

Le manioc

Gérard Second, Jean-Pierre Raffaillac,
Carlos Colombo

Fonds Documentaire IRD
Cote : B*25883 Ex : 1

Le manioc est cultivé pour ses racines qui tubérisent, souvent appelées tubercules. Il entre dans le régime alimentaire d'une partie des pays les plus pauvres de la zone tropicale, particulièrement en Afrique, qui assure plus de la moitié de la production mondiale (figure 1). Les jeunes feuilles prélevées en cours de végétation sont également consommées : elles constituent un complément protéique, vitaminique et minéral appréciable pour les populations d'Afrique centrale et du nord-est brésilien dont l'alimentation est à base de racines de manioc. Les feuilles sont parfois employées comme fourrage.

Le manioc est cultivé le plus souvent dans des systèmes traditionnels, qui font rarement appel aux techniques culturales améliorées. C'est dans les pays asiatiques, qui utilisent le manioc comme culture de rente pour l'exportation et l'industrie, que les innovations techniques, dont l'emploi de variétés améliorées, sont adoptées le plus facilement par les agriculteurs. Le cas le plus typique est celui de la Thaïlande, qui en deux décennies s'est placée parmi les principaux producteurs mondiaux aux côtés du Brésil, du Nigeria, du Zaïre et de l'Indonésie.

Le matériel de plantation employé est une bouture de tige d'environ 20 centimètres, mais la domestication a sans aucun doute impliqué l'utilisation de plantes issues de la reproduction sexuée selon des techniques qui sont encore





272

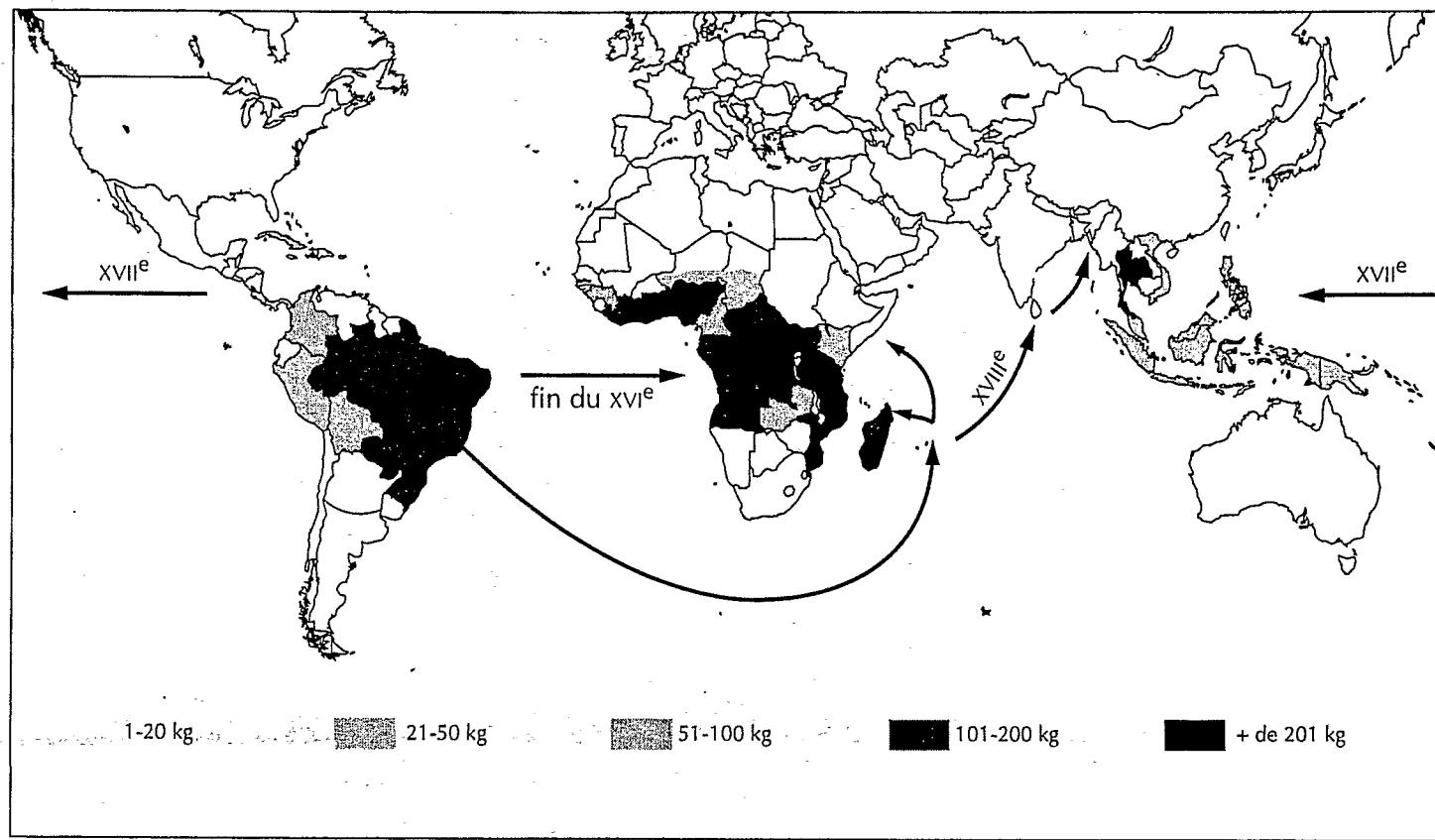


Figure 1. Production de manioc, d'après les données de la FAO (en kilos par an et par habitant, moyenne sur 3 ans : 1995, 1996 et 1997). Les flèches indiquent la diffusion du manioc à partir de son centre d'origine, le Brésil, et aussi probablement du Mexique (PURSEGLOVE, 1992).

observées en Afrique et en Amazonie (EMPERAIRE et al., 1998). L'emploi des graines est réservé à l'amélioration variétale, mais des recherches sur l'amélioration des techniques pour leur utilisation directe en culture sont entreprises (IGLESIAS et al., 1994).

La greffe en début de cycle d'un manioc sauvage à fort développement végétatif et résistant aux maladies foliaires, tel que *Manihot glaziovii*, sur un manioc cultivé porte-greffe permet de tripler le rendement individuel. C'est le système *mukibat*, facile à réaliser sur de petites superficies, décrit en Indonésie par DE BRUIJN et DHAMAPUTRA (1974).

Le manioc préfère des sols légers et bien drainés à dominante sableuse, mais il peut s'accommoder de sols plus lourds, argileux, s'ils sont ameublis. La fertilisation minérale reste encore peu pratiquée. Les réponses aux différents engrains sont cependant bien connues : l'azote favorise le développement des parties aériennes, parfois au détriment de la tubérisation, tandis que la fertilisation potassique augmente fortement les rendements (HOWELER, 1990). La présence d'endomycorhizes sur les racines améliore la nutrition phosphorée.

Les contraintes phytosanitaires majeures sont la mosaïque africaine — maladie à géminivirus transmis par la mouche blanche *Bemisia* —, la bactériose vasculaire, dont l'agent est *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*, et les attaques de cochenilles farineuses (*Phenacoccus manihoti*) et d'acariens (*Mononychellus tanajoa*). Elles sont importantes en Afrique.

La durée du cycle cultural varie selon les variétés et les facteurs du milieu — température, longueur de la saison sèche, ensoleillement... — de six mois, pour les variétés très précoces, à trois ans et plus, lorsque les conditions climatiques sont peu favorables. Dans certains systèmes de production, la récolte partielle d'un ou de plusieurs tubercules sur le plant en place est pratiquée pour une consommation domestique.

Le manioc est une source d'amidon de bonne qualité, qui se prête aux utilisations les plus variées : alimentation humaine de base, pâtisserie moderne, fabrication traditionnelle de bière, utilisations industrielles de l'amidon, alimentation animale. Il se place au cinquième rang mondial des productions végétales alimentaires avec 166 millions de tonnes (FAO, 1998). Cependant, son amélioration génétique n'en est qu'à ses débuts (MCKEY et BECKERMANN, 1996 ; RAFFAILLAC et SECOND, 1997).

La racine de manioc produit de l'acide cyanhydrique en quantités variables selon la variété et le milieu. Certaines variétés peuvent être dangereuses sur le plan nutritionnel si des techniques de transformation ne sont pas mises en œuvre pour en éliminer la plus grande partie. La cyanogenèse est connue comme un système de défense chimique chez de nombreuses plantes (JONES, 1998).

La botanique et la taxonomie du genre *Manihot*

La morphologie

Les plants de manioc provenant de boutures développent simultanément une ou plusieurs tiges principales à partir des bourgeons, alors que les plants issus de graines ont une tige unique. L'appareil végétatif du manioc se caractérise par deux types de ramification orthotrope (MEDARD et al., 1992). Les ramifications proleptiques, ou rameaux secondaires, sont issues du développement de bourgeons latéraux après la levée de la dominance apicale. Les ramifications sylleptiques, ou rameaux de floraison, proviennent de la transformation du méristème végétatif en méristème floral : 2 à 4 branches se développent simultanément. L'aptitude à fleurir, qui détermine l'architecture de la plante à la fin du cycle, est l'un des critères d'identification des variétés. Dans la figure 5 (en annexe), qui présente les principaux caractères morphologiques d'identification des variétés, le port final de la tige est illustré par quelques exemples tirés des travaux de COURS (1951).

Les feuilles de manioc sont fortement hétéroblastiques : au cours de la vie de la plante, le nombre de lobes, impair, augmente au début du cycle, puis diminue pour aboutir à un lobe unique à la fin du cycle chez certaines variétés. La morphologie de la feuille est l'un des critères d'identification des variétés (tableau 1, en annexe). COURS (1951) souligne que seule la comparaison entre variétés plantées en un même lieu et dans les mêmes conditions peut avoir une valeur.

Le système racinaire se compose de racines nodales et de racines basales, plus nombreuses. Ces dernières donnent les plus gros tubercules. Le poids des tubercules d'un même plant est souvent hétérogène, mais leur teneur en matière sèche est identique. Toutes les racines sont susceptibles d'évoluer en tubercules. Le pourcentage des racines qui tubérisent varie considérablement selon les variétés et dépend largement des facteurs du milieu et des techniques culturales. Un plant issu de graine émet une racine séminale pivot, qui tubérisé en premier, mais qui présente l'inconvénient de contenir une proportion de fibres souvent trop forte pour être facilement consommée. Il produit ensuite des racines secondaires, rattachées au pivot, qui évoluent en tubercules.

Sur le plan physiologique, le manioc est une plante en C_3 , qui possède cependant quelques caractéristiques de plante en C_4 (EL-SHARKAWY et COCK, 1990). La tubérisation des racines se déclenche au cours des premières semaines de croissance. Le nombre de tubercules est fixé entre le 2^e et le 4^e mois du cycle, sauf accident végétatif. Il ne dépend pas de la photopériode (KEATING et al., 1985).

Le port des espèces sauvages varie d'une forme herbacée en rosette jusqu'à un port d'arbre de plus de 15 mètres de hauteur, en passant par des formes buissonnantes, de fausses lianes et d'arbustes.

La reproduction

Toutes les espèces du genre *Manihot* sont pérennes, monoïques et allogames. Leur pollinisation est entomo-anémophile. La floraison peut être très précoce et fréquente au cours de la croissance ou, à l'inverse, tardive et unique, voire inexiste. Généralement les premiers axes floraux avortent. Les inflorescences sont des grappes de 20 à 60 fleurs unisexuées et monopérianthées. Les fleurs femelles, situées à la base de l'inflorescence, s'épanouissent avant les fleurs mâles, qui sont 10 à 20 fois plus nombreuses (COURS, 1951). Pour chaque inflorescence, de un à six fruits, ou capsules, deviennent matures en trois à cinq mois. Ils éclatent en période sèche et libèrent trois graines au tegument marbré, marron à gris, avec une caroncule.

La taxonomie et la répartition du genre *Manihot*

Le genre *Manihot*, distribué naturellement dans toute la zone tropicale du Nouveau Monde, se rattache à la famille des euphorbiacées, qui est divisée en cinq sous-familles. Il est placé dans celle des Crotonoïdées avec l'hévéa (WEBSTER, 1975).

Les limites du genre sont bien définies, mais les limites entre les espèces sont très difficiles à établir. La dernière monographie (ROGERS et APPAN, 1973 ; ROGERS et FLEMING, 1973) réduit le nombre d'espèces de 171 à 98 sur la base de l'analyse multivariée de 44 caractères végétatifs observés sur herbier, dans laquelle les caractéristiques des feuilles sont importantes. La distribution des espèces est remarquablement indiquée. Dix-sept sections sont décrites, dont l'une ne comprend que le manioc cultivé. Celui-ci est proche de deux sections : la section d'Amérique centrale, *Parvibracteatae*, qui inclut l'espèce *M. aesculifolia*, considérée alors comme l'espèce la plus apparentée au manioc, et la section d'Amérique du Sud, *Heterophyllae*, qui comprend la plupart des taxons maintenant rassemblés dans l'espèce *M. esculenta* par ALLEM (1994), tels que le manioc, subsp. *esculenta*, et les formes sauvages, subsp. *flabellifolia* et subsp. *peruviana*, considérées par cet auteur comme les ancêtres directs du manioc.

Des 77 espèces reconnues, présentes au Brésil et décrites par ROGERS et APPAN (1973), seules 38 sont retenues comme non synonymes par A.C. Allem (comm. pers.) ; elles sont classées dans 16 groupes d'affinité. En comparant ces deux classifications, on constate de grandes différences en ce qui concerne les regroupements par affinité, ce qui suggère d'énormes difficultés pour définir

des discontinuités nettes au sein du genre, tout du moins dans sa zone de diversité principale (SECOND et al., 1997).

