

Le manioc

Jean-Pierre Raffaillac, Gérard Second

Le manioc est une plante arbustive cultivée pour ses racines tubérisées, appelées tubercules. Il se classe au cinquième rang mondial des productions végétales alimentaires derrière le maïs, le riz, le blé et la pomme de terre (FAO, 1996). En 1995, la production de tubercules frais s'élevait à 164 millions de tonnes. Elle provient de 92 pays et se répartit entre l'Afrique (50 %), l'Asie (30 %) et l'Amérique latine (20 %), la part de l'Océanie étant négligeable. Cinq pays ont une production supérieure à 15 millions de tonnes : le Nigeria, le Brésil, la Thaïlande, le Zaïre et l'Indonésie (tableau 1).

Les régions productrices se situent dans les zones tropicales où la pluviométrie annuelle dépasse 600 millimètres et les températures moyennes, 13 °C (RAFFAILLAC, 1996). Le manioc préfère un sol léger, bien drainé et riche en potassium. L'azote favorise le développement des parties aériennes et la présence d'endomycorhizes facilite la nutrition phosphorée. Le manioc supporte une forte acidité des sols (HOWELER, 1991) et des saisons sèches prolongées (EL-SHARKAWY, 1993). Cela permet d'étendre sa culture dans des zones où la production des céréales régresse, comme dans le sud de l'Afrique.

Les systèmes de culture et de production à base de manioc sont très variés. La majeure partie de la production mondiale est assurée par des systèmes traditionnels, qui n'utilisent que peu ou pas d'intrants ; la pratique de la culture associée y

Tableau 1. Production totale et production par habitant, en 1995, pour les pays produisant plus de 1 million de tonnes de tubercules frais de manioc, d'après FAO (1996).

Pays	Production totale (millions de tonnes)	Production par habitant (kilos)
Nigeria	31,4	281
Brésil	25,4	157
Thaïlande	18,2	309
Zaïre	17,5	400
Indonésie	15,4	78
Ghana	6,9	395
Inde	6,0	6
Tanzanie	6,0	201
Mozambique	4,2	261
Chine	3,5	3
Ouganda	2,6	123
Paraguay	2,6	524
Vietnam	2,5	34
Madagascar	2,4	164
Philippines	1,9	28
Colombie	1,8	50
Angola	1,7	154
Côte d'Ivoire	1,6	110
Bénin	1,3	248
Cameroun	1,3	98
reste du monde (64 pays)	9,7	—
production mondiale	163,8	—

est fréquente. Les complexes agro-industriels sont rares ; des systèmes de culture plus ou moins encadrés se rencontrent en culture de rente. Le manioc peut produire une grande quantité de matière sèche : dans d'excellentes conditions, la biomasse totale à 12 mois atteint 45 tonnes à l'hectare au sud de la Côte d'Ivoire. Le rendement potentiel a été estimé à 30 tonnes de matière sèche par hectare et par an (Cock, 1985), et certaines variétés améliorées s'en approchent (RAFFAILLAC, 1996). Les producteurs cultivent souvent le manioc après d'autres cultures vivrières car il peut assurer une production quand d'autres plantes ne produisent plus rien. Au sud du Togo, sur un sol cultivé pendant dix-huit ans sans fertilisation, on a ainsi pu obtenir en dix mois un rendement en tubercules de 4 tonnes de matière sèche par hectare, alors que le maïs ou les légumineuses avaient, dans ces conditions, un rendement nul.

La production de manioc est surtout destinée à l'alimentation humaine. Seuls les pays asiatiques, comme la Thaïlande, l'Indonésie, la Chine et le Vietnam,

produisent majoritairement pour l'alimentation animale et l'industrie. Les échanges internationaux ne représentent que 11 % de la production mondiale — soit 17 millions de tonnes — commercialisés sous forme de cossettes, de granulés, d'amidon ou de farine. La Thaïlande assure 81 % de ces exportations, l'Indonésie, 10 % et la Chine, 6 %.

Pour la production nationale rapportée au nombre d'habitants, le Paraguay arrive en tête, avec 524 kilos de racines fraîches par habitant et par an, puis viennent le Zaïre, avec 400 kilos, et le Ghana, avec 395 kilos (tableau 1). Parmi les pays produisant moins d'un million de tonnes, certains dépassent 100 kilos par habitant : le Tonga (286 kilos par habitant), le Congo (243), le Gabon (159), le Liberia (148), la Guyane française (122), la République centrafricaine (121), la Guinée équatoriale (118) et le Togo (113).

Il existe des variétés dont la chair du tubercule est douce et d'autres qui ont une chair amère. L'amertume est liée à la libération, lors d'une blessure, d'acide cyanhydrique, composé produit par l'hydrolyse enzymatique de deux cyanoglucosides, la linamarine et la lotaustraline. On les trouve habituellement dans des proportions de 95 % pour la linamarine et de 5 % pour la lotaustraline (McMAHON *et al.*, 1995). Les conditions de culture modifient la teneur en acide cyanhydrique : l'apport d'azote et la sécheresse l'augmentent, l'apport de potasse la diminue. Lorsque cette teneur est élevée, diverses procédures, connues depuis l'Antiquité par les populations indiennes d'Amérique et transmises aux Africains, permettent d'assurer une détoxicification poussée. Seules ou combinées, des opérations tels que le rouissage, le découpage, la fermentation, le râpage, le séchage et la cuisson à sec ou humide contribuent à éliminer l'acide cyanhydrique, qui est soluble et volatile. Cela conduit à des produits variés (tableau 2), qui sont consommés immédiatement ou stockés (HAHN, 1989). Des cas d'intoxication alimentaire, rares mais parfois mortels, ont été signalés au Vietnam, au Mozambique, en Angola et au Zaïre. Ils surviennent dans des populations qui se nourrissent exclusivement de manioc amer, en période de troubles civils ou de pénurie, et qui ignorent la nécessité de le transformer.

Le manioc fournit un amidon apprécié des nutritionnistes pour son excellente digestibilité. Il apporte 350 kilocalories pour 100 grammes de matière sèche, mais il est très pauvre en protéines. Les jeunes feuilles, riches en protéines, sont consommées dans certains pays de l'Afrique centrale. Des études récentes au Brésil visent à les intégrer sous forme de poudre dans l'alimentation infantile.

Les recherches sur le manioc sont peu nombreuses. Dans le domaine de la génétique, les premiers travaux ont été menés en Indonésie, au Zaïre, en Afrique de l'Est, à Madagascar, en Inde et au Brésil. A partir des années 70, avec la création du CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Colombie et de l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) au Nigeria, les recherches ont porté sur des aspects plus fondamentaux comme la classification et la variabilité du manioc. A la fin des années 80, l'ORSTOM a

Tableau 2. Quelques produits issus de la transformation du manioc.

Produit	Caractéristiques	Conservation	Zone de production	Destination
Manioc frais épluché	variétés douces		Afrique et Amérique	alimentation humaine
Gari	produit sec	plusieurs mois	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Attiéké	produit humide	quelques jours	Côte d'Ivoire	alimentation humaine
<i>Chikwangue, myondo, mangbele</i>	produit humide	quelques jours	Afrique centrale	alimentation humaine
Foufou*	bouillie cuite, fermentée ou non	sans	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Foufou*	pâte	sans	Afrique de l'Ouest	alimentation humaine
Foufou*	produit sec	plusieurs mois	Afrique centrale	alimentation humaine
<i>Farinha de mandioca</i>	produit sec	plusieurs mois	Brésil	alimentation humaine
Cassave	produit humide	quelques jours	Caraïbe	alimentation humaine
Tapioca	grains secs	longue	tous pays	alimentation humaine
<i>Lafun ou makopa</i>	farine de manioc fermenté	plusieurs mois	Nigeria, Tanzanie	alimentation humaine
Fécule et amidon	produits secs	longue	tous pays	industrie (colle, éthanol...) et alimentation
Cossettes et granulés	produits secs	longue	tous pays	alimentation humaine et animale
Feuilles	fraîches ou en poudre		Afrique, Brésil	alimentation humaine et animale

* Le terme «foufou» (*fufu, foofoo...*) est employé pour des produits de différentes natures (humides ou secs) en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale.

réalisé, en Côte d'Ivoire, une évaluation du polymorphisme isoenzymatique du manioc et d'une espèce proche, résistante à la mosaïque virale africaine et à la bactériose (LEFEVRE, 1989). Plus récemment, des travaux ont été entrepris sur les marqueurs moléculaires au Royaume-Uni, au Brésil, en Colombie, aux Etats-Unis, en France, aux Pays-Bas et à Singapour. Un réseau sur les biotechnologies du manioc, le CBN (Cassava Biotechnology Network), a été créé pour faire le point sur les avancées dans ce domaine et dégager les priorités de recherche (CIAT, 1993, 1995a).

