctionnelle de la plantule. Une analyse détaillée des différences entre le manioc et ses parents sauvages dans ce groupe de traits est présentée par Pujol *et al.* (2005b). La morphologie des plantules du manioc sauvage (germination hypogée) entraîne une croissance initiale lente (cotylédons non photosynthétiques), mais confère une plus grande tolérance à la perte des parties aériennes, par l'existence de réserves (cotylédons plus hypocotyle) et de méristèmes (axillaires aux cotylédons et sur la partie souterraine de l'épicotyle) au-dessous du niveau du sol. Ainsi le manioc sauvage est adapté à des milieux pauvres en ressources et imprévisibles, où les risques de perte des parties aériennes sont importants. Chez le manioc domestiqué (germination épigée), par contre, la mise en place très rapide de cotylédons photosynthétiques confère une croissance initiale rapide, favorisée par la relative abondance de ressources (eau, lumière, sels nutritifs) dans les champs agricoles. Cependant, la plante est très sensible à la perte de ses parties aériennes, ne possédant ni de réserves, ni de méristèmes souterrains.

Flux génique entre compartiments sauvage et domestiqué.

L'hybridation entre manioc domestiqué et sauvage ouvre des opportunités pour utiliser ces plantes comme systèmes modèles pour étudier de nombreuses questions générales en biologie évolutive. Du point de vue de la gestion des populations domestiquées, le flux de gènes provenant du compartiment sauvage pourrait avoir des impacts positifs ou négatifs selon le contexte. Ainsi, ce flux pourrait élargir la base génétique des populations domestiquées et être source de nouvelles adaptations. Cependant, le flux de gènes sauvages pourrait conduire à l'évolution de mauvaises herbes compétitives dans les champs et peut, par ce mécanisme et par d'autres, réduire le rendement et le degré d'adaptation des populations domestiquées. Du point de vue de la conservation des populations des parents sauvages, le flux de gènes domestiqués est préoccupant, car il peut conduire à « l'inondation génétique » des populations sauvages, voire à leur extinction locale par hybridation. Dans l'éventualité d'introduction de variétés génétiquement modifiées de manioc, l'existence de flux géniques du compartiment domestiqué vers le compartiment sauvage serait encore plus préoccupante, car de tels flux pourraient faciliter la diffusion de transgènes dans le compartiment sauvage.

Nous avons montré l'existence de zones d'hybridation naturelle entre manioc domestiqué et un parent sauvage en Guyane. La détection de zones hybrides a été facilitée par la divergence considérable des compartiments domestiqué et sauvage pour des marqueurs neutres. Les patrons observés pour un gène nucléaire (*G3pdh*) et pour des marqueurs microsatellites indiquent que l'introgression des gènes domestiqués dans la population sauvage est importante, et dure depuis plusieurs générations (Duputié *et al.*, en préparation) (figure 2).

Nous étudions aussi le comportement des agriculteurs qui sont à l'origine des situations de contact entre manioc domestiqué et parent sauvage permettant ces flux géniques (Lermyte, 2006). La culture du manioc dans les abattis en forêt – situation classique pour la Guyane – tend à limiter de tels contacts, car les abattis se trouvent souvent isolés des populations du parent sauvage, trouvées uniquement en savane. Dans la région d'étude, à l'origine des contacts sont des petites plantations opportunistes, souvent situées dans des terrains vagues (le long d'une route ou d'un fossé de drainage, photo2) ou dans des champs en terrain relativement marginal, et plantées le plus souvent par des immigrants sans terre. Ces choix de sites sont liés aux contraintes, en premier lieu foncières (peu d'accès aux terres). Il est à noter que les populations domestiquées impliquées dans ces contacts sont presque toujours constituées uniquement de

variétés douces de manioc, dont les racines ont de faibles teneurs en glucosides cyanogéniques, et non pas le manioc amer typique de l'agriculture traditionnelle de la Guyane. L'introgression des gènes domestiqués pourrait donc conduire à la réduction de la teneur de cette importante défense chimique chez les populations sauvages, dont les racines sont amères.