Dans sa zone d'origine, le genre *Manihot* s'étend du sud de l'Arizona, aux Etats-Unis, au nord de l'Argentine. Les espèces ne sont jamais dominantes dans la végétation mais plutôt sporadiques. La plupart d'entre elles se trouvent dans des régions à longue saison sèche, mais certaines se rencontrent aussi dans les forêts humides ou, plus souvent, en bordure et dans les clairières, naturelles ou de déforestation. Certaines espèces ont aussi une distribution d'aventices, dans des zones perturbées, le long des routes, par exemple.

La distribution naturelle du genre ne s'étend pas au-delà de 2 000 mètres d'altitude, mais quelques espèces se rencontrent en zones subtropicales. Une seule espèce, *M. brachyloba*, a une distribution à cheval sur l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud et se retrouve aussi en République dominicaine. Cette distribution exceptionnelle pourrait être liée à sa capacité à être transportée dans l'eau modérément salée : des graines ayant conservé leur pouvoir germinatif peuvent être récoltées sur la côte de la Guyane française, où l'on observe une influence forte de l'Amazone et des fleuves locaux (D. Loubry, comm. pers.).

L'introduction du manioc dans l'Ancien Monde date du XVI^e siècle et celle de *M. glaziovii*, de la fin du XIX^e siècle. *M. glaziovii*, le *manicoba*, a fait l'objet d'une tentative de développement en Afrique dans les années 30 pour la production de latex et il y a subsisté pour d'autres raisons (LEFEVRE, 1989 ; SERIER, 1989).

Depuis les travaux de ROGERS et APPAN (1973), la distinction entre *M. utilissima*, variétés amères, et *M. dulcis*, ou *M. aipi*, variétés douces, est rejetée, et ce d'autant que plusieurs facteurs du milieu ont un impact significatif sur la présence des deux glucosides responsables de la production d'acide cyanhydrique, et donc sur l'amertume.

La structure du génome

La vingtaine d'espèces de *Manihot* observées possèdent le même nombre de chromosomes que le manioc, soit 18 paires (LEFEVRE, 1989 ; BAI et al., 1993), et il est probable qu'il en est ainsi pour toutes les espèces du genre. A partir de l'examen des chromosomes au pachytène, MAGOON et al. (1969) ont suggéré que le manioc cultivé était un allopolyplioïde segmentaire. L'observation des proportions de locus dupliqués, tant pour les RFLP que pour les microsatellites, ne corrobore pas cette hypothèse (CHAVARRIAGA-AGUIRE et al., 1998). Cette allopolyplioïdie présumée pourrait cependant être très ancienne et correspondre au genre entier et non à l'espèce cultivée en particulier. La taille du génome du manioc est petite, elle est estimée à 1,68 picogramme par génome diploïde (MARIE et BROWN, 1993).

Les ressources génétiques

L'ensemble du genre *Manihot* peut être considéré comme recelant des ressources génétiques utilisables pour l'amélioration du manioc par voie sexuée. En effet, aucune barrière forte à l'hybridation n'est connue. De plus, des hybridations interspécifiques ont été fréquemment obtenues ou observées dans la nature. La plus grande partie des collections *ex situ* est néanmoins constituée de cultivars conservés généralement dans des collections maintenues au champ et reconduites chaque année végétativement. Une partie de ces collections de cultivars est en outre maintenue *in vitro*. L'utilisation des graines pour la conservation et les échanges concerne principalement des hybrides et des espèces sauvages récemment récoltées.

On estime à près de 25 000 le nombre d'accessions, toutes espèces confondues, conservées en collection dans le monde. Mais ce nombre est probablement surestimé en raison de la perte récente de plusieurs collections et de la duplication de certaines autres. Actuellement, les deux principales collections sont celles du Brésil et du CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), en Colombie. Un ensemble de réseaux, formels et informels, travaille à la conservation et à l'utilisation des ressources génétiques du manioc, par continent ou à l'échelle mondiale (SECOND et al., 1998b). Une très faible proportion de ce matériel génétique a été utilisée en croisement pour l'amélioration variétale.

Dans une bibliographie de travaux antérieurs à 1973 (CAB, 1974), on relève l'existence de collections anciennes au Congo belge (INÉAC, Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge), en Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale (IRAT, Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières), à Madagascar (IRAM, Institut de recherches agronomiques à Madagascar), au Kenya (EAAFRO, East African Agricultural and Forestry Research Organization), en Tanzanie, en Indonésie, en Inde (CTCRI, Central Tuber Crops Research Institute), en Malaisie (MARDI, Malaysian Agricultural Research and Development Institute), au Costa Rica (IICA, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas), au Venezuela, au Mexique, au Brésil, en Colombie, en Argentine... Les échanges se faisaient parfois sans contrôle sanitaire rigoureux. Chaque station de recherche employait des techniques de gestion de la collection différentes — mode de plantation, qualité des boutures, durée du cycle, fertilisation, densité de plantation... — et utilisait sa propre classification des variétés.

Depuis le début des années 80, l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture), au Nigeria, tente de superviser les activités de plusieurs pays en Afrique et collabore, à ce titre, avec le CIAT. C'est ainsi qu'une grande partie de la collection de manioc du CIAT a été transférée au Nigeria. De son côté, la Thaïlande a fait de même pour disposer de la forte diversité des clones de la collection du CIAT.

En ce qui concerne l'intérêt des ressources génétiques sauvages pour l'amélioration du manioc, on peut citer : les sources de résistance aux maladies et aux parasites — l'espèce *M. glaziovii* en est un bon exemple car elle a été largement utilisée pour la recherche de résistance à la bactériose et à la mosaïque virale africaine (HAHN, 1984) — et aux stress tels que les basses températures ; une architecture des cultivars dans un milieu donné et une morphologie des feuilles adaptées aux contraintes culturelles comme la concurrence avec les adventices et la culture associée ; les teneurs en amidon et ses propriétés physico-chimiques, qui sont d'une grande importance pour son utilisation mais n'ont été que peu étudiées chez les espèces sauvages.

Dans ce chapitre, nous tenterons de montrer comment l'utilisation des marqueurs moléculaires complète les études effectuées antérieurement sur une base morphologique et physiologique. Elle permet, entre autres, de préciser l'origine génétique du manioc : parent sauvage le plus direct, autres espèces proches parentes et autres espèces ayant participé à la constitution génétique du manioc par introgression. Elle offre les moyens de comprendre le processus de domestication et de gestion de la diversité génétique telle qu'on peut l'observer en milieu traditionnel. Enfin, elle permet de saisir l'ampleur et la structure de la diversité génétique des cultivars et de l'ensemble du genre *Manihot*, dont le centre principal de diversité, au Brésil, sera particulièrement étudié.

L'organisation de la diversité

La variabilité agromorphologique

Les agriculteurs traditionnels, et en particulier les Amérindiens, distinguent un très grand nombre de cultivars (EMPERAIRE et al., 1998). Ils utilisent plusieurs critères de classification des clones : le goût, lié à la concentration en glucosides cyanogéniques dans le cortex des racines, pour laquelle il existe un continuum de variation allant de concentrations très basses à des concentrations extrêmement toxiques (McKEY et BECKERMAN, 1996) ; la précocité — les variétés dites à cycle court sont récoltées entre 6 et 8 mois alors que d'autres nécessitent un cycle supérieur à 18 mois — ; l'aspect de la plante — le port de la partie aérienne, la coloration des feuilles, des tiges et des racines, leur forme...

On dispose pour le manioc d'un grand nombre de marqueurs morphologiques et chimiques, dont la description la plus remarquable, et qui a inspiré les travaux postérieurs, est celle de COURS (1951). Cet auteur propose un classement des variétés présentes à Madagascar en huit sections botaniques. Les caractéristiques principales de ces sections sont les suivantes :

teries utilisés par G. Cours et dans des travaux plus récents sont indiqués dans le tableau 1 (en annexe). GULICK *et al.* (1983) les ont rassemblés dans un document de l'IBPCGR (International Board for Plant Genetic Resources) et ont proposé une liste universelle. On dispose ainsi d'un catalogue exhaustif, qui rassemble les descripteurs classiques utilisables pour l'identification des variétés cultivées de manioc.

La classification des variétés de manioc établie par ROGERS et APPAN (1973) à partir de l'analyse multivariée de 44 caractères conduit à la mise en synonymie de toutes les dénominations spécifiques ou subspécifiques du manioc, *M. utilissima* devient *M. esculenta*. Elle aboutit à la constitution de 19 « groupes de similarité », destinés à faciliter le travail du sélectionneur, qui se sont néanmoins avérés d'utilisation difficile. En effet, en dehors des facteurs génétiques, le manioc cultivé est soumis à deux types de facteurs de variation importants : l'état de la bouture, sa coupe et son mode de plantation ; la fertilité du milieu et les techniques appliquées pour la gestion de la parcelle. Ces facteurs compliquent l'évaluation agromorphologique et la comparaison de cultivars qui ont poussé dans des environnements distincts ou au cours d'années différentes.

LA PLASTICITÉ AGROMORPHOLOGIQUE EN RELATION AVEC LE BOUTURAGE

La qualité de la bouture joue sur la structuration du peuplement végétal. C'est d'elle que dépendent en premier le taux de reprise, donc la densité de peuplement, et le nombre de tiges par plant. Par ailleurs, l'enracinement primaire est lui aussi conditionné par l'état de la bouture, au niveau tant nodal (nombre de nœuds en contact avec le sol humide) que basal (orientation et nombre de racines primaires liés à la nature de la coupe et à la position de la bouture dans le sol).

Par rapport à une bouture prélevée vers le haut de la tige, une bouture de base présente à la fois un meilleur taux de reprise, un début de croissance accéléré, un plus grand nombre de tiges par plant et un meilleur enracinement nodal et basal (RAFFAILLAC, 1992). De même, pour une bouture de base, l'âge de la tige intervient sur la qualité de la bouture. En Côte d'Ivoire, on est passé de 13 900 tiges par hectare avec des boutures de tiges de 6 mois à 27 400 avec des boutures de tiges de 12 mois. Une bouture de 6 mois totalise en moyenne 17,2 racines contre 32,7 pour une bouture de 12 mois (RAFFAILLAC, 1998).

Les tiges coupées à la récolte peuvent être stockées plusieurs semaines avant l'installation d'une nouvelle parcelle. Ce stockage modifie le comportement des jeunes plants : une bouture prélevée sur une tige stockée pendant quatre à huit semaines s'enracine plus rapidement. De plus, le nombre de tiges par plant augmente (RAFFAILLAC et NEDELEC, 1988). Ces quelques exemples montrent qu'il convient donc de procéder à un choix rigoureux des lots de boutures lorsque l'on souhaite étudier les comportements variétaux sur la base de

critères tels que la vitesse de reprise, la vigueur de la plantule au départ, la structuration du peuplement végétal et les potentialités racinaires.

LA PLASTICITÉ AGROMORPHOLOGIQUE EN RELATION AVEC LA GESTION DE LA PARCELLE ET LE MILIEU

Le nombre de tiges par plant dépend du mode de plantation de la bouture et des conditions climatiques qui prévalent dans les semaines qui suivent (pluviométrie, rayonnement global). Certaines variétés développent plus de tiges par plant si la plantation est horizontale au lieu d'être oblique. Lorsque le rayonnement global reçu en début de plantation est limité, le nombre de tiges par bouture diminue (RAFFAILLAC, 1998). Néanmoins, pour une même variété, une parcelle de manioc est toujours composée d'un mélange de plants monocaules et de plants multicaules (à 2 tiges, à 3 tiges...), avec le plus souvent un type dominant. Une plantation oblique combinée à une coupe en biais de la bouture permet de localiser les axes racinaires primaires dans un secteur du sol alors que, à l'inverse, une plantation verticale avec une coupe droite favorise une dispersion radiale des racines autour du plant (RAFFAILLAC, 1992). Le regroupement des racines, et donc des futurs tubercules, dans un même secteur facilite l'arrachage du plant. Il est illusoire de procéder à des recherches sur l'amélioration variétale de ce caractère dans la mesure où les techniques de plantation permettent aisément de le contrôler.

Les variétés de manioc présentent des différences dans l'aptitude à développer des rameaux secondaires, dont la présence reste liée aux facteurs du milieu. Ces rameaux sont plus nombreux quand le sol est riche et le rayonnement élevé. A l'inverse, de faibles écartements entre plants ou la présence simultanée d'autres plantes (adventices ou plantes associées) limitent leur apparition.

La floraison peut être inexistante au cours d'un cycle cultural ou intervenir plusieurs fois en relation avec les facteurs du milieu : ainsi sur des sols carencés en potassium le nombre de floraisons est supérieur à celui qui est observé sur des sols riches (HOWELER, 1990 ; RAFFAILLAC, 1998). Cet effet de la fertilité du sol se retrouve pour la morphologie et la qualité des racines tubérisées. A poids égal, un tubercule obtenu sur un sol carencé en potassium est plus long et plus fin qu'un tubercule issu d'un sol fertilisé (RAFFAILLAC, 1997). La fertilisation potassique permet d'augmenter fortement le rendement, mais la teneur en matière sèche des racines tubérisées diminue. La pluviométrie reçue pendant les dernières semaines qui précèdent l'arrachage du manioc modifie également la qualité des tubercules : la teneur en amidon est d'autant plus faible que la quantité d'eau reçue est élevée (RAFFAILLAC, 1985).