L'organisation évolutive

Les formes cultivées

Le manioc cultivé est une euphorbiacée pluriannuelle du genre *Manihot*, dont la distribution à l'état sauvage est limitée au continent américain, du sud des Etats-Unis au nord de l'Argentine. Depuis les travaux de ROGERS et FLEMING (1973), le nom de l'espèce cultivée est *Manihot esculenta* Crantz ; les dénominations utilisées auparavant (*M. utilissima*, *M. dulcis*, *M. aipi*) sont considérées comme des synonymes de *M. esculenta*. Toutes les espèces du genre *Manihot* possèdent $2n = 36$ chromosomes.

Le manioc mesure de 1 à 6 mètres de hauteur et présente plusieurs types architecturaux liés à ses modes de ramification. La tubérisation de ses racines se déroule sur des cycles de six mois à trois ans suivant la variété et le milieu. La plante est adaptée à des conditions écologiques et des modes de culture très diversifiés et manifeste une forte variabilité dans les caractères de reconnaissance variétale.

LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le manioc possède un appareil aérien à développement sympodial simple. On distingue deux types d'axes selon la terminologie de Hallé (MEDARD *et al.*, 1992). Les axes proleptiques, ou ramifications latérales, sont issus du développement de bourgeons axillaires par levée de la dominance apicale. Leur existence et leur nombre sont liés à la variété, au milieu et aux techniques culturales. Les axes sylleptiques tirent leur origine de la transformation des méristèmes végétatifs terminaux en méristèmes floraux. A chaque floraison, 2 ou 3 branches se développent simultanément, donnant un aspect di ou trichotomique.

Certaines variétés ne fleurissent pas au cours du cycle cultural, d'autres présentent jusqu'à 10 floraisons successives sur la tige au cours d'une seule année de culture. Entre ces deux extrêmes, il existe des formes intermédiaires. L'aptitude à la floraison est contrôlée par la température, la sécheresse et la photopériode (MATTHEWS et HUNT, 1994). En fin de cycle, le port de la partie

aérienne est donc variable (planche XVIII, 1 et 2). COURS (1951) a proposé un classement des variétés en fonction de l'orientation des pétioles et des limbes et de l'angle d'écartement entre les branches : variétés à port cylindrique ou érigé (sans floraison), à port dressé (1 ou 2 floraisons tardives), à port étalé, rampant ou encore en boule (floraisons précoces et nombreuses).

Le système racinaire, outre ses fonctions classiques d'ancrage du plant et d'absorption hydrique et minérale, intervient directement dans l'élaboration du rendement par la composante « nombre de tubercules ». Les racines tubérisées présentent typiquement une structure anatomique de racine, avec au centre les cellules surnuméraires d'un parenchyme de stockage des grains d'amidon très développé.

La biologie florale

Le manioc est une plante monoïque et son mode de reproduction est allo-game. Sa pollinisation est entomo-anémophile (DULONG, 1971). Généralement seules les inflorescences apparues au-delà du sixième mois deviennent fonctionnelles : ce sont des grappes de 20 à 60 fleurs unisexuées et monopérianthées. A la base, les fleurs femelles s'épanouissent 5 à 8 jours avant les fleurs mâles, qui sont près de dix fois plus nombreuses. La fleur femelle a un ovaire à 3 carpelles uni-ovulés avec 6 ailes correspondant aux points de suture ; le stigmate à 3 lobes est sessile. Un torus avec nectaires est situé entre le calice et le pistil. La fleur mâle possède 10 étamines en 2 verticilles, d'où le pollen est parfois absent (COURS, 1951). Les fruits, de 1 à 6 par inflorescence, sont des capsules, qui deviennent matures en trois à cinq mois. Ils éclatent pendant la période la plus sèche de la journée et projettent à plusieurs mètres trois graines au tégument marbré, marron à gris, avec une caroncule. L'albumen n'est pas toujours complet, ce qui permet une première sélection des graines viables par sédimentation dans l'eau. COURS (1951) donne une description détaillée des deux types de fleurs, des fruits et des graines pour les variétés malgaches disponibles avant 1950.

Le mode de propagation

Le pouvoir germinatif de la graine est inférieur à 30 % et étalé sur plusieurs mois. Il peut être amélioré par des traitements chimiques ou thermiques (LEFEVRE, 1989). Par rapport au manioc provenant de boutures, la plante issue de graine présente plusieurs inconvénients : la phase d'installation de sa couverture aérienne dure plus longtemps et elle stocke une grande partie de l'amidon dans une racine-pivot séminale, très fibreuse et plus difficilement transformable pour la consommation. La reproduction par graines reste donc réservée à la sélection variétale, même si des semis spontanés sont parfois utilisés dans certains systèmes de culture.

En culture, le manioc est multiplié par bouturage de tiges : un fragment de 12 à 40 centimètres, prélevé sur la partie la plus lignifiée de la tige, assure un taux de reprise proche de 100 %. Dans les sols sableux, afin de réduire les risques

liés à la sécheresse, la bouture est plantée de manière oblique ou verticale et enfoncée aux deux tiers dans le sol ; dans les sols argileux, sa plantation est horizontale et superficielle pour limiter les risques liés à l'anoxie. Une ou plusieurs tiges se développent à partir des bourgeons dans les quinze jours qui suivent la plantation. L'enracinement débute 5 à 7 jours après la plantation, par la formation de racines nodales à partir de proméristèmes néoformés au niveau du renflement situé sous les cicatrices foliaires. Quelques jours plus tard, des racines basales issues d'un cal cicatriciel apparaissent à la base de la bouture. L'installation du système racinaire primaire est généralement terminée vers la cinquième semaine.

La coupe en biseau de la base de la bouture entraîne la sortie groupée des axes racinaires sur la pointe. Combinée à une plantation oblique ou horizontale, elle permet de localiser les racines basales dans un secteur du sol, et donc de regrouper les futurs tubercules. La plantation verticale de la bouture de tige sectionnée horizontalement provoque un enracinement primaire en rayons autour du plant.

Le greffage de *M. glaziovii*, espèce à fort développement végétatif et résistante à différentes contraintes phytosanitaires, est facile à réaliser sur un porte-greffe de *M. esculenta* choisi pour la qualité de ses tubercules : c'est le système *mukibat* pratiqué en Indonésie (DE BRUIJN et DHARMAPUTRA, 1974). Il permet de doubler voire de tripler le rendement, mais reste réservé à de petites surfaces de production.

LA DIVERSITÉ DES FORMES CULTIVÉES

La variation agromorphologique

La mise en place de la couverture aérienne (plants mono ou multicaules, vigueur) et l'enracinement (nombre, orientation et localisation des racines) dépendent à la fois du mode de plantation et de la qualité de la bouture : poids, nombre de nœuds, origine, mode de stockage, âge et état sanitaire de la tige mère (RAFFAILLAC, 1992). La réussite de cette première phase de l'élaboration du rendement, qui en comporte trois, est essentielle. Toutes les racines primaires constituent des sites possibles de stockage des réserves ; elles possèdent la même structure anatomique quelle que soit leur origine. Les potentialités d'enracinement sont fonction de la variété : dans des conditions idéales, au Togo, une variété dite traditionnelle émet 45 racines, alors qu'une variété améliorée en produit 80. Elles dépendent également des conditions de culture et de milieu ; les facteurs externes influent largement sur le nombre de racines émises, qui peut ne représenter que le dixième du potentiel. Dans le cas d'une plantation oblique, les racines basales constituent environ les deux tiers du système racinaire.

La deuxième phase débute avec la mise en place effective des sites de stockage. Sur un secteur des racines primaires proche de la bouture, la fonction du

cambium se modifie et s'oriente vers la formation de cellules parenchymateuses surnuméraires de réserve. Les glucides élaborés par la plante assurent en priorité la croissance des axes aériens (COCK, 1985), mais ils ont également un rôle positif dans l'expression de deux gènes impliqués dans la biosynthèse de l'amidon (SALEHUZZAMAN *et al.*, 1994). Le nombre de racines qui se transforment en tubercules est fonction de la variété, du milieu et des techniques culturales. Ainsi sur un total de 24 racines, les trois quarts tubérisent lorsque la densité de plantation est de 6 000 plants par hectare et seulement le quart si elle est de 15 000 plants par hectare. Les racines basales tubérisent mieux que les racines nodales, à la fois en proportion et en poids (RAFFAILLAC, 1997). Le nombre de tubercules est fixé entre le deuxième et le quatrième mois du cycle. Au-delà, de nouvelles racines primaires peuvent apparaître en cas de blessures ou de contact entre la base des tiges et le sol humide. Ces racines donnent des tubercules, en particulier si les premiers tubercules disparaissent, du fait d'une pourriture ou d'une récolte partielle sur le plant en place.

