

Gestions locales et dynamiques régionales de la diversité variétale du manioc en Amazonie

Doyle MCKEY^{a,*}, Laure EMPERAIRE^b, Marianne ÉLIAS^a,
Florence PINTON^c, Thierry ROBERT^d, Sylvain DESMOULIÈRE^e,
Laura RIVAL^f

^a Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, Cnrs, Montpellier, France

^b Institut de recherche pour le développement / Instituto Socioambiental, Brasilia,
Brésil

^c LADYSS - Cnrs, Université Paris-10 Nanterre, France

^d Laboratoire de systématique et évolution des végétaux, Université Paris-sud,
France

^e Laboratoire d'ethnobiologie-biogéographie, Muséum national d'histoire naturelle,
Paris, France

^f Department of Anthropology, Eliot College, University of Kent, Canterbury, UK

Résumé – Le manioc constitue la base de l'alimentation de la très grande majorité des populations amazoniennes et leur principale culture. Selon les régions et les populations (amérindiennes, métissées ou d'immigration récente) cette culture s'accompagne d'une plus ou moins ample diversité variétale, de deux à trois variétés cultivées par parcelle à une trentaine. Les stratégies de conservation des ressources phytogénétiques doivent s'appuyer tant sur une meilleure compréhension des bases génétiques de cette diversité que sur les conditions de production ou de maintien de celle-ci. La recherche comparative menée associe des approches génétique, écologique, ethnobiologique et socio-anthropologique et s'attache à expliciter les liens entre diversité variétale, pratiques agricoles et représentations associées, et environnement socio-économique. Les analyses génétiques soulignent un important polymorphisme inter et intravariétal. Les résultats montrent aussi la spécificité de chaque groupe culturel quant à la valeur accordée aux variétés, aux modalités de circulation des boutures et à la place donnée aux maniocs issus de graines. Des dynamiques plus globales jouent aussi sur la diversité variétale (commercialisation croissante de farine, changements d'habitudes alimentaires, politiques agricoles). Elles tendent à réduire le nombre de variétés cultivées et à modifier la structure de cette diversité. Les

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

résultats plaident en faveur de la constitution de pôles régionaux de conservation, qui pourraient prendre le relais des structures centralisées actuelles ou les compléter.

manihot / Amazonie / écologie des populations / ethnobiologie / socio-anthropologie

Abstract – Local management and regional dynamics of varietal diversity of cassava in Amazonia. Cassava is the staple food crop of the great majority of Amazonian populations. Depending on the region and on the type of population (Amerindians, mixed, or recent immigrants), a more or less high diversity of manioc varieties are grown, ranging from two to three varieties per farm to 30 or more. Strategies for conserving genetic resources of manioc must be based on firm understanding of the genetic base of this diversity and on how this diversity is produced and maintained. The comparative research we have conducted incorporates genetic, ecological, ethnobiological and social-anthropological approaches, and aims to elucidate the causal links between varietal diversity, agricultural practices and associated representations, and socio-economic environment. Genetic analyses have demonstrated a high degree of polymorphism, both within and among varieties. Results of ethnobiological studies have also shown that cultural groups vary in the value attached to varietal diversity, as revealed both in the patterns of circulation of propagation material (stem cuttings) and the place given to manioc originating from spontaneous seedlings. In addition to these factors affecting local dynamics, more global dynamics – increasing commercialisation of flour, changing food habits, and changing agricultural policies – also affect varietal diversity. These factors tend to reduce the number of varieties cultivated and to modify the structure of diversity. Our results suggest the utility of developing regional poles of conservation, which can extend or complement the centralised structures now in place.

manihot / Amazonia / population ecology / ethnobiology / social anthropology

1. INTRODUCTION

Les stratégies de gestion *ex situ* des ressources génétiques isolent les « populations » gérées de leur contexte écologique. Avec les stratégies de gestion *in situ*, le milieu occupe en revanche une place centrale. La gestion *in situ* des ressources génétiques requiert une approche relevant de l'écologie évolutive – l'application conjointe de l'écologie et de la génétique – couplée à une approche relevant de l'écologie des communautés afin de mettre en évidence la diversité des milieux concernés et la complexité des interactions qui s'y jouent. Celles-ci déterminent en effet le flux génique et les pressions de sélection. De plus, les milieux sont façonnés non seulement par les facteurs écologiques naturels, mais aussi par les perceptions et les pratiques des agriculteurs. L'appréhension de la complexité des milieux doit donc s'appuyer aussi sur une démarche ethnobiologique. Dans nos recherches sur la gestion de la diversité variétale du manioc, nous avons mis en œuvre une approche combinant à différents degrés

l'ethnobiologie, l'écologie et la génétique. Les premiers résultats de cette démarche sont publiés dans des revues spécialisées dans chacun de ces domaines. Le présent article tente de réaliser une synthèse de ces résultats, mettant en perspective les acquis, les implications des travaux en cours, et les priorités de recherche pour l'avenir.