La plasticité des espèces sauvages est également connue. Nous pouvons en rappeler deux exemples. Le premier a trait aux formes sauvages de *M. esculenta*, qui présentent naturellement deux types biologiques selon qu'elles croissent en forêt ou en savane (ou sur la défriche de forêts). Dans le premier cas,

elles poussent comme des fausses lianes, qui s'appuient sur les branches des arbres. Dans le second cas, elles prennent un port d'arbuste. Des graines prélevées sur la forme en liane et cultivées en pleine lumière ou des graines ayant germé sur défriche de forêt donnent des arbustes sans traces de port en liane. Le second exemple concerne l'espèce *M. quinquepartita*, qui forme des feuilles entières ou fortement indentées selon qu'elle pousse en pleine lumière ou à l'ombre, comme on peut le constater à Saül, en Guyane française. Les différences morphologiques sont telles que, en herbier, les deux formes peuvent être considérées comme des espèces différentes, même par un expert.

La diversité moléculaire

L'ANALYSE PAR RAPD DES MANIOCS CULTIVÉS

L'analyse par RAPD a porté sur 126 accessions (COLOMBO, 1997). Celles-ci se répartissent en 71 accessions issues des collections de l'IAC (Instituto Agronômico de Campinas) et de l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) et originaires des différentes zones géographiques du Brésil, en 33 accessions représentant une collection *core de core* de la diversité mondiale disponible au CIAT (HERSHEY et al., 1994) et en 42 plantes représentant 18 ethnovariétés en provenance d'un seul « abattis » du moyen rio Negro dans le bassin amazonien. Cet échantillon peut être considéré comme représentatif : le Brésil recouvre probablement une bonne part de la zone d'origine du manioc et une majorité de cultivars y trouvent leur source, mais ses collections sont déficitaires en origines amazoniennes. L'échantillon reste cependant limité, avec seulement 7 accessions d'Amérique centrale et de la Caraïbe et 6 accessions non américaines.

A partir de 21 amores, 193 bandes RAPD ont été observées, dont 88 sont polymorphes en présence-absence, ce qui indique une forte diversité de l'espèce. Le coefficient de similarité de Jaccard varie de 0,99 à 0,45 avec une moyenne de 0,67 (les bandes polymorphes sont seules prises en compte). La distribution des 126 génotypes sur les deux premiers axes factoriels d'une analyse des coordonnées principales (AFTD, analyse factorielle sur tableau de distances) est donnée sur la figure 2a. Le test de Lebart (LEBART et al., 1977) sur une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été utilisé pour caractériser les bandes qui contribuent de manière significative aux premiers axes : 46 bandes, soit 52 % seulement, contribuent aux cinq premiers axes de l'AFC.

La variation est continue et aucune structure forte n'apparaît. Cependant, les ethnovariétés issues de l'abattis amazonien sont séparées du reste de la collection par le premier axe. Les autres variétés qui s'en rapprochent le plus sont originaires de la région amazonienne du Brésil, de pays qui partagent le bassin amazonien (Vénézuela, Colombie) ou de pays qui possèdent des régions à climat similaire, comme la Malaisie et la Thaïlande.

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

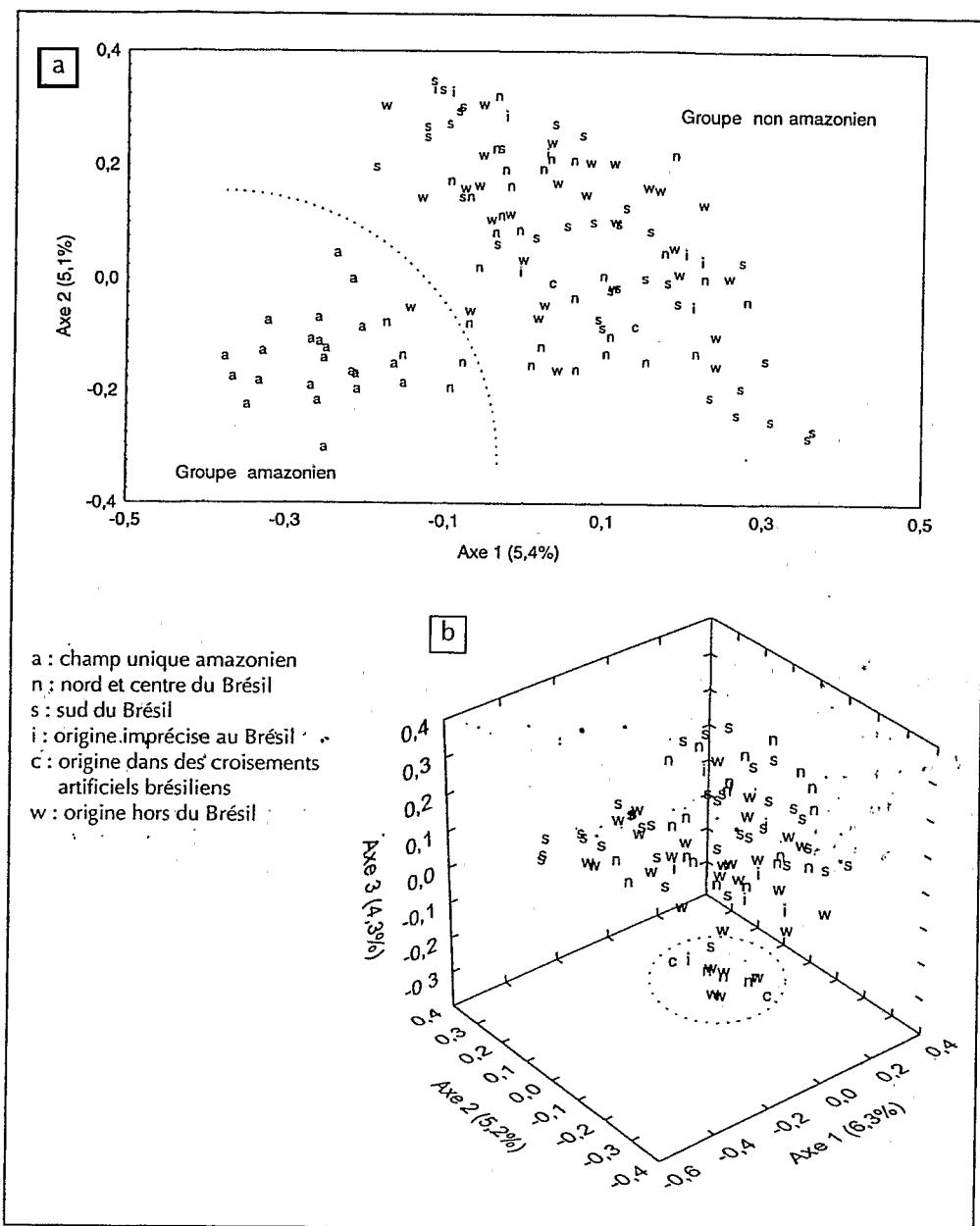


Figure 2. Analyse en coordonnées principales de la matrice de similarité (Jaccard) fondée sur la présence ou l'absence de 88 fragments RAPD polymorphes dans les comparaisons de génotypes deux à deux : plan ou volume définis par les 2 ou 3 premiers axes. a : distribution de 126 génotypes représentant une collection mondiale et un champ unique amazonien (les pointillés indiquent la séparation d'un groupe amazonien du reste de la collection). b : analyse du groupe non amazonien seul (le cercle pointillé indique un groupe remarquable).

L'AFTD réalisée sur un groupe « non amazonien » (figure 2b), constitué en éliminant de l'échantillon les variétés de l'abattis et celles qui s'en rapprochent le plus, met en évidence, à partir des trois premiers axes, un ensemble de 13 variétés, qui présentent quelques particularités remarquables. Leurs origines sont variées : 6 sont originaires du Brésil (dont 4 du nord-est brésilien), 2 sont les croisements artificiels brésiliens inclus dans l'échantillon et 5 proviennent de divers pays. Parmi les variétés originaires du nord-est brésilien, la variété SRT1316 présente une affinité remarquable avec des hybrides interspécifiques entre le manioc et *M. glaziovii*. Parmi les variétés originaires de divers pays, l'une, NGA2 a été introgressée artificiellement par *M. glaziovii* pour acquérir une résistance à la mosaïque virale africaine et à la bactériose : c'est l'un des parents du croisement utilisé pour construire la première carte génétique du manioc (FREGENE et al., 1997). Une autre, Col 22, est une variété traditionnelle, qui entre dans la généalogie de plusieurs variétés récemment sélectionnées (voir tableau 2 dans SECOND et al., 1998b). L'hypothèse selon laquelle une introgression de *M. glaziovii* serait à l'origine du regroupement de ces variétés mérite confirmation.

D'autres particularités peuvent être décelées par l'examen de certains axes, qui, malgré les faibles valeurs de variance totale extraite, se révèlent significatifs. Ainsi, les faibles valeurs de l'axe 4 (3,7 %) isolent les quatre variétés provenant de Thaïlande et de Malaisie, les variétés du Nouveau Monde qui leur sont les plus proches étant originaires de Colombie.

L'ANALYSE DES ETHNOVARIÉTÉS AMAZONIENNES ET D'UNE COLLECTION DE CULTIVARS PAR LES MARQUEURS AFLP ET RAPD

La collection des ethnovariétés issue de l'abattis permet d'aborder la question de la nature d'une ethnovariété reconnue par un nom. Il s'agit de savoir si la multiplicité des noms rapportée par les anthropologues recouvre une diversité génétique réelle et si un nom identifie un clone ou une famille de clones. Plus généralement, il s'agit de vérifier l'hypothèse d'une gestion dynamique traditionnelle de la diversité du manioc, qui pourrait nous renseigner sur le processus de sa domestication (EMPERAIRE et al., 1998 ; SECOND et al., 1998).

Les marqueurs AFLP ont été utilisés pour analyser les 42 plantes représentant les 18 variétés échantillonnées dans le même abattis, à raison de 1, 2 ou 10 plantes par variété, et 40 accessions d'origine géographique distincte, provenant de la collection mondiale et représentant la variabilité décrite précédemment. Les deux combinaisons d'amorces employées ont permis d'observer 60 bandes polymorphes sur un total de 132. L'analyse révèle une structuration de la diversité similaire à celle qui est observée sur les mêmes échantillons à l'aide des marqueurs RAPD. Une analyse globale a donc été réalisée en combinant les bandes polymorphes observées avec les deux techniques, soit 143 bandes.

Le dendrogramme UPGMA des 82 plantes étudiées, établi grâce au coefficient de similarité de Jaccard (figure 3), révèle la présence de deux groupes. L'un

correspond à la collection mondiale, l'autre à l'abattis. Une seule variété de la collection mondiale se retrouve dans le groupe des plantes de l'abattis ; elle est originaire de l'Etat brésilien du Pará dans le bassin amazonien. Les deux groupes, dont l'origine géographique est très différente, ont une diversité totale sensiblement équivalente. Seules 10 bandes (7 % du total), dont la fréquence est inférieure à 0,45 dans la collection mondiale, ne sont pas observées parmi les variétés de l'abattis. On trouve un coefficient de corrélation significatif de 0,7 entre les fréquences de bandes observées dans l'abattis et dans la collection mondiale. Une analyse de variance moléculaire (Amova) révèle que 80 % de la diversité génétique totale se trouve à l'intérieur des groupes et 20 %, entre les deux groupes.

Tous les noms correspondent à des génotypes différents et, en général, les plantes portant le même nom ne peuvent être différencierées : elles représentent probablement des clones. Il y a cependant quatre exceptions pour lesquelles un même nom — F, Mn, Bu et Sn sur la figure 3 — correspond à plusieurs génotypes. Les variétés Fino (F) et Manipeba (Mn) sont représentées chacune par deux plantes qui correspondent à deux génotypes, avec respectivement 16 et 26 bandes différentes sur les 143 étudiées. La variété Buia (Bu) est représentée par trois génotypes, qui diffèrent par 31, 38 et 40 bandes ; malgré la dispersion des génotypes Buia dans le dendrogramme de la figure 3, une AFTD, non présentée, confirmé une tendance au regroupement des génotypes portant le même nom par rapport à la diversité totale du champ. Les trois variétés « sans nom » (Sn) correspondent chacune à un génotype, ce qui est en accord avec leur origine présumée : elles proviendraient de trois plantes issues de graines, en cours d'évaluation par le cultivateur (EMPERAIRE et al., 1998) ; leur regroupement relatif concorde avec celui des génotypes observés respectivement dans les trois variétés F, Mn et Bu.

Ainsi, ces résultats préliminaires confirment l'existence d'une gestion dynamique de la diversité du manioc : regroupement dans un même champ d'une diversité considérable, recombinaison liée à la reproduction sexuée, sélection de génotypes performants rassemblés ensuite selon leurs affinités sous un même nom.

Dans cette optique, une variété traditionnelle peut donc être considérée comme une famille de clones partageant certaines caractéristiques d'intérêt direct pour les cultivateurs, telles que la productivité, la qualité et la résistance aux maladies, aux parasites et aux stress divers, mais aussi des caractères d'intérêt moins immédiat mais qui permettent de reconnaître les variétés et de leur attribuer un nom, comme la couleur, la forme, l'aspect général de la plante... Ces caractéristiques ne suffisent pas à elles seules à la caractérisation d'une variété, qui n'est possible que par une évaluation allant jusqu'à la consommation.