La troisième phase consiste en l'accumulation d'amidon, rythmée par les facteurs du milieu. Les tubercules constituent une réserve en amidon facilement mobilisable en cas de nécessité. Ainsi, la coupe des tiges provoque la mobilisation de ces réserves, qui contribuent au départ de nouveaux axes végétatifs ; le poids sec des tubercules diminue et leur teneur en eau augmente du fait de l'hydrolyse de l'amidon. Devenus fonctionnels, les nouveaux axes permettent de récupérer en quelques semaines le poids sec initial des tubercules. Ensuite, la tubérisation s'intensifie et aucune perte en quantité comme en qualité n'est observée. En cas de sécheresse sévère ou de problèmes phytosanitaires graves touchant les apex et les tiges, l'utilisation des réserves permet aux plants de survivre. La tolérance à ces contraintes est en partie liée à cette faculté de mobilisation. Les racines tubérisées servent uniquement à la survie du plant, au contraire d'autres plantes, comme la pomme de terre et l'igname, pour lesquelles l'organe tubérisé sert aussi à reproduire l'espèce.

La morphologie de la partie aérienne d'une variété n'est pas stable. La présence d'axes proleptiques dépend des conditions du milieu et des facteurs techniques : un sol pauvre, une plantation dense ou une culture associée limite leur nombre. La fertilité du sol intervient dans le déclenchement de la floraison : au Togo, une même variété présentait une ou deux ramifications sylleptiques sur un sol pauvre, alors que, sur un sol riche, elle n'avait pas fleuri pendant un an. La morphologie des tubercules est aussi affectée ; ils sont pédonculés sur sol pauvre et, à poids égal, plus fins et plus longs que sur sol riche (planche XVIII, 3).

Les feuilles, alternes, palmatipartites et caduques sont disposées selon une phyllotaxie 2/5 et présentent une grande diversité de formes et de dimensions (COURS, 1951 ; MEDARD, 1994). Elles sont hétéroblastiques — sur un même plant, le nombre de lobes évolue dans le temps. Chez certaines variétés, ce nombre peut passer de 3 à 11, puis diminuer pour aboutir à un lobe unique, au cours du cycle cultural. Les facteurs du milieu interviennent également dans l'hétéroblastie.

Cette plasticité engendre des difficultés dans la définition de caractères morphologiques, universels et fiables, permettant de comparer les variétés. Pour une même variété, des descripteurs essentiels comme le nombre de tiges et de ramifications ne sont pas constants selon que l'on se réfère à des prospections en milieu paysan ou que l'on s'adresse à des collections installées et gérées dans des conditions dissembables. Pour une collection, gérée en un même lieu et avec les mêmes techniques, des différences dans la qualité des boutures — origine du plant, origine sur la tige, poids, nombre de noeuds — peuvent engendrer des divergences. Les critères morphologiques retenus par l'IBPGR, International Board for Plant Genetic Resources, pour les prospections sont insuffisants pour éviter l'entrée en collection de doublons (GULICK *et al.*, 1983). Les nouvelles techniques d'identification fondées sur les marqueurs biochimiques et moléculaires lèveront ces incertitudes quant à la diversité génétique du manioc (MARMEY *et al.*, 1994 ; SECOND *et al.*, 1997).

La diversité morphophysiologique

La description botanique de la diversité de *M. esculenta* a fait l'objet d'importants travaux (COURS, 1951 ; ROGERS et FLEMING, 1973). Les plus récents aboutissent à la distinction de 19 groupes de variétés sur la base d'une taxonomie numérique incluant 15 caractéristiques morphophysiologiques. Les divisions s'établissent principalement sur l'aspect de l'épiderme des racines — rugueux ou lisse — et sur la forme des lobes foliaires. Par ailleurs, la teneur en acide cyanhydrique n'intervient pas comme critère d'identification des variétés. Des travaux plus récents de description de l'espèce tendent à relativiser la portée de cette classification.

Une analyse multivariée a été réalisée à partir des données recueillies sur une période de quatorze ans, pour 29 caractères qualitatifs et quantitatifs, chez 389 variétés traditionnelles présentes dans la collection du CNPMF (Centro Nacional de Pesquisa de Mandioca e Fruticultura), au Brésil. Une représentation des distances entre les variétés prises deux à deux, sur les deux premiers axes d'une analyse multidimensionnelle, montre l'importance de certaines zones géographiques dans la différenciation des variétés (CORDEIRO *et al.*, 1995).

La diversité géographique

On reconnaît trois régions de diversité primaire. La première se situe à l'est et au sud du Brésil et au Paraguay ; la deuxième couvre le sud du Venezuela, l'est de la Colombie et le nord du Brésil et se prolonge au Sud vers l'Amazone et au Nord vers l'Orénoque ; la troisième est centrée sur le Nicaragua et s'étend jusqu'au Panama et au Honduras.

Il existe des zones de diversité secondaire en Bolivie, dans le bassin amazonien, au nord-est du Brésil et au sud du Mexique. En Afrique, la diversité est maximale dans les régions humides ou à longue saison des pluies de l'Afrique du Centre et de l'Ouest (GULICK *et al.*, 1983). Une liste de descripteurs a été établie à l'échelle internationale et récemment révisée (CIAT, 1995b).

La variabilité génétique

Les analyses réalisées à l'aide de marqueurs génétiques ont permis de préciser l'organisation de la diversité du manioc. Les isoenzymes ont été utilisées pour étudier la diversification secondaire du manioc en Côte d'Ivoire (LEFEVRE et CHARRIER, 1993b). Les marqueurs RFLP, RAPD et AFLP ont permis de détecter un polymorphisme important (BEECHING *et al.*, 1995). Il ressort de ces études que le manioc est une plante fortement hétérozygote (LEFEVRE, 1989) et que sa diversité moléculaire est peu structurée, sans sous-ensembles bien différenciés, mais plutôt organisée selon la région ou l'écosystème d'origine.

La diversité du manioc est très forte dans la région du Rio Negro à l'Ouest de l'Amazonie (COLOMBO, 1996). Des ethnobotanistes y ont répertorié jusqu'à 137 variétés dans une seule tribu indienne et 27 dans un seul champ (CHERELA, 1987). Cette diversité se retrouve à l'échelle moléculaire (SECOND *et al.*, 1997).

Il semble bien qu'il y ait, dans la tradition indienne, une gestion dynamique de la diversité du manioc, avec le brassage des origines géographiques ; la reproduction par graines joue un rôle important, ce qui suggère la possibilité d'une conservation *in situ* (SECOND *et al.*, 1997). Une ethnovariété peut regrouper plusieurs génotypes apparentés.

La constitution de *core collections*, représentatives de la variabilité génétique de l'espèce, revêt une importance particulière pour le manioc, dont les variétés doivent être conservées par une multiplication végétative coûteuse. Au CIAT en Colombie, une *core collection* a été mise en place sur la base de quatre critères : l'origine géographique du matériel, la diversité des marqueurs morphologiques, la diversité des diagrammes électrophorétiques d'estérases et des caractéristiques d'intérêt spécifique prédéterminés (CIAT, 1992). Une importante *core collection* est également en cours d'installation au Brésil (CORDEIRO *et al.*, 1995).

Les espèces sauvages apparentées

Les espèces du genre *Manihot* ont une répartition plutôt sporadique et ne deviennent jamais dominantes dans la végétation locale. La plupart d'entre elles se rencontrent dans les régions à longue saison sèche, certaines sont adaptées aux forêts humides. Elles sont toutes sensibles au froid et leur aire de distribution n'excède pas 2 000 mètres d'altitude, même si elles peuvent occuper des zones où le gel hivernal n'est pas rare.

On les trouve principalement sur les sols acides de l'ancien socle brésilien et, dans le cas des espèces nord-américaines, sur des sols dérivés de roches calcaires d'origine récente (ROGERS et APPAN, 1973). Leur aire de répartition peut s'étendre sur des milliers de kilomètres ou au contraire se limiter à quelques zones, selon les espèces. Les agents de dissémination des graines sur de longues distances ne sont pas connus. Quelques espèces sont en voie d'extinc-

tion au point que toutes les populations répertoriées ont disparu ; d'autres ne semblent pas menacées dans la mesure où elles s'adaptent bien aux milieux perturbés comme les bords de route.

L'ORIGINE DES FORMES CULTIVÉES

Deux hypothèses sont avancées quant à l'origine du manioc. Selon ROGERS et APPAN (1973), *M. esculenta* serait issu d'hybridations introgressives entre de nombreuses espèces sauvages et n'aurait pas de correspondant sauvage direct, même si l'espèce méso-américaine, *M. aesculifolia*, en est morphologiquement très proche. ALLEM (1994), quant à lui, identifie une seule espèce sauvage sud-américaine et deux sous-espèces : *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* et subsp. *peruviana*.

Les données moléculaires récentes confortent l'hypothèse d'Allem en mettant en évidence une affinité plus grande entre le manioc et les espèces sud-américaines, en particulier *M. flabellifolia* et *M. peruviana*, tant au niveau de l'ADN chloroplastique et des gènes ribosomiques nucléaires (FREGENE et al., 1994) que pour les marqueurs génomiques, RAPD et AFLP (COLOMBO, 1996 ; SECOND et al., 1997).