Figure 2. Distribution de l'indice hybride (fréquence individuelle de l'allèle composite W en ordonnée) en fonction du morphotype, dans une population de manioc sauvage (Savane Manuel, Guyane française) introgressée par le manioc domestiqué. Les individus du morphotype domestiqué figurant en blanc (total de 69 individus) ; les individus de morphotype intermédiaire en gris foncé (184 individus) ; les individus de morphotype sauvage en noir (148 individus) et les juvéniles en gris clair (265 individus) (A. Duputié *et al.*, en préparation)

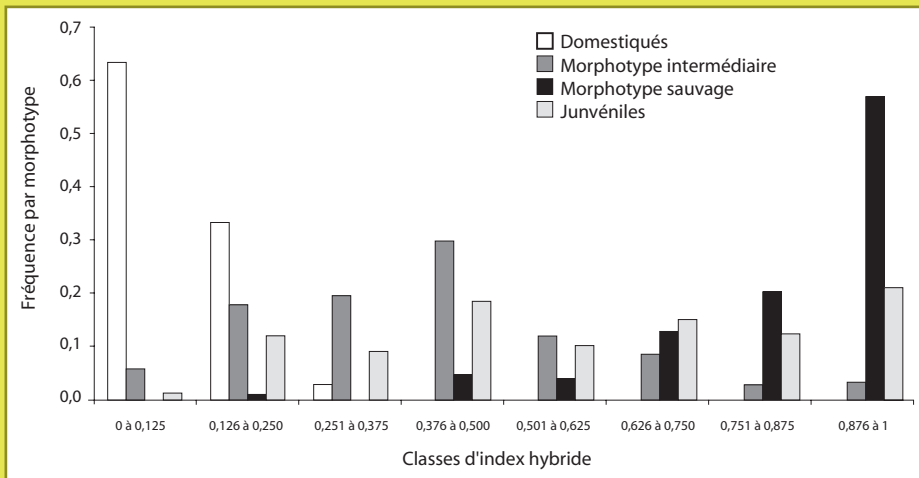
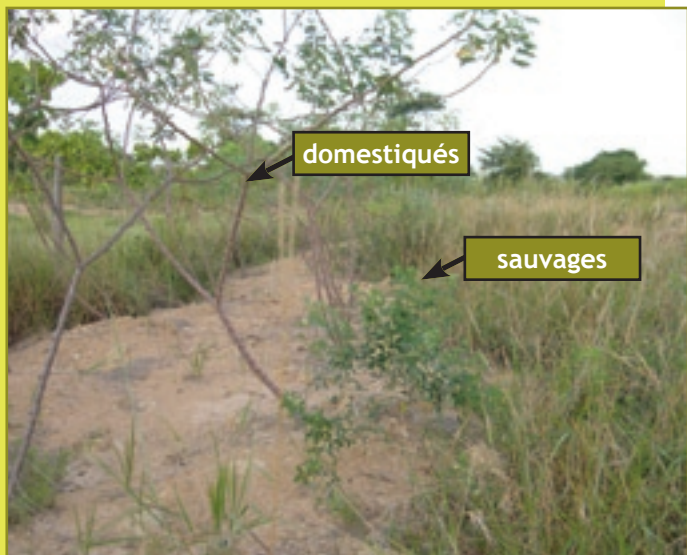


Photo 2: Une zone de contact étroit entre le manioc domestiqué et son parent sauvage *Manihot tristis*, près de Kourou, Guyane française. Sur le talus produit par l'excavation d'un fossé le long d'une route, une ligne d'une vingtaine de pieds de manioc domestiqué a été planté. Ces plantes se trouvaient alors en proximité d'une grande population de *M. tristis* qui était présente sur le site. Cette proximité facilite l'hybridation entre le manioc domestiqué et ce parent sauvage, documentée par notre étude (voir Figure 2).



Phylogéographie du manioc et de ses plus proches parents sauvages.