Pour l'échantillon représentatif de la collection mondiale, les analyses par AFLP ne font que confirmer — mais avec un nombre plus réduit d'accèsions —

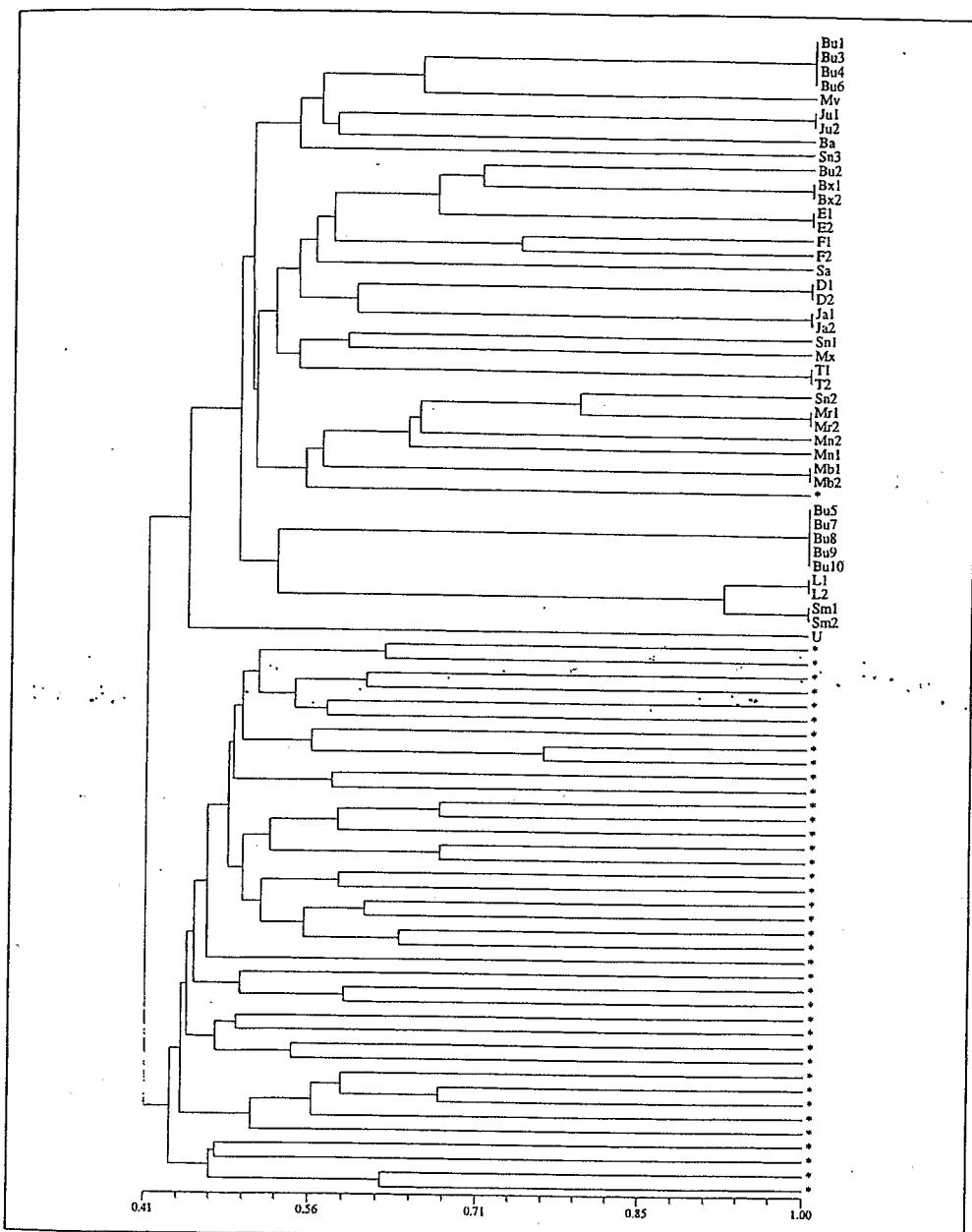


Figure 3. Diversité moléculaire comparée des 42 plantes issues du même champ amazonien (les abréviations représentent les noms de variétés, sauf Sn qui représente des variétés sans nom, les chiffres sont des numéros d'ordre de plantes de même nom) et des 40 plantes représentant les collections mondiales (symbolisées par un astérisque). Dendrogramme UPGMA à partir de la matrice de similarité calculée pour 143 bandes polymorphes (60 AFLP et 83 RAPD).

les résultats obtenus avec les analyses par RAPD, à savoir, l'absence de structuration forte d'une diversité globale pourtant considérable. Compte tenu du regroupement de certains génotypes sur une base géographique, il nous semble cependant qu'une étude comportant un grand nombre de génotypes et portant sur plus de locus pourrait permettre de préciser la faible structuration que l'on peut pressentir.

L'ANALYSE DE LA DIVERSITÉ DU GENRE *MANIHOT*

La première caractérisation moléculaire du genre *Manihot* est celle de BERTRAM (1993). Fondée sur une analyse par RFLP (sur *Southern blots*) des ADN chloroplastiques et ribosomiques, elle se limite aux espèces d'Amérique centrale, au manioc et à une espèce d'Amérique du Sud, *M. carthaginensis*. Les résultats montrent un degré relativement faible de divergence (0,1 % au maximum pour l'ADN chloroplastique) et une divergence maximale entre les espèces d'Amérique centrale, d'une part, et *M. carthaginensis* et le manioc, d'autre part. Ces résultats sont en désaccord avec l'hypothèse d'un apparentement maximal du manioc avec *M. aesculifolia*, proposée par ROCERS et APPAN (1973). En revanche, ils suggèrent que l'Amérique du Sud pourrait être la zone d'origine du manioc. L'étude de quelques espèces d'Amérique du Sud et du Centre par RAPD (COLOMBO, 1997) confirme les conclusions de BERTRAM (1993).

Les études par AFLP (ROA *et al.*, 1997) et par microsatellites (ROA *et al.*, 1998) du manioc, de quatre espèces sauvages d'Amérique du Sud — formes sauvages de *M. esculenta*, *M. tristis* (une espèce affine de *M. esculenta* subsp. *flabellifolia*), *M. carthaginensis* et *M. brachyloba* — et de *M. aesculifolia* confirment l'hypothèse de ALLEM (1994) selon laquelle les formes sauvages de *M. esculenta* seraient les ancêtres directs du manioc. De plus, elles montrent que la diversité de ces formes sauvages est plus importante que celle du manioc. Dans le cas des microsatellites, le nombre d'allèles par locus varié de 4 à 22 avec un total de 124 allèles pour les 10 locus analysés (un ou deux des locus n'étaient pas détectés chez *M. aesculifolia*, *M. brachyloba* et *M. carthaginensis*). Le groupe d'espèces formé par *M. aesculifolia*, *M. brachyloba* et *M. carthaginensis* (espèce affine de *M. glaziovii*) présente moins de 20 % de similarité avec le manioc. *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* et subsp. *peruviana* et *M. tristis* forment un groupe plus proche du manioc, avec 35 à 50 % de similarité. Il est intéressant de noter, en rapport avec le brassage de la diversité génétique que nous avons observé dans la gestion traditionnelle du manioc, que les espèces sauvages présentent un déficit d'hétérozygotes alors que le manioc cultivé a des taux d'hétérozygotie observée équivalents aux valeurs attendues.

Notre étude, fondée principalement sur les marqueurs AFLP et conduite à la même époque que la précédente — indépendamment mais avec certains échantillons communs — est, à ce jour, la plus exhaustive du genre *Manihot*. Elle inclut toutes les espèces brésiliennes, quatre espèces d'Amérique centrale

et concerne au total 282 formes sauvages et 82 variétés de manioc. Les analyses ont porté sur la présence ou l'absence de 93 bandes polymorphes révélées à partir d'un seul couple d'amorces.

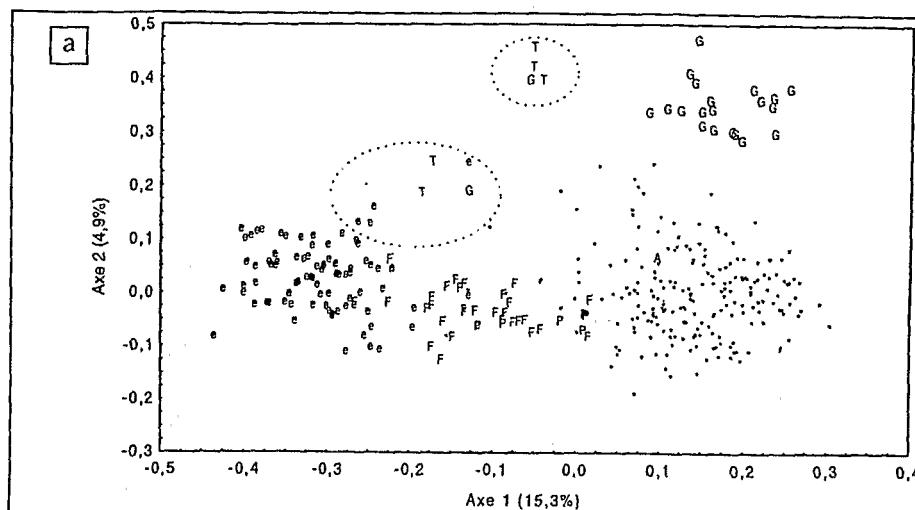
Une analyse par UPGMA des similarités (*simple matching*) montre que le génotype le plus divergent de l'ensemble est celui qui représente l'espèce centraméricaine *M. aesculifolia*. La distribution des 364 accessions dans le plan défini par les deux premiers axes d'une AFTD est représentée sur la figure 4a. Le premier axe isole la plupart des cultivars de toutes les espèces sauvages. Il existe cependant entre ces deux groupes un continuum, où l'on trouve les formes sauvages de *M. esculenta* et *M. pruinosa*. Les autres espèces sauvages se répartissent le long de l'axe 1, tandis que l'axe 2 permet de séparer ces espèces sauvages d'un groupe correspondant à *M. glaziovii* au sens large, tel que A.C. Allem l'a défini, considéré comme synonyme de *M. carthaginensis* (tableau 1 dans SECOND et al., 1997). Deux groupes de formes en position intermédiaire entre *M. carthaginensis* et *M. esculenta* (isolés par des cercles sur la figure 4a) sont mis en évidence. Ils comprennent des formes classées comme *M. glaziovii*, des formes « arbre manioc », fréquentes dans le nord-est et le centre du Brésil, et, dans le groupe le plus proche de l'ensemble du manioc, quatre cultivars, dont SRT1316, originaires du nord-est brésilien. Nous considérons ces formes comme des hybrides entre *M. glaziovii* et *M. esculenta*.

Dans le nord-est du Brésil, on trouve donc une situation similaire à celle qui a été décrite en Afrique de l'Ouest (LEFEVRE, 1989). Des cultivars de manioc ont sans doute été introgressés par *M. glaziovii*, probablement par l'intermédiaire des formes arbre manioc, même si elles sont souvent largement stériles et multipliées par voie végétative.

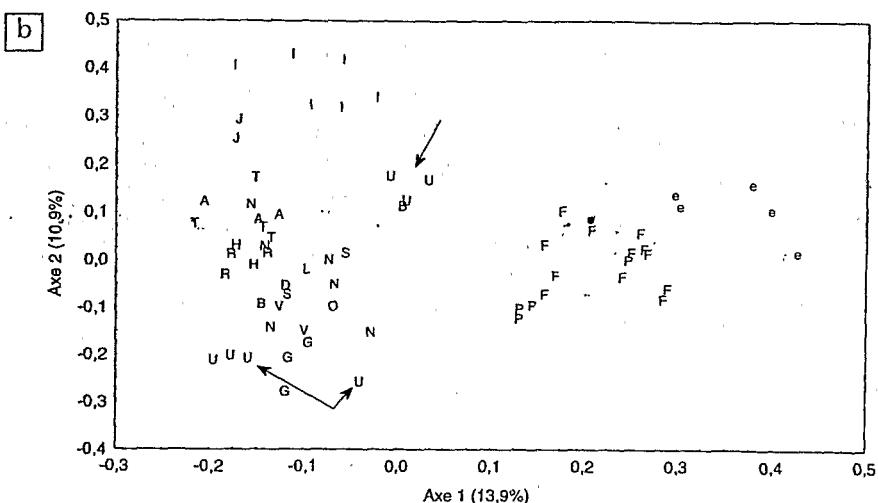
Notre analyse confirme donc que les formes sauvages de *M. esculenta* sont bien les plus proches du manioc parmi toutes les espèces d'Amérique du Sud. De plus, elle montre que *M. pruinosa* ne se distingue pas sur le plan moléculaire des formes sauvages de *M. esculenta*. Cette proximité se retrouve aussi dans la morphologie (A.C. Allem, comm. pers.). Notre étude suggère aussi que *M. carthaginensis*, et en particulier la forme reconnue comme *M. glaziovii*, a participé à la constitution génétique de certains cultivars. Cette contribution est à mettre en relation avec le succès de l'introduction de *M. glaziovii* dans l'Ancien Monde et avec son utilisation comme ressource génétique dans les travaux modernes d'amélioration variétale du manioc. Enfin, certaines espèces, en particulier *M. fruticulosa*, pourraient être génétiquement proches du manioc, même si leur contribution directe à sa domestication n'est pas prouvée.

L'AFTD restreinte à l'espèce *M. esculenta* et aux espèces brésiliennes considérées *a priori* comme les plus proches du manioc (figure 4b) montre une séparation claire entre *M. esculenta* et *M. pruinosa*, d'une part, et les autres espèces brésiliennes, d'autre part. *M. fruticulosa* se scinde en deux sous-espèces en

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées



e : manioc, les mêmes génotypes que dans la figure 2, F : les formes sauvages de *M. esculenta*, P : *M. pruinosa*, G : *M. carthaginensis* au sens large (*M. carthaginensis*, *M. glaziovii*, *M. epruina*), C : *M. compositifolia*, * : toutes les autres espèces, T : arbre manioc du nord-est et du centre du Brésil.



e, F, P comme dans la figure 4a, A : *M. hassleriana*, B : *M. brachyloba*, D : *M. pseudo-pruinosa*, E : *M. tenerima*, G : *M. gracilis*, H : *M. hilariana*, I : *M. pilosa*, J : *M. sp. nov.*, L : *M. longepetiolata*, N : *M. nana*, R : *M. noguerae*, O : *M. procumbens*, S : *M. stipularis*, T : *M. triphylla*, U : *M. fruticulosa* (les flèches indiquent les deux sous-espèces distinguées), V : *M. paviaeefolia*.