Cependant, la diversité moléculaire des espèces *M. flabellifolia* et *M. peruviana* ne peut expliquer celle du manioc cultivé. D'autres espèces sauvages ont probablement aussi participé à la constitution génétique de l'espèce cultivée, en particulier *M. glaziovii*. Ses hybrides avec *M. esculenta* se rencontrent d'ailleurs fréquemment dans le nord-est brésilien, où ils sont connus sous le nom de manioc de sept ans, et en Afrique, où ils sont utilisés comme arbres d'ombrage et de clôture (SECOND et al., 1997).

LA DOMESTICATION ET LA DISPERSION

Toutes les espèces du genre *Manihot* sont pérennes et reconstituent, si nécessaire, leurs parties aériennes à partir des réserves de leurs racines. Cela permet à certaines d'entre elles de reprendre leur croissance ou de fleurir avant la saison des pluies — à une période où les ressources alimentaires sont rares. Il est donc facile d'imaginer l'attriance de l'homme pour ces espèces, même si la plupart, sinon toutes, libèrent de l'acide cyanhydrique. Ce composé毒ique confère à la plante une protection contre ses prédateurs ; les planteurs amazoniens et malgaches préservent d'ailleurs parfois leurs champs de manioc doux des attaques de rongeurs en les entourant avec des variétés amères.

L'utilisation de *M. esculenta* sur le continent américain est ancienne. On a découvert, sur la côte ouest du Pérou (UGENT et al., 1986) et au Brésil (PROUS, 1991), des sites archéologiques vieux de 3 800 ans, qui contiennent des restes de tubercules.

La diffusion du manioc dans l'Ancien Monde a commencé au xvi^e siècle. Les navigateurs portugais l'ont apporté dans les comptoirs des côtes africaines,

indiennes et philippines. Le manioc a ensuite gagné l'intérieur des terres à la faveur du commerce et des migrations (Carter et al., 1992). Il aurait été introduit en Floride par les Indiens avant la colonisation européenne. Le retour d'anciens esclaves sur le continent africain au xix^e siècle a favorisé la diffusion de cette culture peu exigeante et des procédés de transformation préalables à l'emploi du manioc amer dans l'alimentation. D'autres espèces du genre, comme *M. glaziovii*, ont également été introduites en Afrique pour la production de latex.

L'ORGANISATION DU COMPLEXE D'ESPÈCES

Dans l'état actuel des connaissances, le genre *Manihot* peut être considéré comme un complexe d'espèces, qui inclut l'espèce cultivée. Aucune barrière forte à l'hybridation n'est connue et de nombreux hybrides naturels et artificiels sont signalés. Une stérilité pollinique partielle des hybrides F₁ entre *M. esculenta* et *M. glaziovii* a cependant été rapportée (LEFEVRE, 1989). Deux centres de diversité apparaissent clairement : le centre et le nord-est brésiliens, de loin le plus important, et le centre-ouest mexicain (ROGERS et APPAN, 1973).

Si la limite du genre *Manihot* est bien définie, sa taxonomie sous-générique l'est beaucoup moins. La monographie du genre en vigueur reste celle de ROGERS et APPAN (1973). Les subdivisions y sont fondées sur l'analyse en taxonomie numérique de 44 caractères observés généralement sur herbier : type biologique, pubescence, rameaux, stipules, feuilles, inflorescences, fruits, etc. Dix-sept sections sont décrites : une section correspond à l'espèce cultivée ; deux sections, regroupant 17 espèces, sont présentes en Amérique centrale et en Amérique du Nord ; 14 sections, avec 80 espèces dont 77 au Brésil, se trouvent en Amérique du Sud. Les aires de répartition sont précisées pour chacune des espèces et pour certaines sous-espèces.

Pour le Brésil, une nouvelle monographie est en préparation selon une démarche plus classique, qui prend en compte les observations de terrain et d'herbier (A.C. Allem, comm. pers.). Parmi la quarantaine d'espèces retenues au Brésil, plusieurs sont nouvelles ou en voie de description. Les six groupes de similarité qui y ont été définis ne correspondent pas toujours aux sections de Rogers et Appan, et des espèces décrites dans différentes sections par Rogers et Appan peuvent être synonymes selon cette nouvelle classification (SECOND et al., 1997).

Une meilleure compréhension de la structure génétique du genre résultera très certainement des travaux en cours sur les marqueurs moléculaires, qui devraient également permettre d'élucider les relations phylogénétiques et le rôle des hybridations interspécifiques naturelles.

LES FLUX DE GÈNES

Bien que la multiplication végétative soit de règle pour les cultivars, elle est très rare chez les espèces sauvages. Quelques cas d'apomixie, probablement

par multiembryonie, ont été signalés (LEFEVRE, 1989 ; NASSAR, 1995). Il est hors de doute que la recombinaison génétique a joué un grand rôle dans la domestication. En Amérique du Sud, des pratiques traditionnelles favorisant cette recombinaison ont été décrites : multiplication de plantes issues de graines, mise en contact de cultivars d'origine géographique variée (CHERNELA, 1987). L'analyse grâce aux marqueurs moléculaires d'une collection de cultivars provenant d'un même champ amazonien vient confirmer ces observations (SECOND et al., 1997).

Si aucune barrière génétique forte à l'hybridation n'a été mentionnée à ce jour, il existe cependant des barrières géographiques, en particulier entre les centres de diversité du Brésil et du Mexique, qui limitent les hybridations. L'existence d'hybrides spontanés fertiles, y compris entre les espèces morphologiquement les plus différenciées du Brésil, a été confirmée par des analyses isoenzymatiques et AFLP (SECOND et al., 1997). Des hybrides spontanés entre *M. glaziovii* et *M. esculenta* s'observent dans le nord-est du Brésil (SECOND et al., 1997) et en Afrique (LEFEVRE, 1989).

La domestication a probablement impliqué des hybridations intraspécifiques, entre plantes d'origines géographiques préalablement distinctes, et des hybridations interspécifiques. L'importance de ces hybridations dans l'évolution du genre et dans la domestication du manioc reste à préciser.

L'amélioration variétale

Les types variétaux

Les premières sélections du manioc ont pu s'opérer aisément grâce au mode de reproduction sexuée de la plante, qui facilite la recombinaison de gènes, et à sa multiplication végétative, pour la culture clonale de génotypes intéressants. Par la suite, les travaux réalisés en station de recherche ont reposé sur l'hybridation naturelle et artificielle afin d'obtenir des types variétaux nouveaux.

A moyen terme, la création de types variétaux doit tenir compte du fait que la culture du manioc se pratique, et continuera de se pratiquer, dans des systèmes de culture traditionnels sans intrants ni encadrement. Dans ce contexte, l'économie des ressources naturelles du milieu — eau et éléments minéraux — reste une préoccupation majeure.

Outre l'amélioration de la productivité et de la qualité, la création variétale doit assurer la reproduction du système, c'est-à-dire produire des variétés qui fournissent en fin de cycle des boutures de qualité. Elle doit également fournir des plantes adaptées à la culture associée à une autre plante vivrière à cycle court, pratique très répandue pour le manioc, en veillant à limiter la concurrence entre les espèces en début de cycle. Enfin, elle doit produire des plantes

pouvant être cultivées dans des situations agroécologiques très diversifiées : des zones où le régime de pluies est monomodal avec une saison sèche de plusieurs mois, jusqu'aux régions tropicales humides à deux saisons pluvieuses où la pluviométrie annuelle est supérieure à 3 mètres. Le choix d'un type de plante doit donc concilier ces différents impératifs, parfois contradictoires. Ainsi, pour une culture sur des sols fragiles à forte pente, des plantes couvrant rapidement le sol permettent de limiter l'érosion : les types multicaules à floraisons précoces et multiples sont recommandés. A l'inverse, dans le cas d'une culture associée, les plantes monocaules à floraison tardive sont préférables car elles limitent l'ombrage en début de cycle.

Les débouchés de la production, en majorité pour l'alimentation humaine, varient d'un système de production à l'autre. L'approvisionnement d'un marché en tubercules frais n'a pas le même degré d'exigences qualitatives que l'autoconsommation. Il n'est pas envisageable de mettre au point un nombre réduit de variétés performantes en quantité comme en qualité. Ce sont les besoins et les contraintes locales qui orientent la sélection. A Madagascar par exemple, entre 1920 et 1970, l'existence d'un marché d'exportation à partir de féculeries locales a favorisé les travaux de sélection du manioc pour permettre sa culture dans des zones agroécologiques contrastées (COURS, 1951 ; DULONG, 1971). Ainsi, la durée du cycle devait être de dix mois dans certaines régions et de vingt-quatre mois dans d'autres. L'adaptation au froid, à la sécheresse, à une faible insolation ou encore à des vents forts constituait des contraintes, auxquelles correspondaient des caractères bien particuliers de la partie aérienne : durée de vie, morphologie et taille individuelle des limbes foliaires, hauteur et port des tiges. Une bonne tolérance au virus de la mosaïque africaine du manioc demeurait primordiale quelle que soit la zone. Les tubercules devaient être sessiles, assurer le rendement le plus élevé possible avec une forte teneur en matière sèche.