Le manioc (*Manihot esculenta* Crantz) est aujourd'hui cultivé dans toute la zone intertropicale pour sa racine charnue riche en amidon. Il est propagé par voie végétative, par boutures de la tige. C'est la principale culture alimentaire de l'Amazonie brésilienne et une forte diversité variétale y est associée. Dans les différentes situations étudiées, au Guyana comme en Amazonie brésilienne, les cultivateurs pratiquent une agriculture itinérante sur brûlis, alternant un à trois cycles de cultures successifs avec des périodes de friche de trois à dix ans. Le manioc couvre l'essentiel de la surface cultivée et représente pour les populations rurales jusqu'à 80 % de l'apport calorique journalier. Dans les zones étudiées, il s'agit essentiellement d'une culture de subsistance mais la vente de dérivés du manioc prend aujourd'hui une place de plus en plus importante. C'est l'une des rares options en termes de revenus pour les populations locales. L'augmentation de la population urbaine, liée en partie aux mouvements migratoires des zones rurales vers les zones urbaines, contribue à l'existence de marchés locaux de dérivés du manioc, principalement de farine, imposant ainsi de nouveaux critères de sélection des variétés.

L'objectif de nos recherches est de décrire la diversité infrasécifique du manioc en Amazonie et de comprendre les processus responsables de son évolution et de son maintien afin de mieux les gérer et d'assurer la conservation de cette ressource phylogénétique de première importance. Avant de passer au cas particulier du manioc, nous situons notre étude dans le cadre de la problématique de la gestion des ressources phylogénétiques.

1.1. Vers une conservation *in situ* de l'agro-biodiversité

Les limites d'une stratégie de gestion des ressources génétiques des plantes cultivées fondée uniquement sur une conservation *ex situ* sont maintenant claires [4,17,24] et la nécessité de développer des stratégies complémentaires *in situ* est aujourd'hui largement admise. Toutefois, la conception et les modalités de mise en œuvre de telles stratégies sont encore mal définies. De fait, les différents aspects de l'agro-biodiversité (structure génétique, représentations, usages, pratiques agricoles associées, tendances évolutives...) sont peu connus, notamment chez les populations des zones intertropicales. La mise en place d'une conservation *in situ* se heurte à l'extrême malléabilité des systèmes agricoles dans lesquels s'insère cette diversité. Cette faculté d'adaptation à des contextes nouveaux a pour corollaire des changements relativement rapides dans la structure de la diversité et l'élément essentiel à préserver devient non pas un ensemble de variétés mais cette capacité à évoluer.

Les stratégies de conservation *ex situ* et *in situ* apparaissent comme complémentaires, celle *ex situ* n'étant qu'une modalité à caractère statique portant sur un ensemble de variétés alors que la conservation *in situ* vise à s'intéresser au fonctionnement et au maintien de l'agro-écosystème qui a produit cette diversité.

1.2. La gestion des ressources génétiques : une sous-discipline de la biologie de la conservation

La conservation de la biodiversité « sauvage » et celle de l'agro-biodiversité ont des origines et des histoires distinctes et intéressent des communautés différentes de chercheurs. Cette dichotomie n'exclut cependant pas que l'étude de la gestion des ressources génétiques domestiquées puisse être considérée comme une sous-discipline de la biologie de la conservation, discipline qui a été principalement développée dans les pays anglo-saxons avec pour objet principal la biodiversité « sauvage ». Dans cette entreprise, les stratégies de conservation *ex situ* (parcs zoologiques, jardins botaniques, ou maintenant banques de germoplasme avec l'utilisation de techniques comme la cryoconservation) ont rapidement montré leurs limites [17]. Dans la conservation de la biodiversité « sauvage », les approches *in situ* qui considèrent la diversité dans le contexte de l'écosystème qui lui a donné naissance, sont largement dominantes. Ces approches incitent à une réflexion sur les processus responsables de l'évolution et du maintien de la diversité dans des communautés, écosystèmes et paysages. Elles reposent sur la définition d'espaces dans lesquels ces processus peuvent continuer à s'exercer (c'est-à-dire des « aires protégées » ou autres unités de conservation), et ont donc une dimension territoriale marquée.

Même si divers auteurs ont prôné la nécessité de stratégies *in situ* pour la conservation de l'agrobiodiversité [3–5, 21], les approches *ex situ* restent largement favorisées en termes d'investissements financiers. La réflexion sur le maintien des processus dynamiques qui se jouent au sein de populations insérées dans leurs agro-écosystèmes d'origine, et sur la gestion du territoire que cela implique, est moins avancée que celle ayant trait à la biologie de la conservation de la nature « sauvage ».

Les tenants de la conservation de cette nature « sauvage » ont le mérite de voir chaque population dans le contexte large de l'écosystème. Néanmoins, leur perception de celui-ci est souvent limitée à des écosystèmes « parfaitement naturels », indemnes d'une quelconque pression anthropique. Or les données récentes, par exemple à propos des écosystèmes amazoniens [1], montrent que l'homme a pu modeler à des degrés divers tant la structure des écosystèmes que leur composition spécifique. Devant les contradictions scientifiques et les conflits sociaux engendrés, ce type d'intégrisme de la conservation cède du terrain et le paradigme d'une conservation isolée des contextes humains s'effrite. Les projets de conservation tentent de plus en plus d'intégrer les pratiques d'usage des écosystèmes dans la gestion des unités de conservation.

Cette prise en compte a même donné lieu à des figures juridiques nouvelles, comme les réserves extractivistes au Brésil, où le droit d'usage d'un espace est accordé de manière collective à un groupe, à charge pour lui de mettre en place et de respecter un plan de gestion de la biodiversité. La conservation de la biodiversité sauvage s'est dotée d'outils fonciers opérationnels : des unités territoriales à statuts divers dont la gestion répond à des objectifs de conservation plus ou moins stricte.