Figure 4. Diversité du genre *Manihot* : analyses en coordonnées principales fondées sur les similarités (simple matching) des génotypes deux à deux dans l'analyse de 93 fragments AFLP polymorphes. a : distribution des 364 plantes représentatives du genre. b : distribution des génotypes de *M. esculenta* (formes sauvages et cultivées), de *M. pruinosa* et des espèces brésiliennes morphologiquement les plus apparentées qui se trouvaient sur un même gel AFLP : données de la figure 4a réduites à ce gel unique.

accord avec l'analyse morphologique qui reconnaît une sous-espèce *caiponia* (A.C. Allem, comm. pers.). La forme *M. fruticulosa* au sens strict apparaît comme la plus proche de *M. esculenta*. *M. fruticulosa* étant une espèce herbacée, on peut donc suggérer de l'utiliser en amélioration variétale pour modifier l'architecture du manioc.

La structure illustrée par la figure 4a est fiable malgré la dispersion des échantillons sur six gels et la difficulté de transcrire les gels en termes de présence ou d'absence de bandes spécifiques qui leur sont associées. L'analyse par AFLP d'un sous-échantillon des ADN utilisés dans la figure 4a, pour trois combinaisons d'amorces, tous placés sur le même gel pour chaque amorce vient en effet confirmer cette structuration. On retrouve bien les trois groupes suggérés par la figure 4a : *M. esculenta*, avec ses formes sauvages subsp. *flabellifolia* et *peruviana*, et *M. pruinosa* ; *M. carthaginensis* au sens large ; un groupe incluant toutes les autres espèces d'Amérique du Sud représentées, parmi lesquelles seule *M. compositifolia* apparaît comme intermédiaire entre ce groupe et *M. carthaginensis*. On note aussi que les regroupements selon la similarité moléculaire ne recoupent pas toujours la classification taxonomique, ce qui illustre une fois encore la difficulté de la classification de ce genre.

M. carthaginensis (incluant *M. glaziovii*) apparaît dans cette étude comme l'espèce d'Amérique du Sud la plus divergente du manioc. Le fait qu'elle a indiscutablement contribué à la domestication du manioc indique que toutes les espèces de *Manihot* peuvent être *a priori* considérées comme des ressources génétiques directes pour le manioc — pool primaire ou secondaire selon la terminologie de Harlan.

Les relations entre la diversité morphologique et moléculaire

Les relations entre la diversité morphologique et moléculaire n'ont pas fait l'objet d'expérimentations rigoureuses à une échelle significative. Nous avons insisté sur la plasticité agromorphologique du manioc, qui complique cette comparaison. La plasticité des espèces sauvages est également considérable. Il est néanmoins possible, sur la base de ce qui a été rapporté précédemment, de faire les parallèles suivants entre les observations réalisées pour ces deux niveaux de diversité.

Pour 31 des accessions étudiées, toutes brésiliennes, une description a été effectuée à partir de neuf caractères : couleur de trois tissus racinaires et rugosité de la racine, couleur du bourgeon apical, de la tige jeune, du pétiole, largeur et sinuosité du lobe central, soit au total 27 états de caractères. Cette description a permis une comparaison avec la diversité observée avec les RAPD (74 bandes polymorphes). Les AFTD effectuées indépendamment pour les des-

cripteurs morphologiques et les marqueurs moléculaires montrent des structures similaires avec, notamment, un regroupement des variétés présentant des caractéristiques favorables pour l'industrie (COLOMBO, 1997).

Plus généralement, pour les formes cultivées, l'absence de division subspécifique révélée par l'analyse botanique ou agromorphologique se retrouve sur la plan moléculaire, où la variabilité apparaît continue, sans grand déséquilibre de liaison, la majeure partie de la diversité de l'espèce se retrouvant dans un seul champ amazonien. Les Amérindiens reconnaissent en fait un grand nombre de variétés en accord avec la large diversité moléculaire observée, mais ces variétés sont dynamiques, en perpétuelle évolution, notamment grâce à la recombinaison génétique. Bien qu'il y ait concordance entre les deux échelles d'observation, l'analyse moléculaire semble mieux à même de décrire de manière fiable la diversité génétique du manioc, dans la mesure où elle est peu sensible aux variations de l'environnement.

Pour le genre *Manihot*, le classement en espèces bien délimitées est difficile que ce soit à l'aide des descripteurs morphologiques ou des marqueurs moléculaires. Cependant, pour le genre *Astrocaryum* (palmier), les marqueurs moléculaires AFLP permettent de retrouver sans ambiguïté les grandes subdivisions et en suggèrent une nouvelle qui n'est pas en contradiction avec l'analyse morphologique (KAHN et SECOND, 1998). Utilisés chez le palmier à huile, les marqueurs RFLP et AFLP mettent clairement en évidence des sous-espèces cryptiques (BARCELOS, 1998 ; BARCELOS et al., 1998). La difficulté à classer le genre *Manihot* apparaît donc bien comme résultant de ses caractéristiques biologiques.

L'espèce *M. aesculifolia* — classée du point de vue morphologique comme la plus proche du manioc (ROGERS et APPAN, 1973) mais très divergente sur le plan moléculaire — représente néanmoins un cas notable de discordance entre les deux niveaux d'observation. Elle illustre l'intérêt des marqueurs moléculaires du point de vue phylogénétique : les espèces centraméricaines sont géographiquement isolées, ce qui peut expliquer leur distance phylogénétique malgré des ressemblances morphologiques plus sujettes à la sélection naturelle que la diversité moléculaire.

Par ailleurs, des formes classées comme intermédiaires entre les espèces proches *M. caerulescens* et *M. quinquepartita* selon les critères morphologiques se retrouvent également en position intermédiaire dans l'analyse moléculaire. En outre, plusieurs cas d'hybridation spontanée, soupçonnés lors de l'étude morphologique, sont confirmés par l'analyse moléculaire (SECOND et al., 1997). Ces hybridations expliqueraient, pour partie, les difficultés à délimiter les espèces dans le genre *Manihot*.

De même que pour le manioc, il n'y a généralement pas de contradiction entre les résultats des deux niveaux d'observation pour l'ensemble du genre *Manihot*. C'est par une démarche associant l'observation morphologique et la caractérisation moléculaire que l'on parviendra à une meilleure compréhen-

sion de ce genre difficile. D'ores et déjà, il semble confirmé que les entités considérées comme des espèces selon la botanique classique ont généralement conservé la possibilité d'hybridations fécondes. Dans ces conditions, il est probablement inapproprié de représenter les relations entre ces espèces par un arbre phylogénétique. Un « réseau » de relations donnerait une image plus adéquate de la réalité. Il serait illusoire de vouloir mettre en évidence ce réseau de manière exhaustive, mais il pourrait être illustré au mieux par l'analyse multivariée sur plusieurs axes de variation. Si l'on admet la réalité de cette situation, on comprend qu'un modèle de conservation dynamique du genre soit particulièrement approprié.

L'application à la gestion des ressources génétiques

Les caractéristiques biologiques du genre *Manihot*, mais aussi des considérations sur la complémentarité avec les approches de conservation *in situ* et *ex situ*, ont conduit à proposer un schéma de conservation dynamique pour les espèces sauvages du genre (SECOND *et al.*, 1998a ; 1998b). Des populations artificielles peuvent être rassemblées dans les biotopes d'origine en regroupant des individus qui appartiennent à une même espèce envisagée au sens strict. Au contraire, dans des biotopes ou des continents nouveaux pour ces espèces, le regroupement peut s'effectuer par espèce au sens large. On aboutit ainsi à un nombre gérable d'espèces qui, par le brassage de la diversité génétique, ont plus de chance de s'adapter aux conditions nouvelles. Un échange périodique de graines entre les populations de la même espèce — en excluant les populations de la zone d'origine qui ne doivent pas être génétiquement « polluées » — assurerait alors le maintien d'une diversité génétique élevée à moindre coût. Cette diversité est directement soumise à la sélection naturelle et disponible pour son intégration dans des schémas de sélection variétale. Ce dispositif de conservation dynamique viendrait en complément de la conservation *in situ*, quand elle est applicable, et de la conservation *ex situ* par graines, qui reste à optimiser.

Quant au manioc cultivé, son statut de plante reproduite généralement par voie végétative a conduit à favoriser un schéma de conservation par clones *in vitro*, qui a au moins deux inconvénients majeurs : son coût élevé et les risques associés de transmission de parasites, en particulier viraux, lors des échanges de matériel génétique.

La confirmation qu'il existe bien une gestion dynamique de la diversité en milieu traditionnel — qui représente probablement le processus de domestication du manioc — conduit au contraire à revaloriser la conservation de la diversité du manioc par graine : les génotypes sont modifiés mais la diversité

est conservée. Pour une conservation dynamique au champ des maniocs cultivés (SECOND et al, 1998b), il faut noter une particularité liée à la consommation des racines. Contrairement à la situation des céréales, pour lesquelles le cycle récolte-semis représente dans les conditions du champ une pression de sélection en faveur d'une variété cultivée productive, chez une plante cultivée pour ses racines, un tel schéma suppose qu'une pression de sélection soit imposée directement par le cultivateur. Ici réside probablement l'explication du modèle de champ traditionnel de manioc où, souvent, les clones d'une même variété sont cultivés en groupes dans le champ, ce qui permet de les évaluer jusqu'au stade de la consommation. Il s'agit donc, pour perpétuer ce système de manière efficace et justifiable, de maintenir l'association entre conservation et amélioration. Une grande diversité organisée, dans un même champ, en groupes de clones permet d'évaluer les clones dans le cadre d'une agriculture familiale. Il est alors possible, en fonction des connaissances scientifiques acquises, d'assister ce processus à la ferme en le rendant plus efficace : production d'hybrides, rétrocroisements et transformation génétique, notamment. Les biotechnologies, telles que les microplaques ou les puces à ADN, devraient permettre, dans un tel schéma, de suivre relativement simplement l'évolution de la fréquence de certains locus dans des ADN extraits à partir de mélanges d'individus de la population. Il serait donc possible d'associer la conservation et l'amélioration de la diversité génétique à la ferme avec les avantages qui devraient résulter des technologies de manipulations génétiques.

Conclusion

L'application des marqueurs moléculaires à l'analyse de l'amplitude et de l'organisation de la diversité génétique du manioc et du genre *Manihot* aboutit à un ensemble de résultats, qui sont généralement en accord avec les données morphologiques, à une exception notable près, mais qui permettent de progresser plus rapidement dans la connaissance de ce genre.

L'analyse moléculaire confirme sans ambiguïté l'apparentement entre le manioc cultivé et ses formes présumées ancestrales. Elle conclut aussi à la proximité entre *M. pruinosa* et *M. esculenta*. *M. pruinosa* serait aussi une forme sauvage de *M. esculenta*, adaptée au *cerrado*, c'est-à-dire à la savane brésilienne.

Cette analyse met en évidence la singularité de l'espèce *M. carthaginensis* au sens large, dont la validité du regroupement avec *M. glaziovii* est vérifiée. Elle suggère l'introgression de *M. glaziovii* dans certaines variétés cultivées, alors que cette espèce est, parmi les espèces brésiliennes, la plus divergente de *M. esculenta*. *M. glaziovii* est donc, depuis sa diffusion dans l'Ancien Monde à la fin du xix^e siècle, un exemple de conservation dynamique de la diversité génétique associée à une création variétale à la ferme (SECOND, 1998).

La nature génétique complexe du genre *Manihot* est confirmée par l'analyse de la diversité moléculaire ; elle semble impliquer de nombreuses hybridations spontanées.

A partir de ces résultats, de nouveaux concepts peuvent être avancés. Les variétés distinguées traditionnellement correspondent à des familles de clones résultant d'une gestion dynamique de la diversité, qui doit être encouragée. Ce processus de gestion dynamique pourrait inclure une amélioration variétale à la ferme, qui bénéficierait des apports de la génétique moderne. Dans la mesure où la structure du genre *Manihot* est mieux décrite par un réseau de relations entre les espèces que par un arbre phylogénétique, il semble approprié d'envisager également une gestion dynamique pour la conservation de ce genre.

Le manioc est une plante alimentaire importante pour les régions tropicales, ce qui justifie la poursuite des travaux que nous avons entrepris. Il reste à examiner un échantillonnage plus représentatif de l'ensemble des variétés de manioc, qui inclut, outre les collections déjà étudiées, l'ensemble du bassin amazonien et les continents africain et asiatique. L'analyse du processus traditionnel de gestion de la diversité doit être approfondie, et la nature des variétés traditionnelles doit être examinée à partir d'un échantillonnage plus large, structuré selon le champ, le village, la région... Dans le même temps, la mise au point des marqueurs microsatellites et cytoplasmiques doit être poursuivie. Pour le genre *Manihot*, il serait nécessaire de rassembler l'ensemble des espèces centre et sud-américaines dans une même analyse. Des études de cas doivent être entreprises sur l'organisation de la diversité et des flux géniques dans des complexes d'espèces proches du genre *Manihot* en fonction de leur distribution et de leur écologie. L'analyse des formes de *M. glaziovii* diffusées dans le monde depuis plus d'un siècle et des sélections variétales, cultivées et spontanées, qui en ont résulté permettrait de faire une première évaluation des possibilités de conservation dynamique du genre *Manihot*.