De nombreux aspects de l'origine du manioc domestiqué sont encore sujets à controverses. Les points non résolus incluent la nature du taxon domestiqué - « compilo-espèce » résultant d'hybridations interspécifiques complexes, ou dérivé d'un seul taxon ancestral, le nombre d'événements de domestication et le(s) lieu(x) d'origine de la domestication. Nous avons contribué à la résolution de ces questions en étudiant pour la première fois des populations de proches parents sauvages du manioc provenant des Guyanes. Couplés à d'autres données, nos résultats soutiennent l'hypothèse d'une seule origine de la domestication dans l'écotone sud d'Amazonie, à partir de populations de *Manihot esculenta* subsp. *flabellifolia*, suivi par la diffusion (probablement rapide) du manioc domestiqué à travers l'Amazonie. En contraste, les populations guyanaises du parent sauvage semblent avoir colonisé les Guyanes à partir de la marge est de l'Amazonie, suivant un couloir sec durant une période plus sèche qu'actuellement. Les populations des savanes-roches des inselbergs dans le sud de la Guyane seraient les témoins de cette colonisation, restreints actuellement à ces refuges xériques. Ces populations sont peu différenciées de celles des savanes côtières, non seulement pour le gène *G3pdh* mais aussi pour les marqueurs microsatellites.

Structuration de la diversité génétique du manioc et ses parents sauvages à l'échelle de la Guyane.

Nous avons pu étudier la structuration de la diversité génétique (8 locus microsatellites) du manioc domestiqué et le parent sauvage, *M. tristis*, à l'échelle de la Guyane, pour un jeu d'échantillons provenant de nos récoltes, et d'autres échantillons mis à notre disposition par des collaborations (Jean-Jacques de Granville, Corinne Sarthou et Philippe Gaucher pour les savanes-roches des inselbergs ; Marie Fleury pour les variétés des Aluku et amérindiens Wayana de Maripasoula ; Sandrine Manusset pour les variétés des Créoles et Palikur du bas Oyapock ; l'herbier de la Guyane pour des échantillons d'herbier des variétés Wayãpi de Trois Sauts). Les résultats (Delêtre *et al.*, en préparation) soutiennent les conclusions suivantes : (i) les deux compartiments, sauvage et domestiqué, sont bien différenciés pour ces marqueurs, comme pour les haplotypes du gène *G3pdh* ; (ii) au sein du compartiment domestiqué, il existe une légère différenciation géographique entre les variétés des trois régions échantillonnées : le bassin de l'Oyapock, Maripasoula, et littoral ; (iii) au sein du compartiment sauvage, les populations des savanes côtières sont légèrement différenciées de celles des savanes-roches des inselbergs du sud du département ; (iv) plusieurs populations sauvages montrent les effets d'introgession de gènes domestiqués, et certaines populations domestiquées montrent les effets d'introgession dans l'autre sens.

L'analyse des données montre plusieurs différences frappantes dans la structuration des populations domestiquées et sauvages. (i) La différenciation entre populations (F_{st}) est moins grande (0,114) pour le manioc domestiqué que pour le parent sauvage (0,286), reflétant l'impact des flux géniques dus aux échanges de boutures entre différents groupes habitant différentes régions. (ii) Les populations sauvages montrent, pour tous les locus confondus, un déficit significatif d'hétérozygotes ($F_{is} = 0,282$). Il est actuellement impossible d'estimer les contributions relatives de deux causes probables de ce déficit (allèles nuls [cross-amplification partielle aux sauvages des locus mis au point pour le manioc domestiqué], structuration spatiale et croisements consanguins). En contraste, les populations domestiquées montrent un fort excès d'hétérozygotes ($F_{is} = -0,207$). Ce résultat, classique pour le manioc (par exemple, Elias *et al.* [2004]), s'explique par la multiplication sélective de clones fortement hétérozygotes et vigoureux (par exemple, Pujol *et al.*, 2005a ; Pujol et McKey, 2006).

Perspectives

Phylogénie moléculaire.

Nous travaillons vers une phylogénie moléculaire du genre *Manihot* (A. Duputié, thèse en cours). Nous avons obtenu un grand jeu d'échantillons, représentant plus que deux-tiers des espèces décrites pour le genre et provenant de toute l'aire de répartition du genre (centres de diversité au Mexique et au Brésil), par le biais de collaborations avec Dr. Jan Salick (Missouri Botanical Garden). De plus, nous avons obtenu de l'ADN extrait de 28 espèces du genre présentes dans l'herbier du Royal Botanic Garden (Kew, UK). En plus du gène nucléaire *G3pdh*, dont le séquençage est déjà mis au point, nous mettons actuellement au point le séquençage d'autres gènes pour produire une phylogénie robuste. Nous explorons aussi la faisabilité d'utiliser des marqueurs chloroplastiques dans les reconstructions phylogénétiques. La reconstruction phylogénétique sera la pièce maîtresse de l'analyse de la radiation adaptative du genre *Manihot* que nous avons commencée.