Dans le domaine de la conservation des ressources phytogénétiques, la prise en compte des populations locales est beaucoup plus timide, bien que leur rôle de producteurs et de conservateurs de diversité ait été mis en évidence dans plusieurs contextes [3, 21]. La dimension territoriale est pour l'instant en grande partie absente des discussions sur la conservation des ressources phytogénétiques. Or, la définition d'unités ou de réseaux de conservation *in situ* doit prendre en compte les unités évolutives significatives de l'espèce considérée et les caractéristiques socio-culturelles des populations humaines concernées, tout en préservant leur capacité à s'intégrer dans un développement durable.

1.2.1. Les unités significatives sur le plan évolutif

L'approche qui place la diversité génétique d'une plante cultivée dans le contexte de la communauté et de l'écosystème qui lui ont donné naissance, a pour première étape la définition « d'unités évolutives » de la diversité pour une espèce. Il s'agit de reconnaître l'unité minimale qui permette de *conserver la capacité d'évoluer de l'espèce* (ce qui suppose une gestion dynamique) et qui ferait donc l'*objet* de la conservation. Ceci est particulièrement important pour les populations de plantes cultivées. En effet, il s'agit souvent d'espèces dominantes qui se développent dans des écosystèmes relativement simplifiés, et les pressions de sélection qui agissent sur elles sont souvent intenses. Comme l'évolution est un processus populationnel, l'unité minimale de gestion et de conservation est la *population*. Un individu, un génotype, n'a qu'une existence transitoire. Le caractère pérenne de la diversité réside dans le pool de gènes échangés entre l'ensemble des individus interféconds interagissant localement : la population. Au-dessous du niveau de la population, les entités (ensembles de morphotypes ou de génotypes...) ne sont pas capables d'assurer le processus d'adaptation.

1.2.2. De la ressource phytogénétique au patrimoine biologique

La population cultivée est insérée dans un système complexe qui associe à l'écosystème un certain environnement socio-culturel et économique. Ce système oriente les modalités de diffusion des savoirs, des pratiques et de matériel propagatif. Cette diffusion s'inscrit dans l'espace, par les réseaux d'échange, et dans le temps, par la transmission de savoirs entre générations. Ces manipulations et ces modalités de circulation façonnent les pressions de sélection et le flux

génique opérant dans la population cultivée. Le maintien de l'aptitude adaptative à de nouveaux contextes dépend de la continuité culturelle du groupe qui a produit les ressources phylogénétiques et de celle de leur système agricole.

L'étude du fonctionnement des populations végétales dans les agro-écosystèmes requiert donc une analyse des interactions entre d'une part les savoirs et les pratiques agricoles et d'autre part la biologie de la plante. Ceci revient à une analyse de la coévolution entre la biologie de la plante et la société qui génère cette ressource.

1.2.3. La structuration de la diversité à différentes échelles

Caractériser la structuration de la diversité à différentes échelles permet de reconstruire l'histoire évolutive de sa mise en place, d'en comprendre les particularités régionales, et de déterminer ainsi les priorités dans une stratégie de conservation.

Comme pour les espèces spontanées, la structuration géographique de la diversité des populations d'une plante cultivée est souvent le reflet de l'histoire de la colonisation à partir de son aire d'origine, couplé à l'adaptation locale au milieu. Toutefois, la structuration des populations de plantes cultivées présente des aspects complexes qui sont atténués chez les espèces spontanées. Le rôle de l'homme dans le flux génique et la sélection chez les populations de plantes cultivées donne de nouvelles dimensions à la migration et à l'adaptation locale. Celles-ci peuvent modifier l'influence, souvent dominante chez les espèces spontanées, de la distance géographique dans la différenciation des populations. Il faut donc comparer la composition et la diversité de différentes populations dans l'aire de répartition de l'espèce et dans différents contextes humains. Une première approche est de recenser, pour chaque groupe humain étudié, le nombre de variétés reconnues. La variété est une entité importante dans la dynamique de la diversité, car c'est l'unité phénotypique reconnue par les agriculteurs dans leur gestion de la diversité. Néanmoins, le nombre de variétés n'est pas un indice suffisant de la diversité car les classifications locales des variétés ne reflètent pas toujours la structure de la variation génétique. La variété est une notion essentiellement locale qui revêt des acceptions différentes selon les contextes culturels (par exemple : grand public, agriculteurs locaux, généticiens, sélectionneurs...) ou biologiques (par exemple : mode dominant de propagation de la plante, sexué ou clonal).

Par ailleurs, pour analyser le degré de différenciation entre populations, il faut disposer de caractères universellement applicables. Les marqueurs moléculaires neutres sont un outil indispensable pour caractériser la diversité à différentes échelles, et établir des relations entre structure génétique et identifications locales.

Enfin, il faut également prendre en compte les caractères phénotypiques sur la base desquels les agriculteurs opèrent leur sélection. Ainsi, seule une

approche globale qui mette en parallèle les représentations et les pratiques locales, les caractères phénotypiques et l'étude des marqueurs génétiques neutres permettra de caractériser de façon satisfaisante la diversité à gérer et à conserver.