Annexe

Matériel végétal

Les analyses ont porté sur 130 variétés de manioc issues des collections du Brésil et du CIAT et sur 278 plantes représentant toutes les espèces sud-américaines et quatre espèces centraméricaines du genre *Manihot*. Une collection vivante de l'ensemble des espèces brésiliennes, telles qu'elles sont considérées par A.C. Allem au CENARGEN (Centro Nacional de Pesquisa de Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brésil ; tableau 1 dans SECOND *et al.*, 1997), a été constituée à partir de boutures, de transplants ou de graines collectées directement dans les populations naturelles. Cette collection d'espèces sauvages a été complétée par des échantillons d'herbier de la collection du CENARGEN. La plus grande partie des formes distinguées d'un point de vue morphologique et pour lesquelles il existe actuellement des populations connues a été ainsi représentée. Six hybrides présumés ont été inclus ainsi que leurs parents présumés prélevés dans les mêmes populations. Un tiers des échantillons environ provient d'herbiers, le reste, à quelques exceptions près, est issu de collectes directes dans la nature ou de plantes obtenues à partir de graines collectées dans la nature. Sept plantes, dont les quatre représentants des espèces d'Amérique centrale, proviennent des collections *in vitro* du CIAT, en Colombie, et du laboratoire de l'université de Washington, aux Etats-Unis. Pour l'analyse, des échantillons de jeunes feuilles saines ont été séchés à l'étuve ventilée à 50 °C pendant 20 heures, puis conservées au sec en présence de gel de silice.

Extraction de l'ADN

Un protocole modifié de la technique au CTAB (cetyl-triméthyl ammonium bromide) a été utilisé (DELLAPORTA *et al.*, 1983 ; COLOMBO, 1997).

Analyses par RAPD

Pour les analyses par RAPD, 208 amores décamères ont été testées et 22 ont été retenues pour la qualité des profils de bandes obtenus (COLOMBO, 1997, pour les détails sur les amores et l'amplification par PCR).

Analyses par AFLP

Toutes les analyses par AFLP ont été confiées au laboratoire commercial de Linkage Genetics à Salt Lake City, Etats-Unis (actuellement, PE AgGen Inc.). Celui-ci emploie la technique AFLP telle que publiée et le programme Keygene pour une lecture des gels assistée par ordinateur. Pour la partie arbitraire des amores, les combinaisons AGA/CAG et, éventuellement, AGT/CTC et AGA/CAA, lorsque deux ou trois combinaisons étaient employées parmi les douze combinaisons testées, ont été utilisées.

Analyses statistiques

Les matrices de présence ou d'absence des bandes sont utilisées pour calculer les coefficients de similarité (coefficients de Jaccard ou *simple matching*) dans les comparaisons de génotypes deux à deux ou pour réaliser une AFC. Les matrices sont comparées à l'aide du test de Mantel. Les matrices de similarités sont utilisées pour construire des dendrogrammes (UPGMA) ou pour effectuer des analyses en coordonnées principales (ACOp, AFTD). Pour construire un dendrogramme UPGMA à partir de la valeur des coordonnées sur les premiers axes, une distance euclidienne est utilisée.

Pour tous les calculs ci-dessus, le programme Ntys d'Exeter Software (ROHLF, 1998) est utilisé. L'analyse de variance moléculaire est calculée avec le programme Amova (EXCOFFIER *et al.*, 1992). Pour les graphiques on utilise Ntys et Statistica (Statsoft).

Tableau 1. Caractères de la végétation, de l'inflorescence et des racines de manioc permettant de différencier les variétés, d'après Cours (1951). Les critères signalés en italique proviennent de sources bibliographiques plus récentes. Les flèches renvoient aux illustrations de la figure 5.

Organes	type
Bois (tiges)	
• couleur dominante des feuilles non entièrement développées sur la pousse terminale (équilibre entre les pigmentations chlorophyllienne et anthocyanique)	1 - vert 2 - vert foncé avec reflets 3 - violet clair 4 - violet foncé
• temps d'imprégnation (durée de la coloration exprimée en nombre de feuilles colorées)	de 0 à 12 (généralement 5 ou 6)
• couleur de la partie jeune de la tige non aoutée	1 - vert 2 - vert jaunâtre 3 - vert et début de pétiole rouge 4 - vert et début de pétiole rouge avec côtes rouges 5 - vert et rouge à surface égale 6 - quelques traces de vert 7 - entièrement rouge clair 8 - rouge foncé à violet-brun
• couleur de la tige (partie ancienne) à 1 et éventuellement à 2 ans	1 - gris cendré à vert foncé 2 - vert olive 3 - acajou 4 - brun foncé
• port de la tige à la fin du cycle en relation avec la ramification liée à la floraison du mérisme végétatif terminal	1 - rampant (plus de 6 floraisons) 2 - étalé (4 à 6 floraisons) → A1 3 - dressé (2 ou 3 floraisons) → A2 4 - érigé (1 floraison tardive) → A3 5 - cylindrique (pas de floraison)
• ramifications latérales (développement de bourgeons latéraux par levée de dominance apicale)	1 - absence 2 - présence avec : 2a) port érigé (parallèle à la tige) 2b) port retombant (écarté de la tige puis redressé)
• <i>nombre moyen de branches développées à chaque floraison</i>	1 - 2 branches 2 - 3 branches 3 - 4 branches 4 - plus de 4 branches
• angle d'écartement entre les branches développées par floraison	1 - aucun 2 - de 15° à 30° 3 - de 45° à 60° 4 - de 75° à 90°
• hauteur totale de la tige principale	en cm
• temps mis par la première inflorescence pour apparaître	en jour après plantation

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• hauteur de la première ramification si floraison	en cm
• nombre de tiges par plant obtenu par bouturage (en notant le mode de plantation)	nombre
Nœuds et entre-nœuds sur la tige	
• couleur de l'œil (bourgeon) à l'état latent	1 - vert 2 - base colorée et écailles vertes 3 - entièrement coloré
• émergence de l'œil (bourgeon) à l'état latent	1 - encaissée → B1 2 - saillante → B2
• coussinet (renflement qui porte la cicatrice foliaire à l'endroit où était inséré le pétiole) avec stipules dentées de part et d'autre	1 - dents éphémères → B3 - B4 2 - dents persistantes → B3 - B4
• dimension du bourrelet stipulaire (gonflement des stipules et du coussinet)	en cm → B3 - B4
• alignment des entre-nœuds (partie jeune)	1 - ligne brisée (en zig-zag) 2 - ligne droite
• cannelures sur la partie jeune des tiges et des côtes	1 - côtes éphémères 2 - côtes caduques 3 - côtes persistantes
• vigueur des tiges (mesurée par le diamètre de base entre deux nœuds)	en cm
Feuille	
• forme générale	1 - palmipartite (forme normale) 2 - palmiséquée (les lobes sont totalement séparés)
• dimension du pétiole	1 - type sessile (absence ou inférieur à 1 cm) 2 - type intermédiaire (associé à la forme palmiséquée) 3 - type long et cylindrique
• angle d'attache du pétiole sur la tige	1 - inférieur à 20° 2 - de 20° à 55° 3 - de 55° à 70° 4 - de 70° à 90° 5 - de 90° à 120° 6 - supérieur à 120°
• zone d'apparition de la déviation du pétiole	1 - submédiane 2 - médiane 3 - subterminale 4 - terminale

Le manioc

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• coloration du pétiole	1 - entièrement verte 2 - entièrement vert-jaune ou vert clair 3 - crosse rouge à la base et le reste vert 4 - partie submédiane verte et tout le reste rouge 5 - partie submédiane verte (représentant la moitié de la longueur) et le reste coloré 6 - rouge sauf une partie de la zone submédiane verte 7 - rouge vif, plus foncée sur la crosse 8 - rouge foncé ou rouge violacé
• longueur et diamètre du pétiole	de 5 à 60 cm et de 1 à 5 mm
• pubescence de l'ombilic foliaire, partie à l'extrémité du pétiole où convergent principale des lobes la nervure	1 - cils répartis de manière uniforme et dense 2 - cils regroupés et plus clairsemés
• <i>pubescence des jeunes feuilles</i>	1 - <i>absente</i> 2 - <i>légère</i> 3 - <i>modérée</i> 4 - <i>forte</i>
• dimension de l'ombilic foliaire	1 - ombilic rétréci ➔ C1 2 - ombilic étalé ➔ C2
• forme de l'ombilic foliaire	1 - concave ➔ C3 2 - convexe ➔ C4.
• nombre de lobes constituant le limbe, calculé sur une moyenne au cours de 12 mois de croissance de la plante	1 - moins de 3 2 - de 3 à 5,5 3 - de 5,5 à 7 4 - plus de 7
• forme des lobes (rapport L/l entre longueur et largeur, mesurées sur le lobe médian)	1 - très étroite (L/l supérieur à 20) ➔ C5 2 - à marges parallèles (L/l de 6 à 20) 3 - normale (L/l de 4,5 à 6) 4 - large (L/l de 3 à 4,5) ➔ C6 5 - arrondie (L/l inférieur à 3) avec deux situations du point d'élargissement
• forme des lobes définie par la position du point d'élargissement maximal le long du lobe médian (pour les types 3 et 4)	1 - proximale (dans la 1 ^{re} moitié basale du lobe) ➔ C7 2 - médiane (au milieu du lobe) 3 - submédiane (entre milieu et les trois quarts) 4 - terminale (au-delà du dernier quart vers la pointe) ➔ C8
• ornementation des lobes	1 - présence ou non d'échancrures medianes 2 - présence ou non d'éperons

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• ornementation des lobes (<i>suite</i>)	3 - limbe incurvé 4 - marges gondolées
• couleur de la face supérieure du limbe	1 - blanche sans chlorophylle (albinos partiel ou total) ou avec panachures 2 - vert clair 3 - vert jaunâtre 4 - vert foncé 5 - violacée
• couleur de la face inférieure du limbe	1 - verte 2 - vert blanchâtre 3 - vert jaunâtre 4 - violette ou rouge
• coloration des nervures du limbe	1 - toujours verte 2 - rouge sur la face inférieure des jeunes feuilles 3 - rouge sur la face supérieure des jeunes feuilles 4 - rouge sur la face supérieure des feuilles adultes 5 - rouge sur la face inférieure des feuilles adultes 6 - rouge sur les deux faces des jeunes feuilles 7 - rouge sur la face supérieure des feuilles jeunes ou âgées 8 - rouge sur la face inférieure des feuilles quel que soit l'âge 9 - sur les deux faces des feuilles jeunes et subsistant sur la face inférieure des feuilles adultes 10 - toujours sur les deux faces
• sinus lobaire (espace vide séparant deux lobes)	d'autant plus fermé que le nombre de lobes est élevé ➡ C9
• sinus basilaire (angle formé entre les nervures centrales des deux lobes extrêmes ou inférieurs pris de part et d'autre du pétiole)	1 - fermé (angle inférieur à 180°) ➡ C10 2 - ouvert (lobes extrêmes remontants, angle supérieur à 180°) ➡ C11
• dimension du velum (surface de limbe à la confluence des lobes extrêmes au niveau du sinus basilaire)	1 - bande de 0,5 mm 2 - inférieure au diamètre de l'extrémité du pétiole ➡ C12 3 - supérieure au diamètre de l'extrémité du pétiole 4 - plus large que la base du pétiole 5 - supérieure à 2 fois le diamètre de la base du pétiole ➡ C13

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• port du velum	1 - rectiligne \Rightarrow C14 2 - redressé 3 - retroussé 4 - plissé \Rightarrow C15
• ornementation du velum	1 - aucune 2 - dentée 3 - stipulée \Rightarrow C16 4 - frangée \Rightarrow C17
Inflorescence \Rightarrow D1	
• fructification de l'inflorescence	1 - continue (les premières fleurs sont fonctionnelles) 2 - tardive (avortement des premières inflorescences, fructification des plus tardives)
• forme des sépales du calice de la fleur femelle	1 - large 2 - moyenne 3 - étroite
• couleur des sépales de la fleur \Rightarrow D2	1 - entièrement verte 2 - verte et nervures colorées 3 - rouge et verte 4 - rouge à violette
• torus, bourrelet à nectaires entre calice et pistil	1 - jaune ou jaunâtre 2 - rougeâtre 3 - brun-rouge
• forme des six ailes portées par l'ovaire à trois carpelles (correspondant aux points de suture des carpelles)	1 - rectiligne quel que soit le stade d'évolution du fruit 2 - rectiligne puis sinuée \Rightarrow D3 3 - sinuée puis rectiligne à la maturité \Rightarrow D4 4 - toujours sinuée
• couleur des ailes le jour de l'ouverture de la fleur	1 - entièrement verte 2 - rouge
• couleur du corps de l'ovaire	1 - vert 2 - rouge
• couleur du stigmate le jour de l'ouverture de la fleur	1 - absente (blanche ou légèrement rose) 2 - rouge
• présence de pollen dans la fleur mâle avec calice et torus (non utilisés pour la classification) et androcée à 10 étamines	1 - fleur mâle stérile 2 - fleur mâle fertile
• couleur du fruit (ou capsule) avec renflement du pédoncule	1 - verte 2 - claire à rouge violet

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• couleur du fruit (ou capsule) avec renflement du pédoncule (<i>suite</i>)	3 - vive dominante 4 - vive totale
• dimension du fruit (<i>longueur et diamètre</i>)	en mm
• couleur du tégument de la graine ➡ D5	1 - grise 2 - brune
• marbrures du tégument de la graine ➡ D5	1 - peu nombreuses 2 - denses
• couleur de la caroncule de la graine	1 - blanche ou crème 2 - rose ou rouge 3 - violette
• dimension de la graine (<i>longueur et diamètre</i>)	en mm
Racine	
• point d'attache sur la bouture d'origine	1 - sessile 2 - pédonculé 3 - longuement pédonculé (supérieur à 10 cm)
• longueur de la racine	1 - courte (inférieure à 40 cm). 2 - normale (de 40 à 80 cm). 3 - longue (supérieure à 80 cm)
• diamètre de la racine à son maximum	1 - mince 2 - moyen 3 - gros
• forme de la racine	1 - conique ➡ E1 2 - fusiforme ➡ E2 3 - cylindro-conique ➡ E3 4 - cylindrique ➡ E4
• constriction sur les racines	1 - absente 2 - présente
• direction de la racine	1 - traçante (horizontale) 2 - plongeante (verticale)
• nombre de racines	nombre
• homogénéité des poids entre racines (effectifs par classe de poids)	en %
• texture de la surface des racines	1 - lisse 2 - moyenne 3 - rugueuse
• aspect de l'écorce externe (liège)	1 - gris et mince 2 - brun et épais

Tableau 1. Suite.