Dans les zones à forte pression démographique, où la saturation foncière impose des cultures en continu, le cycle cultural doit être le plus court possible. Des variétés dont le cycle n'excède pas sept mois sont déjà disponibles dans plusieurs pays. La prolongation de la culture augmente le rendement mais conduit aussi à une baisse de qualité, en particulier à une forte teneur en fibres, accompagnée parfois de pourritures.

Les objectifs de sélection

Quel que soit le système de production du manioc, la sélection a pour objectifs premiers de créer des variétés au rendement élevé, qui fournissent des boutures de bonne qualité pour assurer une reprise à 100 % et des tubercules sessiles à forte teneur en matière sèche pour faciliter la transformation (tableau 3). La sélection doit donc concilier deux caractères entre lesquels la compétition est forte et permanente : la tubérisation des racines et le développement des tiges

Tableau 3. Principaux objectifs de sélection du manioc.

Objectifs	Caractères retenus
Assurer un taux de reprise de 100 %	Poids et nombre de nœuds des boutures
Limiter la concurrence interspécifique dans les premiers mois, en culture associée	Port érigé : floraison absente ou tardive, peu de tiges principales
Augmenter la vitesse de fermeture du couvert végétal pour lutter contre l'érosion et les adventices, en culture pure	Port étalé : floraison précoce et fréquente, ramifications latérales
Raccourcir le cycle (selon les milieux), allonger la période d'utilisation des tubercules autour de la date optimale de récolte	Précocité, tubérisation rapide, qualité stable
Augmenter le rendement par le poids individuel et/ou le nombre des tubercules (une des deux composantes peut être favorisée au détriment de l'autre : quelques gros tubercules ou de nombreux tubercules moyens)	Potentialité racinaire de la bouture
Améliorer la tolérance aux facteurs limitants locaux (sécheresse, vent...) et favoriser la fermeture du couvert aérien ou, au contraire, limiter l'ombrage pour une culture associée	Morphologie, durée de vie et orientation des feuilles; taille des pétioles et des limbes, en liaison avec le port
Lutter contre les maladies et les parasites	Résistance ou tolérance liées à la couleur et à la pilosité du feuillage, physiologie du stress (vitesse de récupération, transport des métabolites...)
Multiplier les jeunes pousses pour la consommation des feuilles	Port étalé : floraison précoce et fréquente, ramifications latérales, faible dominance apicale
Faciliter l'arrachage, éviter les détériorations et les pertes à la récolte	Absence de pédoncule et longueur limitée du tubercule
Faciliter l'usinage, limiter les pertes à la récolte et à l'épluchage, homogénéiser les poids	Distribution homogène de l'amidon entre les racines
Faciliter la transformation et améliorer la qualité du produit fini	Pourcentage élevé de matière sèche et de fibres, taille des grains d'amidon supérieure à 8 microns
Eviter les intoxications par l'acide cyanhydrique	Faible teneur en linamarine

(Cock, 1985). Les travaux qui se sont attachés à améliorer l'indice de récolte — rapport entre la biomasse utile et la biomasse totale — en augmentant le rendement au détriment de l'appareil végétatif ont abouti à un échec. Les types variétaux qui en étaient issus se sont révélés difficiles à reproduire en milieu traditionnel, où le paysan renouvelle sa plantation à chaque cycle grâce aux boutures prélevées dans sa parcelle : la qualité des boutures n'était pas suffisante pour assurer une bonne reprise. Des travaux récents, réalisés en Thaïlande, prouvent cependant qu'il est possible d'améliorer l'indice de récolte sans perte de poids pour les tiges, donc sans baisse de qualité pour les boutures (KAWANO *et al.*, 1990). La production de graines entre également en compétition avec la tubérisation et elle est prise en compte dans la construction d'un modèle de croissance (MATTHEWS et HUNT, 1994).

D'autres critères dépendent des conditions du milieu et du contexte de la production. La durée du cycle cultural est fonction des facteurs climatiques et édaphiques, mais aussi des systèmes de production — saturation foncière, pression démographique, accès aux marchés. Elle intègre les contraintes majeures de la culture (tableau 3).

Les problèmes phytosanitaires sont nombreux sur le manioc : mosaïque africaine du manioc due à un géminivirus transmis par *Bemisia tabaci*, bactériose vasculaire (*Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*), surtout en Afrique, ou des tiges (*Erwinia carotovora*) en Colombie, anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *manihotis*), superélongation (*Sphaceloma manihotica*) en Amérique du Sud, cercosporioses (*Cercospora henningsii*, *C. caribaea*) en Inde, pourritures des tiges et des racines (*Sclerotium*, *Fusarium*, *Phytophthora*), cochenilles farineuses du manioc (*Phenacoccus manihoti*, pour l'Afrique, et *Phenacoccus herreni*, pour l'Amérique du Sud), acariens verts (*Mononychellus tanajoa* ou *M. progresivus*) en Afrique et en Amérique, mouches blanches (*Aleurotrachelus sociali*, *Trialeurodes variabilis*) en Colombie, criquets (*Zonocerus variegatus*) en Afrique. La lutte génétique contre ces maladies et ces parasites est déterminante en Afrique, en particulier depuis l'introduction accidentelle de la bactériose, de la cochenille farineuse et de l'acarien vert à partir de l'Amérique.

Dans le cas où la fertilisation minérale s'avère nécessaire, il est également indispensable de prendre en compte l'effet négatif de certains engrains, comme le potassium, qui diminue la teneur en matière sèche des tubercules (RAFFAILLAC, 1996).

Enfin, l'aptitude à la conservation du tubercule peut constituer un critère important dans les régions à forte pression démographique, où les calendriers culturaux très serrés empêchent l'immobilisation des champs. En effet, le meilleur moyen de conserver le tubercule est encore de ne pas le récolter : au-delà de la date optimale d'arrachage, il est possible de laisser la culture en place plusieurs semaines sans perte significative de qualité. Après l'arrachage, le tubercule subit des modifications physiologiques qui provoquent son déprérissement rapide. Il doit donc être transformé dans les trois jours qui suivent sa récolte (SYLVESTRE et ARRAUDEAU, 1983).

Les méthodes d'amélioration génétique

LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La création de variabilité repose principalement sur la réalisation d'hybrides F_1 , dont les meilleurs font ensuite l'objet d'une multiplication végétative. Les hybrides F_1 sont très variables à l'inverse des plantes issues d'autofécondation, qui subissent une forte dépression de consanguinité.

L'ensemble des espèces sauvages représente une source de variabilité importante, mais encore peu exploitée. Les travaux les plus avancés dans ce domaine sont ceux qui ont été réalisés en Afrique sur le transfert de la résistance à la mosaïque virale africaine et à la bactériose de l'espèce *M. glaziovii* (HAHN *et al.*, 1990).

LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

Le tableau 4 reproduit un schéma typique de sélection du manioc. Il s'agit d'obtenir, par croisements contrôlés, des hybrides F_1 , qui seront sélectionnés et testés durant plusieurs années, avant d'être diffusés.

Il existe également des programmes plus élaborés, qui recourent aux croisements diallèles, en particulier pour rationaliser la recherche d'une résistance à la bactériose (VALLE, 1990), ou qui s'appuient sur le croisement de variétés d'élite (IGLESIAS et CALLE, 1992).

L'exploitation des espèces sauvages peut s'effectuer au même niveau de ploïdie. Des triploïdes et des tétraploïdes spontanés, éventuellement apomictiques, ont été signalés dans des descendances hybrides entre *M. glaziovii* et *M. esculenta*. Ils pourraient avoir un intérêt pour la création de cultivars radicalement nouveaux (HAHN *et al.*, 1990).

LES BIOTECHNOLOGIES

Les marqueurs moléculaires

Les techniques de marquage moléculaire sont mises en œuvre soit pour améliorer la connaissance et la conservation du matériel cultivé et sauvage, soit pour appuyer les programmes de sélection qui visent à intégrer des gènes de résistance ou d'adaptation dans les variétés cultivées.

Dans le premier cas, on peut employer des marqueurs, même non cartographiés, répartis au hasard sur le génome : RFLP (BEECHING *et al.*, 1995), RAPD (COLOMBO, 1996), AFLP (SECOND *et al.*, 1997). Les isoenzymes permettent également de distinguer les cultivars (LEFEVRE et CHARRIER, 1993a). Le nombre restreint de diagrammes observés constitue cependant une limite à leur utilisation efficace.

Dans le second cas, il est nécessaire de recourir aux marqueurs cartographiés. La première carte génétique du manioc a été réalisée à partir d'une population en ségrégation, issue du croisement entre deux cultivars améliorés, l'un créé par l'IITA et introgressé avec *M. glaziovii*, l'autre provenant du CIAT (FREGENE *et al.*, 1995). Ces cultivars se caractérisent, entre autres, par leur résistance à

Tableau 4. Etapes du programme de sélection du manioc en Thaïlande.