1.3. Prédire et gérer les réponses du système aux changements écologiques

En biologie de la conservation, prédire et gérer les conséquences, écologiques et génétiques, de changements écologiques comme la fragmentation des populations, la réduction de leur taille, ou les invasions biologiques par des espèces introduites, exige la compréhension du fonctionnement des populations. Il en va de même pour gérer l'agro-biodiversité. Toutefois, les données sur les processus populationnels qui opèrent dans les agro-écosystèmes font cruellement défaut.

Deux raisons expliquent cette lacune. D'abord, l'approche populationnelle est généralement peu développée dans la gestion des ressources phylogénétiques. Ensuite, le milieu changeant dans lequel vivent et évoluent les populations des plantes cultivées, dépend aussi des facteurs socioculturels. L'étude des populations de plantes cultivées présente donc des difficultés particulières. Quelles sont les conséquences des changements dans les pratiques agricoles, sur l'écologie et la génétique des populations de plantes cultivées ? Comment l'introduction de nouvelles variétés affecte-t-elle le fonctionnement écologique et génétique des variétés préexistantes ? Dans un contexte de forts changements culturels et d'érosion de la diversité génétique, il est urgent de développer l'approche populationnelle.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

La recherche comprend deux volets. La première approche développée est de type comparatif et vise à caractériser la diversité variétale du manioc et à identifier les fondements de sa gestion dans différents contextes culturels (populations amérindiennes, métissées et de colons) et économiques (production de manioc pour l'autosubsistance ou la vente) de l'Amazonie brésilienne. Les travaux se sont en conséquence réalisés dans quatre grands ensembles géographiques qui reflètent cette diversité (pour la localisation des sites, *cf.* [29]):

- dans le moyen et le haut Rio Negro dans plusieurs communautés amérindiennes, ou d'origine amérindienne, faiblement insérées dans une économie de marché ;
- dans la région du haut Juruá, chez des collecteurs de latex d'hévéa, d'origine nordestine ou descendants des nordestins arrivés dans la région au début du siècle ;

- dans le moyen Amazone, dans un village amérindien Sateré-Mawé et dans une population de petits agriculteurs métis ;
- enfin, en Amazonie orientale, dans la région d'Altamira, où domine une population d'origine allochtone dont l'arrivée est liée à l'ouverture de la transamazonienne et dont les activités économiques sont insérées dans le marché urbain.

Dans le cadre d'une approche comparative qui implique des temps de présence dans chaque communauté relativement courts (environ deux semaines) la mise en place de plans d'échantillonnage systématique auprès des agriculteurs n'est pas réalisable. Nous avons opté pour deux types d'entretiens, les uns à caractère général (variétés cultivées, caractéristiques et origines) auprès de l'ensemble du village, les autres plus approfondies, avec accompagnement des travaux en champ et de la préparation des dérivés du manioc, auprès des agriculteurs qui présentaient une plus grande disponibilité. Dans le cas des agglomérations, des entretiens ont aussi été menés auprès des responsables agricoles locaux (agents de développement, responsables politiques, responsables syndicaux, etc.) et commerçants afin de caractériser les dynamiques régionales.

Une caractérisation morphologique des variétés de manioc identifiées par les agriculteurs a été établie sur la base de 44 descripteurs. De ces 44 descripteurs, 14 correspondant aux caractères les plus généralement utilisés par les agriculteurs pour décrire leurs variétés, ont été retenus de manière préliminaire pour établir une classification hiérarchisée (association moyenne – UPGMA) des variétés (couleur des jeunes feuilles, couleur feuille adulte, forme lobule central, nombre de lobules, longueur, largeur, longueur pétiole, couleur dominante pétiole, couleur tige, proéminence cicatrice pétiolaire, distance cicatrices, port, couleur sclérenchyme, couleur pulpe). Dans les régions du haut Rio Negro et du Juruá, des échantillons de feuilles ont été prélevés afin de caractériser la diversité génétique des variétés. Les analyses fondées sur l'utilisation de marqueurs micro-satellites sont en cours.

Le deuxième volet, réalisé dans un village d'Amérindiens Makushi au Guyana (30 familles), vise à comprendre comment les pratiques traditionnelles de culture et leur interaction avec les pressions du milieu façonnent la diversité variétale et génétique. À cette fin, des entretiens avec les cultivateurs, un suivi des pratiques agricoles et des relevés en champ ont été réalisés. La diversité morphologique des variétés a été évaluée à l'aide de 14 descripteurs morphologiques (nombre de tiges produites par la bouture initiale, diamètre basal, degré de ramification, nombre de lobes par feuille, indice de surface du lobe central, indice d'étroitesse du lobe central, longueur du pétiole, couleur des jeunes feuilles, couleur du pétiole, couleur de la tige, couleur externe de la racine, couleur interne de la racine, couleur de la pulpe de la racine, nombre de racines) et quatre descripteurs agronomiques (masse totale des racines, taux de matière sèche dans les racines, fertilité par voie sexuée et par voie asexuée (nombre de boutures fournies)), sur 29 variétés plantées dans une parcelle expérimentale (en moyenne 30 individus mesurés par variété [11]). Les

différences entre variétés pour ces caractères ont été étudiées par une analyse de variance. Des marqueurs AFLP [12] et microsatellites (Elias *et al.*, en préparation) ont été utilisés pour caractériser la diversité moléculaire de 31 et 29 variétés respectivement. Deux populations de plantes issues de graines ont en outre été caractérisées par un sous-ensemble des caractères morphologiques, et les mêmes locus microsatellites. La diversité morphologique et génétique des plantes issues de graines a été comparée à celles des 29 variétés caractérisées morphologiquement et avec les marqueurs microsatellites. Une analyse discriminante a permis d'évaluer la possibilité d'attribution de ces plantes issues de graines à l'une des variétés reconnues du village.