Organes	type
• couleur du pheloderme	1 - blanche 2 - rose 3 - violette
• détachement du pheloderme du cylindre central	1 - facile 2 - difficile
• couleur de la pulpe (ou chair, cylindre central)	1 - blanche 2 - jaune
• rendement utile (rapport entre le poids de racines commercialisables et le poids total des racines produites)	en %
• indice de précocité (rendement en matière sèche des racines à 6-8 mois rapporté au rendement en matière sèche des racines à 12-14 mois)	en %
• index de récolte (poids sec des racines tubérisées rapporté à la biomasse totale du plant)	en %
• taux de fibres	1 - absence 2 - quelques fibres observables à l'œil 3 - nombreuses
• goût (importance de la libération d'acide cyanhydrique)	1 - doux 2 - amer, ou trois classes définies par l'intensité de la coloration à l'acide picrique : basse, moyenne, élevée

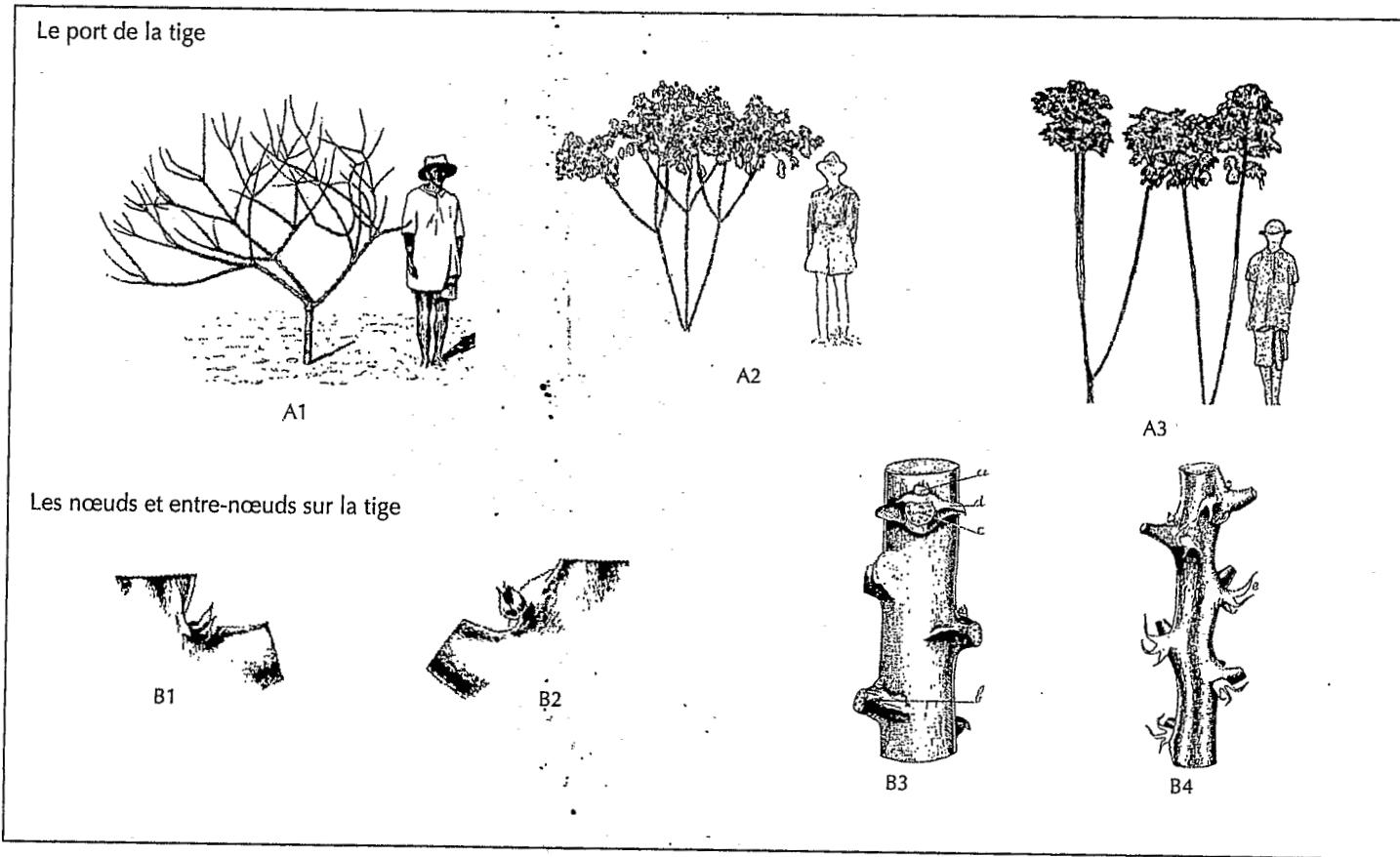


Figure 5. Caractères de la végétation, de l'inflorescence et des racines de manioc permettant de différencier les variétés, d'après COURS (1951).

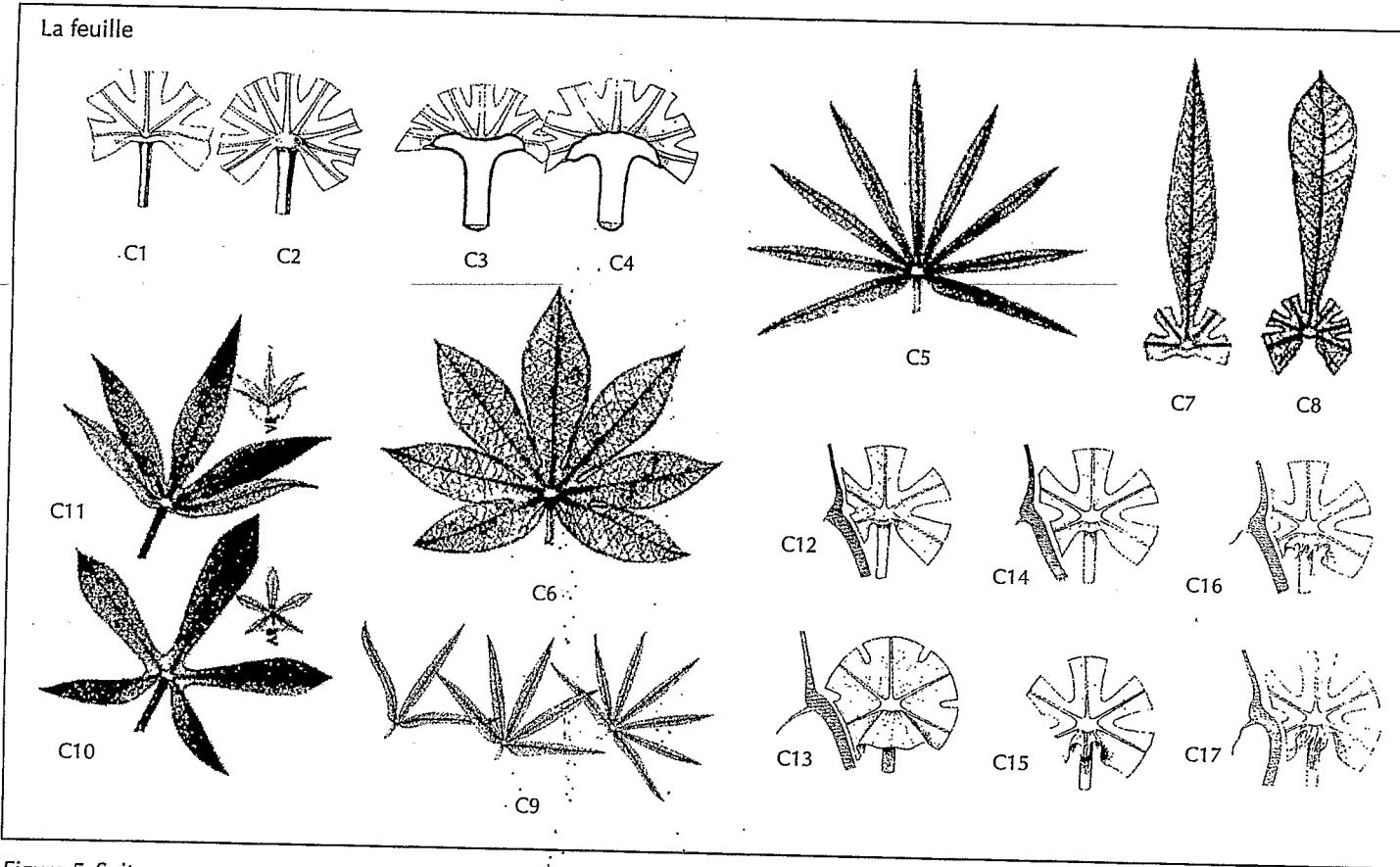


Figure 5. Suite.

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

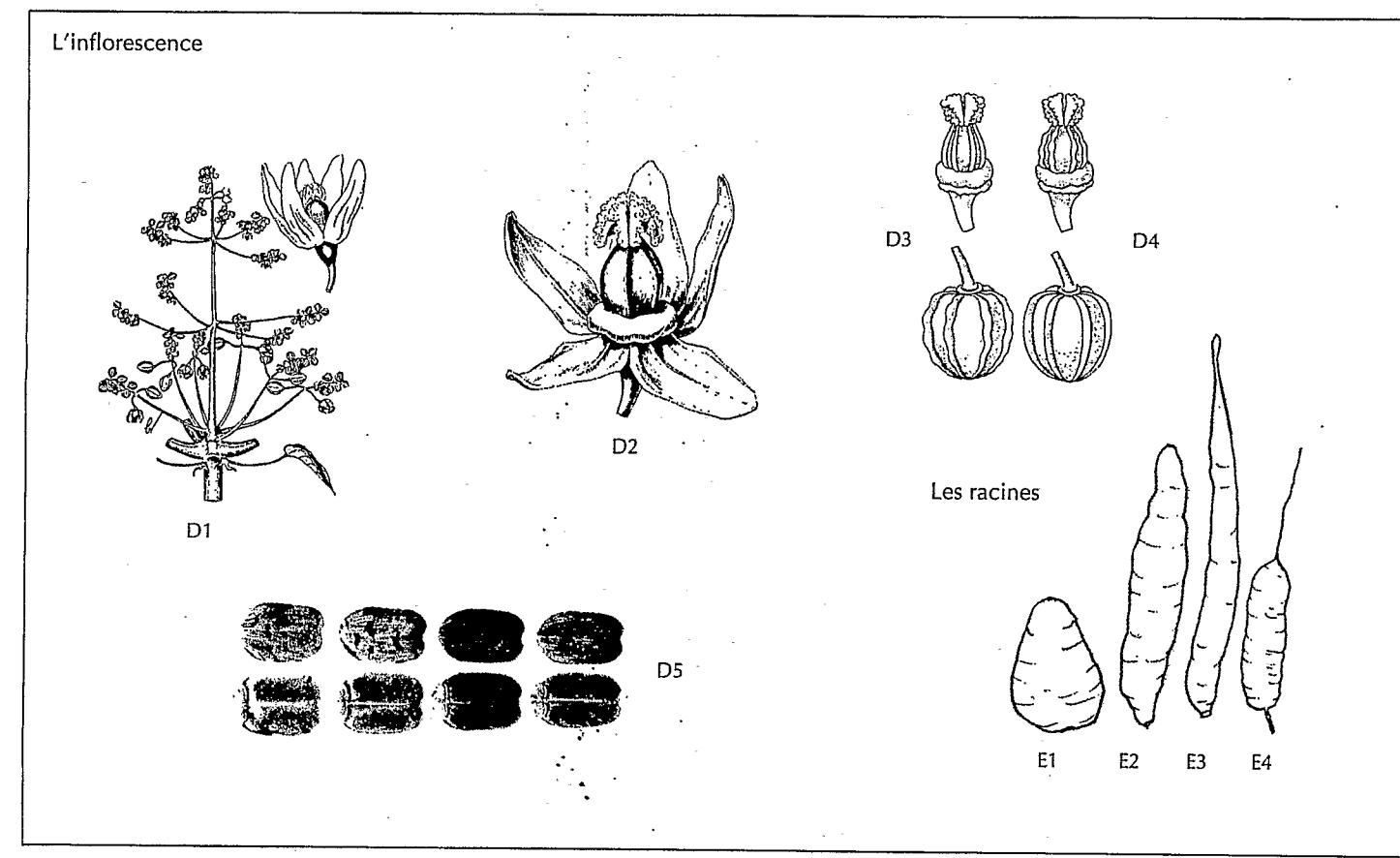


Figure 5. Suite.