Type d'essais	Traitements et répétitions	Observations
Hybridation	200 à 250 croisements pour 15 à 20 000 semences de génération F_1	Obtenus par pollinisation contrôlée ou autopollinisation
Essais de descendances	Test des 15 à 20 000 semences	Sélection selon la vigueur des tiges, l'impact des maladies et des parasites, l'indice de récolte et le rendement individuel
Essais clonaux en rang simple	1 500 à 2 500 clones 10 plants par rang avec pour témoin tous les 10 rangs la variété locale Rayong 1	Comportement agronomique et identification des clones en fonction des objectifs de production : industrie, alimentation...
Essais clonaux préliminaires	100 à 140 clones parcelles de 5 × 12 m 2 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux avancés	20 à 30 clones sur 2 ou 3 sites expérimentaux parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux régionaux	8 à 12 clones sur 8 sites expérimentaux parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Comportement en cours de cycle, rendement et qualité
Essais clonaux en milieu paysan	3 à 5 clones sur de nombreux sites parcelles de 5 × 12 m 4 répétitions	Essais conduits et gérés par les paysans sur leurs parcelles mais sous la direction des sélectionneurs
Tests clonaux en milieu paysan	2 à 3 clones sur de nombreux sites parcelles de 1 600 m ²	Évaluation du comportement en comparaison avec la variété habituelle pour une homologation par le ministère de l'agriculture
Production du matériel de plantation	Station de recherche parcelles de surface variable selon les besoins	Diffusion auprès des structures de développement rural pour démonstration, augmentation de la production de bois chez les paysans sélectionnés
Distribution du matériel	Station de recherche et paysans producteurs de tiges pour le bouturage	Par la suite, autonomie des paysans pour la reproduction de plantation du système

la mosaïque virale africaine et à la bactériose et par leur taux élevé de photo-synthèse. Des marqueurs RFLP, RAPD et microsatellites ont été utilisés. Des synténies avec les cartes existantes sont recherchées, en particulier par la cartographie de gènes.

Le marquage de QTL est une voie intéressante puisque la plupart des caractères agronomiques sont de nature quantitative, mais les délais de constitution des populations adaptées à la recherche de QTL restent un handicap (CIAT, 1995a). De plus, la présence probable d'interactions géniques complexes dans les variétés traditionnelles, liée à la multiplication végétative, risque d'entraver leur mise en œuvre chez le manioc.

Par ailleurs, les marqueurs moléculaires ont servi à caractériser la variabilité de l'agent de la bactériose, *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*, en relation avec celle du manioc, afin de faciliter la sélection de variétés résistantes (VERDIER et al., 1993).

La multiplication *in vitro*

La multiplication *in vitro* et l'assainissement sont utilisés depuis douze ans pour maintenir les collections à l'abri des infections et garantir les échanges de matériel génétique sain. Elle se pratique aisément, à des températures de culture relativement basses, afin de limiter les coûts en diminuant la fréquence des repiquages (HENSHAW, 1995). La conservation de méristèmes dans l'azote liquide a donné des résultats encourageants (BENSON et al., 1992). Ces techniques sont parfois employées pour multiplier rapidement des cultivars, réduire les coûts et assurer une conservation à très long terme (ESCOBAR et al., 1995). Cependant, leur portée reste limitée, du fait des difficultés d'enracinement, malgré les nombreux travaux consacrés à la conservation *in vitro* des espèces sauvages de manioc.

Le génie génétique

On fonde de grands espoirs sur le génie génétique, en particulier dans le domaine de la résistance aux contraintes abiotiques et aux agressions biotiques : maladies virales, bactériose, pourriture des racines. Malgré quelques difficultés, le CIAT a abouti récemment à des résultats dans la régénération somatique *in vitro* et la transformation du manioc (SARRIA et al., 1995). Des plantes transgéniques ont été produites par l'ORSTOM à l'ILTAB, International Laboratory for Tropical Agriculture Biotechnology (SCHOPKE et al., 1996). Les techniques de transformation doivent encore être adaptées à une gamme élargie de cultivars, afin d'être applicables dans la pratique de l'amélioration. Plusieurs laboratoires mettent au point des constructions géniques et recherchent des promoteurs constitutifs ou spécifiques, en particulier des racines (CIAT, 1995a ; VERDAGUER et al., 1996).

On envisage également de manipuler par génie génétique les gènes de la bio-synthèse de l'acide cyanhydrique (CIAT, 1995a). Toutes les variétés de manioc connues libèrent en effet cet acide en plus ou moins grande quantité. La fonction de l'acide cyanhydrique dans l'évolution des plantes est encore contro-

versée, mais la cyanogenèse pourrait constituer un mécanisme de défense envers certains parasites. Plusieurs équipes dans le monde étudient la biochimie de la cyanogenèse chez le manioc et les gènes de la biosynthèse de l'acide cyanhydrique (McMAHON *et al.*, 1995).

Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

A l'échelle mondiale, le rendement du manioc — entre 9 et 10 tonnes de matière fraîche à l'hectare — est resté stable entre 1970 et 1994, selon les données de la FAO. Seules l'Inde et la Tanzanie ont vu leurs rendements progresser au cours de cette période : de 15 à 22 tonnes pour la première et de 5 à 10 tonnes pour la seconde. Pourtant, dans le même temps, des variétés productives ont été créées, certaines atteignant des rendements de 80 tonnes de matière fraîche à l'hectare en expérimentation (RAFFAILLAC, 1996).

Les programmes d'amélioration

LE CAS DU BRÉSIL

Avec 15 % de la production mondiale, le Brésil est un des plus gros producteurs de manioc, mais les rendements y sont faibles, de l'ordre de 11 tonnes par hectare. Le Brésil est cependant un centre important de diversité du genre *Manihot* et probablement le principal centre d'origine du manioc. Il constitue assurément un environnement abiotique favorable à sa culture, qui s'étend du Nord au Sud dans des régions bien contrastées du point de vue climatique et socioculturel. La plus grande partie de la production est destinée à la consommation humaine, surtout sous forme de *farinha*. Le reste est utilisé dans l'alimentation animale ou transformé en amidon ou en féculle pour l'alimentation et l'industrie. Des plantations agro-industrielles ont été installées dès 1976 dans le Nord-Est pour approvisionner des usines de fabrication d'alcool carburant, dont la production à l'échelle industrielle se heurte encore à des coûts trop élevés.

Les principaux problèmes de la culture du manioc sont la faible fertilité des sols et l'irrégularité des pluies, en particulier dans le Nord-Est, où les variétés sont d'ailleurs considérées comme une source de matériel pour la sélection de variétés adaptées aux régions semi-arides tropicales. Les maladies constituent également des contraintes, entre autres, la bactériose, l'anthracnose et la pourriture des racines, au même titre que les parasites — acariens, cochenilles, punaises (*Vatiga spp.*), chenilles (*Erimyis ello*). Parmi les facteurs socioculturels qui limitent la production et freinent la diffusion des variétés améliorées, on peut mentionner la faible technicité des agriculteurs, l'absence de marchés organisés et une politique agricole parfois défavorable. Il faut ajouter que les

variétés sélectionnées sont souvent inadaptées aux pratiques culturales traditionnelles — liées le plus souvent aux risques de la production — et aux goûts des consommateurs. Pour les besoins de l'industrie, la sélection s'est orientée vers des variétés de taille réduite produisant un grand nombre de racines régulières et riches en amidon (NORMANHA, 1972).

L'amélioration du manioc a débuté vers 1940 à l'Instituto Agronômico de Campinas (IAC), dans l'Etat de São Paulo, qui reste l'un des pôles régionaux les plus actifs dans ce domaine avec l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), dont les activités se situent à l'échelle nationale. Au sein de l'EMBRAPA, les travaux sont coordonnés depuis 1976 par le CNPMF de l'Etat de Bahia, première région productrice du pays. Les échanges internationaux de matériel génétique sont contrôlés par le CENARGEN (Centro Nacional de Pesquisa de Recursos Genéticos e Biotecnologia) de l'EMBRAPA.

Les activités d'amélioration comprennent l'introduction et l'évaluation dans chaque écosystème de cultivars et de clones améliorés ; la sélection des meilleurs géniteurs, qui feront partie du programme national de croisements ; l'évaluation des génotypes recombinés, multipliés végétativement, dans les écosystèmes auxquels ils sont destinés. De nombreux cultivars améliorés ont ainsi été proposés à la vulgarisation, mais la majorité des cultivars locaux se maintiennent dans les régions traditionnelles de culture. L'impact de l'amélioration est surtout sensible chez les gros producteurs, en particulier dans le sud du pays (VALLE, 1990 ; RAMOS et MOTA, 1994).