3. RÉSULTATS

3.1. Structuration de la diversité variétale

3.1.1. Nature de la « variété »

Selon les catégories d'acteurs, la notion de variété prend plusieurs sens et elle recouvre des niveaux d'homogénéité biologique différents. En fait, on peut la définir comme l'entité minimale de reconnaissance et de gestion de la diversité biologique. Une variété est un ensemble d'individus dont des caractéristiques sont jugées par les agriculteurs suffisamment semblables entre elles, et dissemblables des autres individus, pour qu'ils soient regroupés en une même catégorie et désignés par un même nom. Le nom fait partie des attributs d'une variété et est, dans les groupes traditionnels, le marqueur d'une appartenance culturelle et d'un patrimoine, donc d'une continuité culturelle. Il est le substrat culturel du matériel biologique et la perte de ce registre de connaissances précède souvent celle du clone ou de l'ensemble de clones qu'il désigne.

3.1.2. Structuration spatiale de la diversité variétale

Outre les résultats de nos travaux de terrain, une cinquantaine de sources bibliographiques postérieures à 1970, faisant état de la diversité variétale du manioc a été analysée [13]. Leur interprétation est cependant limitée par plusieurs facteurs : l'hétérogénéité des situations de contact entre groupes amérindiens étudiés et Blancs ; la fréquente absence d'indication sur le référentiel de travail (familles, communautés, etc.) ; enfin, les catégories qui ont retenu l'attention des chercheurs sont celles des maniocs doux et amers, catégories pertinentes à l'échelle du bassin amazonien mais insuffisantes pour caractériser plus finement des phénomènes évolutifs à l'échelle locale.

Une fois posées ces limites d'interprétation, l'analyse de la distribution de la diversité variétale montre que : (1) celle-ci s'étend à l'ensemble des basses terres néotropicales et à des groupes ethniques très divers ; (2) elle est plus ample chez les populations forestières (amérindiennes ou métissées), et plus faible chez

des colons d'implantation récente ou dans des situations de forte intégration dans la vente de dérivés du manioc ; (3) il existe des foyers de forte diversité (région du haut Rio Negro, Amazonie péruvienne), leur présence coïncide cependant avec celle d'études plus exhaustives et il est probable que d'autres recherches ethnobiologiques indiqueraient la présence de foyers dans d'autres régions ou renforceraient la diversité pour des zones déjà étudiées ; (4) les manioc doux sont distribués le long d'un arc de cercle péri andin et les manioc amers dans la région centrale amazonienne avec des zones d'interpénétration des deux ensembles, distribution déjà soulignée par Nordenskiöld [23, 27, 30].

Le tableau I souligne l'hétérogénéité de l'amplitude de la diversité gérée par les agriculteurs en termes de nombre de variétés. Selon les régions, elle varie de deux à plus d'une vingtaine de variétés par agriculteur. À l'exception de la région du haut Juruá qui est incluse dans la zone de distribution des manioc doux, tous les agriculteurs des autres zones cultivent majoritairement des manioc amers, c'est-à-dire nécessitant une détoxification avant consommation.

L'importance du nombre de variétés est à mettre en relation avec les échanges de boutures et l'importance des manioc issus de graines. Dans les régions de populations « traditionnelles », les échanges sont extrêmement actifs et structurés par des règles sociales tandis que dans les régions plus intégrées dans une économie de marché, cette circulation est plus limitée et a un caractère davantage opportuniste. L'importance des manioc issus de graines dans la diversité et la structuration des variétés a été étudiée en détail dans le site du Guyana.

À l'échelle des abattis, deux ou trois variétés représentent l'essentiel des individus. Ainsi, dans une zone de faible diversité (Maués) deux variétés représentent 89 % des individus plantés ; le schéma est le même, bien qu'atténué, dans une zone de diversité élevée (Rio Negro) où, sur 23 variétés relevées le long d'un transect, trois forment 46 % des individus. Quelle que soit l'amplitude de la diversité en termes de variétés reconnues, l'essentiel de la production repose sur un petit nombre d'entre elles reconnues pour leur productivité.

3.1.3. Caractères agro-morphologiques

La classification hiérarchisée des 306 descriptions effectuées dans les zones 1 à 9 montre une faible structure de l'ensemble sans qu'il soit possible de mettre en évidence d'une relation nette entre zone géographique et groupe de manioc. À l'échelle du bassin amazonien, il apparaît néanmoins un certain regroupement des manioc doux dans la partie supérieure de la figure 1, ce qui laisse à penser qu'il existe soit une différenciation morphologique entre les groupes, soit qu'il s'agit de variétés de base génétique restreinte circulant entre agriculteurs des différentes régions. Les analyses génétiques permettront de préciser cet aspect.

Dans la zone 10, l'étude de la distribution inter et intravariétale de la diversité morphologique montre que les 14 caractères morphologiques et les quatre

Tableau I. Principales caractéristiques de la diversité variétale de manioc relevée dans les dix zones d'étude (pour la localisation des sites cf. [29]).