Références bibliographiques

- ALLEM A.C., 1994. The origin of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). Genetic Resources and Crop Evolution, 41 : 133-150.
- BAI K.V., ASIEDU R., DIXON A.G.O., 1993. Cytogenetics of *Manihot* species and interspecific hybrids. In : Ist international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network, W.M. Roca et A.M. Thro éd., Cali, Colombie, CIAT, p. 51-55.
- BARCELOS E., 1998. Etude de la diversité du genre *Elaeis* (*E. oleifera* Cortès et *E. guineensis* Jacq.) par marqueurs moléculaires (RFLP et AFLP). Thèse de doctorat, ENSAM, Montpellier, France, 137 p.
- BARCELOS E., SECOND G., KAHN F., AMBLARD P., LEBRUN P., SEGUIN M., 1998. Molecular markers applied to the analysis of the genetic diversity and to the biogeography of *Elaeis*. Memoirs of the New York Botanical Garden (sous presse).
- BERTRAM R.B., 1993. Application of molecular techniques to genetic resources of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae): interspecific evolutionnary relationships and intraspecific characterization. Thèse PhD, University of Maryland, Etats-Unis, 465 p.
- DE BRUIJN G.H., DHAMAPUTRA T.S., 1974. The Mukibat system, a high-yielding method of cassava production in Indonesia. Netherlands Journal of Agricultural Science, 22 : 89-100.
- CAB, 1974. Cassava (*Manihot esculenta*). Maidenhead, Royaume-Uni, CAB, Annotated Bibliography n° G-405, 27 p.
- CHAVARRIAGA-AGUIRE P., MAYA M.M., BONIERBALE M.W., KRESOVICH S., FREGENE M.A., TOHME J., KOCKERT G., 1998. Microsatellites in cassava (*Manihot esculenta* Crantz): discovery, inheritance and variability. Theoretical and Applied Genetics, 97(3) : 493-501.
- COLOMBO C., 1997. 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.
- COURS G., 1951. Le manioc à Madagascar. Mémoire de l'Institut scientifique de Madagascar; série B, 3(2) : 203-400.
- DELLAPORTA S.L., WOOD J., HICKS J.B., 1983. A plant DNA preparation: version II. Plant Molecular Biology Report, 4 : 19-21.
- EL-SHARKAWY M.A., COCK J.H., 1990. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). Experimental Agriculture, 26 : 325-340.
- EMPERAIRE E., PINTON F., SECOND G., 1998. Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc en Amazonie du nord-ouest. Nature, science et société, 6(2) : 27-42.
- EXCOFFIER L., SMOUSE P.E., QUATTRO J.M., 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA data. Genetics, 131 : 479-491.
- FAO, 1998. Le manioc. In : Perspectives de l'alimentation n° 2. Rome, Italie, FAO-SMIAR.

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

FREGENE M., ANGEL F., GOMEZ R., RODRIGUEZ F., CHAVARRIAGA P., ROCA W.M., TOHME J., BONIERBALE M.W., 1997. A molecular genetic map for cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Theoretical and Applied Genetics*, 95(3) : 431-441.

GULICK P., HERSEY C., ESQUINAR-ALCAZAR J., 1983. Genetic resources of cassava and wild relatives. Rome, Italie, IBPGR, 56 p.

HAHN S.K., 1984. Les plantes à racines et tubercules tropicales : amélioration et utilisation. Ibadan, Nigeria, IITA, Rapport de conférence n° 2, 32 p.

HERSEY C., IGLESIAS C., IWANAGA M., TOHME J., 1994. Definition of a core collection for cassava. In : Ist meeting of the International Network for Cassava Genetic Resources. Rome, Italie, IPGRI, International Crop Network Series n° 10, p. 145-156.

HOWELER R.H., 1990. Long-term effect of cassava cultivation on soil productivity. *Field Crops Research*, 26 : 1-18.

IGLESIAS C., HERSEY C., CALLE F., BOLANOS A., 1994. Propagating cassava (*Manihot esculenta*) by sexual seed. *Experimental Agriculture*, 30 : 283-290.

JONES D.A., 1998. Why are so many food plants cyanogenic? *Phytochemistry*, 47(2) : 155-162.

KAHN F., SECOND G., 1998. The genus *Astrocaryum* in Amazonia: classical taxonomy and DNA analysis (AFLP). Memoirs of the New York Botanical Garden (sous presse).

KEATING B.A., WILSON G.L., EVENSON J.P., 1985. Effect of photoperiod on growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Australian Journal of Plant Physiology*, 12 : 621-630.

LEBART L., MORINEAU A., TABARD N., 1977. Techniques de la description statistique : méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Paris, France, Bordas, p. 217-244.

LEEEVRE F., 1989. Ressources génétiques et amélioration du manioc, *Manihot esculenta* Crantz, en Afrique. Paris, France, Orstom, Travaux et documents microédités n° 57, 175 p.

MAGOON M.L., KRISHNAN R., BAI K.V., 1969. Morphology of the pachytene chromosomes and meiosis in *Manihot esculenta* Crantz. *Cytologia*, 34 : 612-626.

MARIE D., BROWN C., 1993. A cytometric exercise in plant DNA histograms, with 2C values for 70 species. *Biology of the Cell*, 78 : 41-51.

McKEY D., BECKERMANN S., 1996. Ecologie et évolution des produits secondaires du manioc et relations avec les systèmes traditionnels de culture. In : L'alimentation en forêt tropicale. 1. Les ressources alimentaires : production et consommation, C.M. Hladik et al. éd., Paris, France, UNESCO, p. 165-202.

MEDARD R., SELL Y., BARNOLA P., 1992. Le développement du bourgeon axillaire du *Manihot esculenta*. *Canadian Journal of Botany*, 70 : 2041-2052.

PURSEGLOVE J.W., 1992. Tropical crops. Londres, Royaume-Uni, Longman, 2 volumes..

RAFFAILLAC J.P., 1985. Pluviométrie et qualité de la production chez le manioc dans le sud de la Côte d'Ivoire. In : Eau et développement agricole. Adiopodoumé, Côte d'Ivoire, Orstom, p. 78-81.

RAFFAILLAC J.P., 1992. Enracinement de la bouture de manioc (*Manihot esculenta* Crantz) au cours des premières semaines de croissance. L'Agronomie tropicale, 46(4) : 273-281.

RAFFAILLAC J.P., 1997. Le manioc : quelles priorités de recherche pour améliorer la production en relation avec la transformation et la commercialisation? Les Cahiers de la recherche-développement, 43 : 7-19.

RAFFAILLAC J.P., 1998. Le manioc et la fertilité du milieu. Montpellier, France, CNEARC-EITARC, 30 p.

RAFFAILLAC J.P., NEDELEC G., 1988. Comportement du manioc en début de cycle en fonction de la durée de stockage de la bouture. In : VII^e symposium ISTRC, juin 1985. Paris, France, Inra.

RAFFAILLAC J.P., SECOND G., 1997. Le manioc. In : L'amélioration des plantes tropicales, A. Charrier et al. éd., Montpellier, France, Cirad-Orstom, collection Repères, p. 429-455.

ROA A.C., CHAVARRIAGA P., DUQUE M.C., MAYA M.M., BONIERBALE M.W., TOHME J., IGLESIAS C., 1998. Cross-species amplification of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) microsatellite primers within the genus: polymorphism, genetic diversity and degree of relationship. Genome (sous presse).

ROA A.C., MAYA M.M., DUQUE M.C., TOHME J., ALLEM A.C., BONIERBALE M.W., 1997. AFLP analysis of relationships among cassava and other *Manihot* species. Theoretical and Applied Genetics, 95 : 741-750.

ROGERS D.J., APPAN M., 1973. *Manihot*, Manihotoides (Euphorbiaceae). New York, Etats-Unis, Hafner Press, Flora Neotropica Monograph n° 13, 274 p.

ROGERS D.J., FLÉMING H., 1973. A monograph of *Manihot esculenta* with an explanation of the taximetrics methods used. Economic Botany, 27 : 1-113.

ROHLF F.J., 1998. Ntysys-pc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.0: user guide. New York, Etats-Unis, Exeter Software, 31 p.

SECOND G., 1998. *Manihot glaziovii* contributed to the genetic make-up of cassava and represents an example of dynamic conservation and on-farm breeding of genetic resources. In : IVth international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network, Salvador de Bahia, Brésil.

SECOND G., ALLEM A.C., EMPERAIRE L., INGRAM C., COLOMBO C., MENDES R.A., CARVALHO J.C.B., 1997. Molecular markers (AFLP) based *Manihot* and cassava genetic structure analysis and numerical taxonomy in progress: implications for their dynamic conservation and genetic mapping. In : IIIrd international scientific meeting of the Cassava Biotechnology Network, A.M. Thro et M.O. Akoroda éd., African Journal of Root and Tuber Crops, 2(1-2) : 140-147.

SECOND G., COLOMBO C., MENDES R. A., BERTHAUD J., 1998a. A scheme for a dynamic conservation of the genetic resources of wild *Manihot* and cultivated cassava in America and Africa and its extension to yam. In : Regional workshop for the conservation and utilisation of cassava, sweetpotato and yam germplasm in sub-Saharan Africa. Nairobi, Kenya, ILRI.

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

SECOND G., IGLESIAS C., DIXON A., 1998b. The state of use of cassava genetic diversity and a proposal to enhance it. In : Broadening the genetic bases of crop production. Rome, Italie, FAO-IPGRI.

SERIER J.B., 1989. Historico da disseminação da maniçoba fora do Brasil. In : Primeiro encontro nordestino da maniçoba. Recife, Brésil, IPA, p. 89-95.

WEBSTER G.L., 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. Taxon, 24 : 593-601.



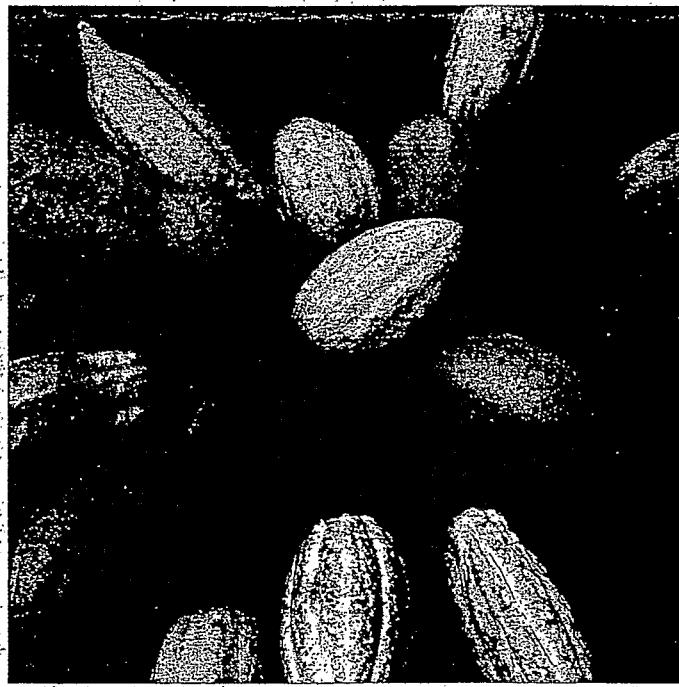
Doc Personnel. Perla HAMON

■ REPÈRES

Diversité génétique des plantes tropicales cultivées

Perla Hamon, Marc Séguin, Xavier Perrier
et Jean Christophe Glaszmann

Editeurs scientifiques



CIRAD

DP = 1999



Centre
de coopération
internationale
en recherche
agronomique
pour le
développement

Dans les années 60, la communauté scientifique prenait conscience des menaces que les perturbations des milieux naturels et l'expansion des variétés modernes faisaient peser sur les ressources génétiques de nombre d'espèces cultivées. Elle s'est alors mobilisée pour collecter ces ressources. C'est ainsi qu'une multitude de collections ont été rassemblées à travers le monde. Aujourd'hui, ces collections ont atteint une taille qui rend difficiles leur entretien et leur caractérisation. La question de leur gestion se pose de manière aiguë. Conservation, évaluation, utilisation des ressources génétiques doivent être repensées.

Pour répondre à ces préoccupations, Frankel et Brown ont introduit dans les années 80 le concept de *core collection* : un échantillon d'accéssions issues d'une collection plus vaste et choisies pour représenter au mieux le spectre de diversité existant. Mais sur quels critères et avec quels outils constituer cet échantillon ?

Les caractères agronomiques, prioritaires pour le sélectionneur, sont parfois difficiles à évaluer et leur déterminisme génétique est souvent complexe. Les marqueurs génétiques moléculaires, qui n'ont aucune utilité directe, révèlent une structuration de la diversité, qui peut servir de base pour construire une *core collection*. Les relations entre ces deux niveaux de variabilité sont mal connues : les différents types de marqueurs moléculaires sont-ils équivalents ? de fortes structurations à l'échelle moléculaire sont-elles systématiquement associées à de fortes structurations pour les caractères agronomiques ? les structures à ces deux niveaux sont-elles alors concordantes ?

Les outils statistiques, qui permettent d'analyser les ressemblances entre les individus ou les populations, sont indispensables pour repérer une éventuelle structuration de la diversité. Mais quelle méthode est la mieux adaptée à chaque type de marqueur, quelle est la fiabilité de l'image qu'elle donne de la diversité et quelle signification biologique peut-on lui accorder ?

Cet ouvrage apporte des éléments de réponse à ces questions en partant de l'étude de la diversité génétique de onze plantes tropicales. Trois chapitres méthodologiques — sur le marquage biochimique et moléculaire, l'analyse des données et la constitution de *core collections* — viennent compléter ces études.

Diffusion : La Librairie du Cirad
BP 5035
34032 Montpellier Cedex 1
France

ISSN 1251-7224
ISBN 2-87614-334-8