LA SÉLECTION EN THAÏLANDE

En Thaïlande, la plus grande part de la production est destinée à l'exportation vers l'Union européenne, sous forme de cossettes pour l'alimentation animale. Cette production a longtemps reposé sur une seule variété, Rayong 1, retenue dès 1956 parmi la vingtaine de variétés présentes dans le pays. Une demande croissante et des exigences qualitatives accrues ont conduit à rechercher des variétés à haut rendement et à forte teneur en amidon. C'est ainsi que les variétés Rayong 3 et Rayong 60 ont été diffusées, cette dernière convenant mieux aux sols de fertilité moyenne (LIMSILA *et al.*, 1992). Une troisième variété, Rayong 2, réservée à la consommation humaine, a été mise au point, bien que ce type d'utilisation du manioc frais soit très marginal dans le pays.

Le programme de sélection, entrepris en 1975 en collaboration avec le CIAT, est fondé sur l'introduction progressive de plusieurs milliers de semences américaines. Il se poursuit actuellement selon un schéma comportant les dix étapes détaillées dans le tableau 4.

L'AMÉLIORATION AU NIGERIA

Au Nigeria, la présence de l'IITA et sa collaboration avec le NRCRI (National Root Crops Research Institute) ont permis à ce pays d'avancer plus rapidement que les autres pays africains dans le domaine de l'amélioration variétale du

manioc. L'un des premiers objectifs de l'amélioration est la lutte contre les problèmes phytosanitaires, qui revêt une importance particulière au Nigeria et dans l'ensemble de l'Afrique, où un certain nombre de maladies et de parasites sévissent de manière préoccupante.

Ainsi, la résistance à la mosaïque africaine du manioc est un objectif majeur de la sélection. Cette résistance a été obtenue en élargissant la base génétique des clones sélectionnés en Afrique grâce à leur croisement. D'autres problèmes phytosanitaires sont apparus, au début des années 70, lorsque l'importation mal contrôlée de matériel végétal en provenance d'Amérique a introduit des maladies, comme la bactériose, et des ravageurs, entre autres la cochenille farineuse et l'acarien vert. Face à des variétés locales très sensibles et à l'absence d'hyperparasites efficaces, ces ennemis ont connu un développement tel qu'il a constitué un frein, parfois temporaire mais localement important, pour la production dans certaines régions. Les schémas de sélection ont alors été réorientés, au Nigeria mais aussi dans l'ensemble de l'Afrique.

Des variétés productives ont également été créées. Elles présentaient des rendements nettement supérieurs à ceux des variétés traditionnelles en stations de recherche. Cependant, leur diffusion en milieu paysan s'est heurtée à des problèmes d'acceptabilité dans de nombreuses régions. La qualité des tubercules était généralement en cause : leurs teneurs en eau et en acide cyanhydrique étaient trop élevées et leur aspect n'était pas conforme aux variétés traditionnelles. De plus, l'augmentation de l'indice de récolte (supérieur à 0,60), obtenue chez ces variétés, s'accompagnait d'un faible développement des axes aériens, qui pouvait compromettre l'installation de nouveaux cycles culturaux. Un nouveau compromis a donc été recherché pour pallier ces inconvénients et des variétés, comme TMS30-572 et TMS30-001, sont maintenant largement cultivées (POLSON et SPENCER, 1991).

Récemment, cinq sites d'évaluation du matériel génétique américain importé de Colombie ont été choisis au Nigeria, dans le cadre d'une collaboration entre l'IITA et le CIAT (CIAT, 1994). La diversité génétique est étudiée dans diverses zones agroécologiques pour plusieurs critères agronomiques, morphologiques et de qualité. Pour les accessions prometteuses, on procède à une caractérisation plus poussée : mesure de la hauteur totale et de la première ramifications par floraison, nombre de floraisons, part des feuilles dans le poids sec des axes aériens, constrictions éventuelles sur les tubercules, poids et nombre de racines tubérisées. La résistance aux maladies et aux parasites est également évaluée : mosaïque africaine du manioc, bactériose vasculaire, acarien vert, thrips et cochenille farineuse.

D'autre part, une étude coordonnée par l'IITA a été menée dans plusieurs pays africains pour déterminer les choix et les besoins des producteurs en matière de variétés. Il en ressort que les producteurs souhaitent disposer avant tout de variétés à cycle plus court, avec des rendements plus élevés (NWEKE et al., 1994). Pour ce qui est de l'utilisation des variétés améliorées, l'étude établit qu'elles représentent, au Nigeria, 60 % des variétés cultivées dans la zone

humide, contre 40 % pour le reste du pays. Dans les autres pays étudiés, l'adoption des nouvelles variétés se heurte principalement au problème du débouché de la production. Enfin, 1 200 génotypes ont été collectés dans les villages et classés selon huit caractères morphologiques.

Dans le prolongement de cette étude, un schéma général d'amélioration variétale semblable à celui de la Thaïlande a été retenu. Les variétés triploïdes, issues de l'hybridation entre diploïdes et tétraploïdes induits par la colchicine, semblent une voie prometteuse pour obtenir des plantes à haut rendement ayant une forte teneur en amidon (SREEKUMARI et al., 1995).

La multiplication et la diffusion des cultivars

Les étapes du programme de sélection présentées dans le tableau 4 sont valables pour l'ensemble des structures de sélection, avec cependant des variantes quant aux modalités de diffusion des variétés, liées à l'organisation des services de développement rural de chaque pays. En Afrique, l'IITA apporte une assistance à plusieurs services nationaux de recherche. Le risque majeur du transfert des boutures réside dans la diffusion de maladies et de parasites : une surveillance phytosanitaire constante et rigoureuse reste indispensable.

S'il est aisément de mettre au point en station des variétés bien ciblées selon la vocation finale de la culture, il est plus difficile de les multiplier à grande échelle pour les diffuser rapidement. Dans le cas de variétés multicaules dont les parties aériennes sont bien développées et avec des boutures de 20 centimètres, il faut 1 hectare de parc à bois, planté à la densité de 10 000 plants par hectare, pour assurer 10 hectares de culture. Ce rapport de 1 à 10 peut passer à un rapport de 1 à 30 en augmentant la densité de plantation du parc à bois ou en réduisant la longueur de la bouture, ce qui peut affecter leur reprise. L'utilisation de microboutures à un ou deux nœuds permet d'accélérer la production de bois des nouvelles créations variétales : la sortie des tiges est réalisée en milieu humide, dans des sacs plastiques et avec des fongicides, avant la plantation en plein champ. La gestion des parcs à bois peut être améliorée grâce à une fertilisation azotée et à une irrigation de complément, mais les coûts de production des boutures sont alors dissuasifs.

Références bibliographiques

- ALLEM A.C., 1994. The origin of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). Genetic Resources and Crop Evolution, 41 : 133-150.
- BEECHING J.R., MARMEY P., HUGHES M.A., CHARRIER A., 1995. Evaluation of molecular approaches for determining genetic diversity in cassava germplasm. In : IIInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 80-89.

- BENSON E., CHABRILLANGE N., ENGELMANN F., 1992. Mise au point de méthodes de cryo-conservation de méristèmes pour la conservation à long terme des ressources génétiques du manioc (*Manihot* spp.). Montpellier, France, ORSTOM, 38 p.
- DE BRUIJN G.H., DHARMAPUTRA T.S., 1974. The Mukibat system, a high-yielding method of cassava production in Indonesia. Netherlands Journal of Agricultural Science, 22 : 89-100.
- CARTER S.E., FRESCO L.O., JONES P., 1992. An atlas of cassava in Africa: historical, agroecological and demographic aspects of crop distribution. Cali, Colombie, CIAT, 86 p.
- CHERNELA J., 1987. Os cultivares de mandioca na área do Uaupés. In : Suma etnológica brasileira. 1. Etnobiologia, B. Ribeiro éd., Petrópolis, Brésil, Vozes-FINEP, p. 159-171.
- CIAT, 1992. Cassava program 1987-1991. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 116, 473 p.
- CIAT, 1993. First international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 123, 496 p.
- CIAT, 1994. Cassava program 1993. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 146, 325 p.
- CIAT, 1995a. Second international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, 2 volumes, 870 p.
- CIAT, 1995b. Taller latinoamericano sobre recursos genéticos de la yuca. Cali, Colombie, CNPMF-CIAT, Working Document.
- COCK J.H., 1985. Cassava: new potential for a neglected crop. Boulder, Etats-Unis, Westview Press, IADS-CIAT-GTZ Series, 191 p.
- COLOMBO C., 1996. Etude de la diversité génétique de maniocs américains (*Manihot esculenta* Crantz) par les marqueurs moléculaires (RAPD et AFLP). Thèse de Doctorat, ENSAM, Montpellier, France, 144 p.
- CORDEIRO C.M.T., MORALES E.A.V., FERREIRA P., ROCHA D.M.S., COSTA I.R.S., VALOIS A.C.C., SILVA S., 1995. Towards a Brazilian core collection of cassava. In : Core collections of plant genetic resources, T. Hodgkin et al. éd., Chichester, Royaume-Uni, Wiley, p. 155-168.
- COURS G., 1951. Le manioc à Madagascar. Mémoire de l'Institut scientifique de Madagascar, série B, 3 : 203-400.
- DULONG R., 1971. Le manioc à Madagascar. L'Agronomie tropicale, 26 : 791-828.
- EL-SHARKAWY M.A., 1993. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia, and Latin America. Bioscience, 43 : 441-451.
- ESCOBAR R.H., MAFLA G., ROCA W.M., 1995. Cryopreservation for long-term conservation of cassava genetic resources. In : IIInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 190-193.
- FAO, 1996. Annuaire production : 1995. Rome, Italie, FAO, 235 p.
- FREGENE M.A., ANGEL F., GOMEZ R., RODRIGUEZ F., MAYA M., BONIERBALE M., TOHME J., IGLESIAS C., ROCA W., 1995. A linkage map of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) based