Grande région	Amazonie nord occidentale				Guyana	Amazonie	Amazonie moyenne	Amazonie orientale	Amazonie sud-occidentale	
Fleuve	Uaupés	Içana	haut rio	haut rio	moyen	Rupununi	Maués- Açu	Marau	Xingu	Juruá
N° 1* 2	3	4*	5 Negro	10 Negro	6 rio Negro	7	8*	9		
Origine des populations	Tukano	Baniwa	Baré	diverse venues d'amont	diverse, venues d'amont	Makushi Wapixuna	métissée (caboclo)	Satéré- Mawé	colons différentes régions du Brésil	<i>seringueiros</i> descendants de Nordestins
Nombre d'informateurs	12	6	9	7	5	30 (26+4)	15	16	26	29
Nombre total de variétés	89	74	60	69	66	77	51	13	41	16
Nombre moyen de variétés par informateur	19	26	21	16	33	16	7	3	4	2,5
Min / Max	7/48	18/39	10/37	11/26	28/44	6/28	3/11	1/5	1/8	1/6
Maniocs amers	88	74	60	67	61	76	49	13	27	1
%	98,9	100,0	100,0	97,1	92,4	98,7	96,1	100,0	65,9	6,3
Maniocs doux	1	0	0	2	5	1	2	0	14	15
%	1,1	0,0	0,0	2,9	7,6	1,3	3,9	0,0	34,1	93,8

* contexte péri-urbain

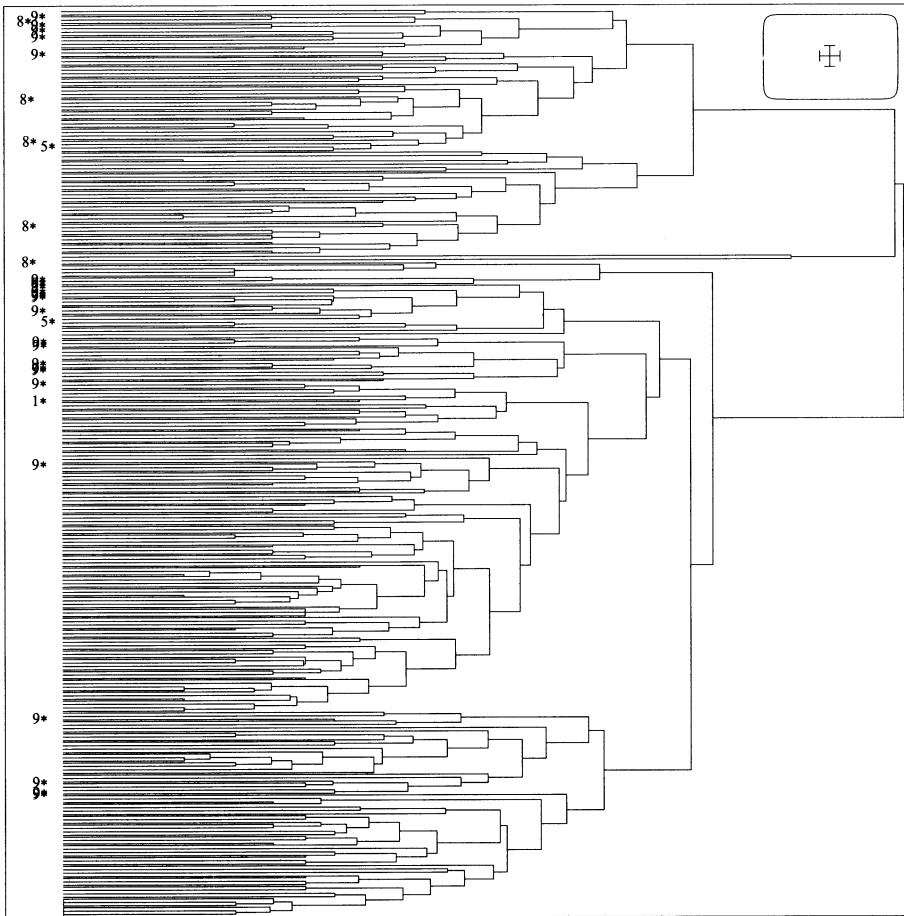


Figure 1. Classification hiérarchisée (UPGMA) des 306 descriptions de manioc. La région d'origine (*cf.* Tab. I) n'été précisée que pour les maniocs doux.

caractères agronomiques pris en compte sont significativement variables entre variétés [11]. Ces caractères suffisent à distinguer les variétés, sauf deux d'entre elles qui ne s'écartent significativement l'une de l'autre pour aucun des caractères étudiés. Certaines variétés ne diffèrent que par un seul caractère. La variabilité intravariétale de certains des caractères étudiés (caractères agronomiques et caractères de taille) est parfois très forte, et peut être responsable d'erreur d'identification pour des individus appartenant à des variétés très semblables.

3.1.4. Structuration révélée par les marqueurs génétiques neutres

Les variétés cultivées par les Makushi (zone 10) ont été caractérisées par des marqueurs neutres (microsatellites et AFLP). Des variétés traditionnelles provenant d'Amazonie brésilienne (Rio Negro, Rio Branco, Rio Solimões) et du littoral de l'état de São Paulo ont aussi été incorporées dans une étude plus large visant à caractériser la structure de la diversité à l'échelle régionale à l'aide de marqueurs microsatellites (G. Santos-Mühlen et M. Elias, en préparation). Une différenciation géographique a ainsi été mise en évidence, mais celle-ci reste peu marquée ($F_{st} = 0,074$).