L'étude longitudinale de zones d'hybridation naturelle entre manioc domestiqué et parents sauvages en Guyane.

Les zones d'hybridation naturelle constituent un modèle biologique exceptionnel pour examiner de nombreuses questions d'actualité dans la biologie évolutive, tels que l'interaction entre flux génique et sélection, le rôle de l'hybridation dans l'évolution, et les processus de spéciation.

De plus, un certain nombre de caractéristiques font du système manioc un modèle particulièrement intéressant : (1) la disponibilité d'un grand nombre de marqueurs neutres (dont certains sont cartographiés sur le génome) ;(2) la différenciation des compartiments domestiqué et sauvage pour ces marqueurs, facilitant la détection de l'hybridation ; (3) l'existence de plusieurs traits sous sélection divergente dans les deux compartiments, suggérant des questions intéressantes sur la valeur sélective des hybrides. L'existence de ces divergences adaptatives devrait permettre l'étude de l'interaction entre la migration et la sélection dans la dynamique de la zone hybride. Le suivi de ces zones d'hybridation naturelle est aussi très important du point de vue de la biologie de la conservation des parents sauvages du manioc, permettant d'estimer, et éventuellement de gérer, les risques d'inondation génétique et de diffusion de transgènes.

Des études de la morphologie fonctionnelle des plantules hybrides suggèrent que les hybrides peuvent avoir un *fitness* réduit, au moins dans certains milieux (Aigoïn, 2004 ; Ferlat, 2004), suggérant une dynamique complexe des zones hybrides, impliquant des équilibres entre flux génique et sélection. Nous étudierons cette dynamique en intégrant des études en milieu naturel et des études expérimentales. Nous comptons également étudier les bases génétiques et les mécanismes du développement des phénotypes divergents du manioc domestiqué et ses parents sauvages.

Principales références bibliographiques

Aigoïn D., 2004. *Morphologie fonctionnelle comparée des plantules du manioc domestiqué (Manihot esculenta) et d'un parent sauvage (M. pruinosa) : adaptations divergentes à des milieux contrastés ?* Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université Montpellier II.

Elias M., Mühlen G. S., McKey D., Roa A.C. et Tohme J., 2004. Genetic diversity of traditional South American landraces of cassava (*Manihot esculenta* Crantz): an analysis using microsatellites. *Economic Botany*, 58 : 242-256.

Ferlat C., 2004. *Effet de l'hybridation (Manihot esculenta x M. pruinosa) sur la morphologie fonctionnelle des plantules du manioc.* Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Université Montpellier II.

Lermyte C., 2006. *L'hybridation naturelle entre le manioc domestiqué et un proche parent sauvage sur le littoral en Guyane française : le rôle des agriculteurs.* Mémoire, Master 2 « Environnement : Milieux, Techniques, Sociétés », MNHN, Paris.

Ménard L., 2006. *Biomécanique comparative de deux espèces du genre Manihot : M. quinquepartita et M. esculenta Crantz (Euphorbiaceae)*. Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Master 2 « Ecologie, Biodiversité, Evolution », Université Montpellier II.

Pujol, B., 2004. *Ecologie fonctionnelle et évolutive dans les champs du manioc (Manihot esculenta Crantz). Domestication et dynamique évolutive au sein des populations domestiquées*. Thèse, Montpellier, Université Montpellier II, 106 p + 201 p d'annexes

Pujol B., David P. et McKey D., 2005a. Microevolution in agricultural environments: how a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters*, 8 : 138-147.

Pujol B., Mühlen G., Garwood N., Horoszowski Y., Douzery E. et McKey D., 2005b. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist*, 166 : 305-318.

Pujol B. et McKey D., 2006. Asymmetric competition and the density-dependence of inbreeding depression in a natural plant population : volunteer seedlings of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 19 : 85-96.

Renard D., 2006. *Dissémination des graines de manioc sauvage (Manihot tristis, Euphorbiaceae) par Ectatomma brunneum (Ectatomminae, Formicidae) dans une savane côtière de Guyane française*. Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Master 2 « Ecologie, Biodiversité, Evolution », Université Montpellier II.