- on RFPL and RAPD markers. In : IIInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 49-61.
- FREGENE M.A., VARGAS J., IKEA J., ANGEL F., THOME J., ASIEDU R.A., AKORODA M.O., ROCA W.M., 1994. Variability of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and its wild relatives. Theoretical and Applied Genetics, 89 : 719-727.
- GULICK P., HERSHLEY C., ESKUINAS-ALCAZAR J., 1983. Genetic resources of cassava and wild relatives. Rome, Italie, IBPGR, IBPGR Series n° 82/111, 56 p.
- HAHN S.K., 1989. An overview of African traditional cassava processing and utilization. Outlook on Agriculture, 18 : 110-118.
- HAHN S.K., BAI K.V., ASIEDU R., 1990. Tetraploids, triploids, and 2n pollen from diploid interspecific crosses with cassava. Theoretical and Applied Genetics, 79 : 433-439.
- HENSHAW G.G., 1995. Micropropagation and germplasm storage in cassava. In : IIInd international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 177-182.
- HOWELER R.H., 1991. Long-term effect of cassava cultivation on soil productivity. Field Crops Research, 26 : 1-18.
- IGLESIAS C., CALLE F., 1992. Lanzamiento de variedades para los Llanos Orientales de Colombia. In : Participación de los productores en la selección de variedades de yuca, L.A. Hernández R. éd., Cali, Colombie, CIAT, p. 69-76.
- KAWANO K., SARAKARN S., LIMSLA A., TONGGLUM A., SUPARHAN D., 1990. Cassava cultivar evolution viewed through harvest index and biomass production. In : VIIInd Symposium of ISTRC, R.H. Howeler éd., Bangkok, Thaïlande, CIAT, p. 202-210.
- LEFEVRE F., 1989. Ressources génétiques et amélioration du manioc, *Manihot esculenta* Crantz, en Afrique. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 57, 175 p.
- LEFEVRE F., CHARRIER A., 1993a. Heredity of seventeen isoenzyme loci in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Euphytica, 66 : 171-178.
- LEFEVRE F., CHARRIER A., 1993b. Isoenzyme diversity within African *Manihot* germplasm. Euphytica, 66 : 73-80.
- LIMSLA A., ROJANARIDPICHED C., TIRAPORN C., SINTHUPRAMA S., KAWANO K., 1992. Recent progress in cassava varietal improvement in Thailand. In : Cassava breeding, agronomy and utilization research in Asia, R.H. Howeler éd., Bangkok, Thaïlande, CIAT, p. 34-43.
- MARMEY P., BEECHING J., HAMON S., CHARRIER A., 1994. Evaluation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) germplasm collections using RAPD markers. Euphytica, 74 : 203-209.
- MATTHEWS R.B., HUNT L.A., 1994. GUMCAS: a model describing the growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Field Crops Research, 36 : 69-84.
- MCMAHON J.M., WHITE W.L.B., SAYRE R.T., 1995. Cyanogenesis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Journal of Experimental Botany, 46 : 731-741.
- MEDARD R., 1994. Détermination de l'ébauche foliaire, du bourgeon axillaire et de l'entre-nœud chez le *Manihot esculenta* : étude microchirurgicale. Canadian Journal of Botany, 72 : 1329-1342.

- MEDARD R., SELL Y., BARNOLA P., 1992. Le développement du bourgeon axillaire du *Manihot esculenta*. Canadian Journal of Botany, 70 : 2041-2052.
- NASSAR N.M.A., 1995. Relationships between *Manihot* species: a review. In : IIInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 90-100.
- NORMANHA E.S., 1972. Mandioca (*Manihot esculifolia* Crantz): melhoramento genético. In : VI Reunião da Comissão Nacional da Mandioca. Brasilia, Brésil, Ministério da Agricultura, p. 35-43.
- NWEKE F.I., DIXON A.G.O., ASIEDU R., FOLOAYAN S.A., 1994. Cassava varietal needs of farmers and the potential for production growth in Africa. Ibadan, Nigeria, IITA, COSCA Working Paper n° 10, 239 p.
- POLSON R.A., SPENCER D.S.C., 1991. The technology adoption process in subsistence agriculture: the case of cassava in southwestern Nigeria. Agricultural Systems, 36 : 65-78.
- PROUS A., 1991. Fouilles de l'abri du Boquete, Minas Gerais, Brésil. J. S. A., 77 : 77-109.
- RAFFAILLAC J.P., 1992. Enracinement de la bouture de manioc (*Manihot esculenta* Crantz) au cours des premières semaines de croissance. L'Agronomie tropicale, 46 : 273-281.
- RAFFAILLAC J.P., 1996. La fertilité en zone tropicale humide et le manioc. In : Séminaire sur la fertilité du milieu et les stratégies paysannes sous les tropiques humides, J. Pichot et al. éd., Montpellier, France, CIRAD, p. 286-298.
- RAFFAILLAC J.P., 1997. Le rôle de la densité de plantation dans l'élaboration du rendement du manioc. In : Actes de la réunion des agronomes de l'ORSTOM. Montpellier, France, ORSTOM, collection Colloques et séminaires (sous presse).
- RAMOS E.M., MOTA M.C., 1994. Interfase entre los programas de mejoramiento, los campos de los agricultores y los mercados de la yuca en latinoamérica. In : IIIa Reunión panamericana de fitomejoradores de yuca, C. Iglesias éd., Cali, Colombie, CIAT, 279 p.
- ROGERS D.J., FLEMING H., 1973. A monograph of *Manihot esculenta* with an explanation of the taximetrics methods used. Economic Botany, 27 : 1-113.
- ROGERS D.J., APPAN M., 1973. *Manihot*, *Manihotoides* (Euphorbiaceae). New York, Etats-Unis, Hafner Press, Flora Neotropica Monograph n° 13, 274 p.
- SALEHUZZAMAN S.N.I.M., JACOBSEN E., VISSER R.G.E., 1994. Expression patterns of two starch biosynthetic genes in *in vitro* cultured cassava plants and their induction by sugars. Plant Science, 98 : 53-62.
- SARRIA R., TORRES E., BALCAZAR N., DESTEFANO-BELTRAN L., ROCA W.M., 1995. Progress in *Agrobacterium*-mediated transformation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). In : IIInd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. Cali, Colombie, CIAT, Working Document n° 150, p. 241-244.
- SCHOPKE C., TAYLOR N., CERCAMO R., KONAN N.K., MARMAY P., HENSHAW G.G., BEACHY R.N., FAUQUET C., 1996. Regeneration of transgenic cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz) from microbombarded embryogenic suspension cultures. Nature Biotechnology, 14 : 731-735.
- SECOND G., ALLEM A.C., EMPERAIRE L., INGRAM C., COLOMBO C., MENDES R.A., CARVALHO L.J.C.B., 1997. AFLP based *Manihot* and cassava genetic structure analysis and nume-

rical taxonomy in progress: implications for dynamic conservation and genetic mapping. In : IIIrd International scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network. African Journal of Root and Tuber Crops (sous presse).

SREEKUMARI M.T., ABHRAHAM K., Jos J.S., 1995. The potential of triploids in cassava improvement. Cassava Newsletter, 19 : 6-7.

SYLVESTRE P., ARRAUDEAU M., 1983. Le manioc. Paris, France, Maisonneuve et Larose, 262 p.

UGENT D., POZORSKI S., POZORSKI T., 1986. Archeological manioc (*Manihot*) from coastal Peru. Economic Botany, 40 : 78-102.

VALLE, 1990. Cruzamentos dialélicos em mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). Thèse, ESALQ, Piracicaba, Brésil.

VERDAGUER B., DE KOCHKO A., BEACHY R.N., FAUQUET C., 1996. Isolation and expression in transgenic plants of the cassava vein mosaic virus (CVMV) promoter. Plant Molecular Biology, 31 : 1129-1139.

VERDIER V., DONGO P., BOHER B., 1993. Assessment of genetic diversity among strains of *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*. Journal of General Microbiology, 139 : 2591-2601.