À l'échelle locale, 31 variétés présentent un polymorphisme intravariétal (trois à 10 individus ont été étudiés par variété) sur les 40 étudiées avec des marqueurs AFLP [12] ou/et microsatellites (Elias *et al.*, en préparation). À part de rares cas où le polymorphisme pourrait être attribué à des différences de nomenclature entre cultivateurs (deux variétés clairement différentes ont le même nom chez deux cultivateurs différents) ou à des mutations somatiques, l'hypothèse privilégiée pour rendre compte de ce phénomène est que les individus génétiquement différents, mais morphologiquement semblables sont regroupés sous un même nom [8,31]. Dans ce cas, outre la possibilité de confusion entre variétés morphologiquement très proches, l'incorporation de plantes issues de graines produites par reproduction sexuée hors de tout contrôle humain joue probablement un rôle majeur (ce rôle sera discuté plus loin). La variabilité génétique reste malgré tout fortement structurée par les variétés : $F_{st} = 0,363$ pour les 29 variétés caractérisées par les marqueurs microsatellites ; 20 variétés sur les 31 caractérisées par les marqueurs AFLP correspondent à des entités biologiques, dont les individus, pour chacune, sont génétiquement plus proches les uns des autres (distance de Nei et Li [26]) que de ceux de n'importe quelle autre variété. En revanche, il n'y a aucune correspondance entre la structure de la variabilité génétique et une classification des variétés basée sur des caractères agronomiques (la variabilité moléculaire est distribuée entre les variétés, et non entre les groupes). De façon générale, il existe une corrélation entre les distances génétiques (distances de Chakraborty et Jin [6]) et les distances morphologiques (distances de Mahalanobis [9]) entre variétés [11], mais celle-ci est assez faible ($r = 0,283$, $p < 0.01$).

La diversité génétique des variétés de manioc cultivées à Rewa est très élevée, puisqu'elle est de l'ordre de celle d'un échantillon représentatif d'une collection mondiale maintenue au CIAT¹ (valeurs de l'indice de Shannon calculé à partir de données AFLP : 4,293 et 4,289 respectivement [12]). De plus, la variabilité génétique présente à Rewa est mal représentée par l'échantillon de la collection, dont les individus se regroupent entre eux dans un dendrogramme UP-GMA construit à partir des données AFLP. Les analyses avec les marqueurs microsatellites mettent en évidence chez les variétés des Makushi la présence

¹ Centre International d'Agriculture Tropicale, Cali, Colombie

d'allèles inexistants dans l'échantillon de la collection mondiale (M. Elias *et al.*, en préparation).

Nos résultats s'accordent avec ceux de Colombo qui montrent l'existence d'une diversité intravariétale dans un échantillon de 21 variétés d'un abattis du moyen Rio Negro à partir de marqueurs RAPD et AFLP [8, 14, 31] ainsi qu'une importante diversité génétique (du même ordre de grandeur que celle de la collection mondiale).

3.2. Le fonctionnement des populations du manioc

3.2.1. La nature de la sélection humaine

Dans les systèmes traditionnels de culture de manioc, le trait principal de la sélection humaine est qu'elle est *diversifiante*. Elle répond à des ensembles de critères d'ordre principalement utilitaire, économique et agronomique.

- (1) Les variétés servent à préparer une large gamme d'aliments solides (farines et galettes) ou liquides (bouillies, bières, condiments). Chacun peut-être décliné sous diverses formes (farines rouies ou non, blanches ou jaunes...) et requiert l'usage de variétés aux caractéristiques précises de couleur, teneur en fécule, teneur en eau, fibres. Toutefois, dans les cas de diversité variétale élevée (régions du Rio Negro et de Guyana par exemple), il n'y a pas de correspondance stricte entre une variété et un produit. C'est un ensemble de variétés aux caractéristiques proches ou complémentaires qui permet d'élaborer un certain type de produit.
- (2) L'insertion dans le marché peut induire une spécialisation plus ou moins poussée en certains produits et privilégier certaines variétés [29].
- (3) Outre une certaine productivité, le système agricole traditionnel demande un éventail de variétés différant par leur phénologie (maturité précoce ou tardive, conservation plus ou moins prolongée dans le sol) afin d'assurer une production décalée dans le temps. Les variétés doivent aussi répondre à une hétérogénéité des conditions de milieu due tant à l'hétérogénéité locale des sols qu'à celle induite par les cycles d'agriculture sur brûlis (par exemple : sols forestiers relativement riches du premier cycle, sols appauvris des cycles suivants).
- (4) Des préférences individuelles se superposent à ces pressions de sélection qui ont une portée en général régionale. Elles peuvent s'appliquer à des aspects esthétiques des variétés (feuillage rouge par exemple) ou agronomiques. Certaines femmes Makushi préfèrent par exemple des variétés dont les tubercules contiennent beaucoup d'eau, car plus faciles à râper, d'autres optent pour des variétés à tubercules plus secs. Ces critères de choix peuvent varier en fonction du contexte technique (râpage manuel ou motorisé). Dans le Rio Negro, le port du manioc, ramifié bas ou haut, est un autre critère de choix car il facilite ou non, selon l'appréciation de chacun, le travail de sarclage de la parcelle.

Enfin, et c'est un élément essentiel dans la compréhension de la gestion de la diversité variétale, il faut noter que dans les contextes traditionnels, c'est la diversité en elle-même qui est prisée. Les nouveaux morphotypes, qu'ils proviennent d'échanges ou de l'incorporation de plantules spontanées, suscitent un vif intérêt. Les nouvelles variétés sont testées et intégrées dans le stock de variétés ou rejetées, menant ainsi à une gestion locale dynamique. Cette diversité est une garantie de stabilité du système agricole mais les raisons explicitées sont aussi d'ordre patrimonial, esthétique et de goût pour une ample gamme de variétés. Même si une variété est peu productive, ou n'a pas une utilité bien différenciée de celles d'autres variétés, les agriculteurs sont peu disposés à la rejeter ; elle sera souvent plantée en petit nombre et conservée. À l'opposé des systèmes de sélection moderne où la composante productivité est privilégiée, c'est la diversité des caractéristiques de la gamme de variétés qui est avantagée dans le système traditionnel de sélection. Cette constatation amène à souligner que l'unité pertinente de gestion de la diversité variétale des maniocs est, dans les systèmes traditionnels, l'ensemble de variétés pris comme un tout et non la simple juxtaposition de variétés (à propos du Rio Negro, *cf.* [14]).

3.2.2. Réseaux d'échanges et flux géniques

Les échanges de variétés entre agriculteurs s'opèrent dans un rayon de plusieurs centaines de kilomètres à la ronde, brassant continuellement le matériel génétique. Ils s'effectuent dans le cadre de relations sociales codifiées (par exemple, dans le contexte amérindien Tukano, la femme reçoit à son mariage l'essentiel de ses variétés de sa belle-mère) ou de manière ponctuelle (par exemple lors de visites à des parents et alliés en zone rurale ou urbaine). L'analyse de l'origine des boutures dans le cas du Rio Negro montre l'existence d'un intense brassage dans le bassin du Rio Negro et dans les bassins fluviaux proches de Colombie ou du Venezuela. Cette ample circulation de variétés se réalise toutefois majoritairement au sein du même grand ensemble culturel ou géographique, chaque variété est nommée dans la langue locale et sa dénomination s'intègre dans un référentiel culturel donné. Les rares variétés qui proviennent d'autres régions (ou dont le nom n'a pas été transmis) sont nommées selon leur origine géographique, leur donateur ou une caractéristique majeure.

Il semble se dégager aujourd'hui une tendance préférentielle à l'introduction de quelques variétés aux caractéristiques intermédiaires (couleur de la pulpe, teneur en fécule, maturité et conservation) qui sont considérées comme pouvant répondre tant à la demande domestique qu'à celle du marché. Celles-ci viennent, dans le cas du Rio Negro, de l'aval et dans celui de la région de Maués, des terres inondables du cours principal du moyen Amazone. Ces flux sont à mettre en relation avec le développement d'un marché des dérivés du manioc.

Chez les Makushi, la majorité des échanges se fait à l'intérieur du village et s'ajuste au réseau de relations existant entre foyers plus ou moins apparentés. Certaines familles n'interagissent jamais, d'autres sont en situation de donner

des boutures et d'autres sont constamment demandeuses, définissant ainsi des « sources » et des « puits ». Lors de leurs déplacements dans d'autres villages (jusqu'à 200 km du village étudié, souvent motivés par une visite à des membres de la famille), les Makushi rapportent parfois de nouvelles variétés (en général nommées d'après le lieu, ou la personne qui les a données). Le don de boutures répond à certaines règles de réciprocité qui se concrétiseront ultérieurement par un remboursement en boutures ou en produits élaborés.

Chez les Makushi comme chez les autres groupes étudiés, on relève deux types d'échanges qui reposent sur des notions différentes. L'objet de l'échange peut être une variété aux caractéristiques particulières que l'agriculteur souhaite obtenir. C'est le motif le plus fréquent de circulation des variétés dans le contexte traditionnel. Seulement quelques boutures sont alors transférées. L'objet de l'échange peut aussi concerner l'obtention massive de matériel de propagation. Dans ce cas, l'importance des caractéristiques du matériel biologique s'efface devant la situation de pénurie en boutures.

3.2.3. *Manioc issus de graines et diversité génétique*

Bien que le manioc soit propagé de façon végétative depuis des milliers d'années, il a conservé son aptitude à la reproduction sexuée. Dans les champs de manioc en Amazonie, les fleurs, pollinisées par des abeilles, forment des fruits à trois graines qui ont le temps de mûrir avant la récolte des tubercules. Les fruits éclatent à maturité, projetant ainsi les graines à plusieurs mètres de la plante mère. Les graines sont ensuite dispersées par des fourmis, qui, en les enterrant dans leur fourmilière, contribuent à mettre en place une banque de graines dans ce qui deviendra, après récolte des tubercules, une friche [10]. Il y a donc deux phases de dispersion, la première autochore, la seconde myrmécochore.

Les graines ne germent pas durant le temps de la friche. Ce n'est qu'une fois que le recrû forestier aura été coupé et brûlé en vue d'une nouvelle mise en culture que la germination se produira, précédant juste la plantation des boutures. Les plantes issues de graines se développent donc en même temps que les plantes issues de boutures et elles sont récoltées au même moment. Ces individus sont parfaitement repérés par les agriculteurs en raison de leur système racinaire pivot, et non fasciculé comme dans le cas des pieds issus de boutures. Si une plante issue de graine donne satisfaction au cultivateur, il peut décider de la multiplier. De cette façon, de nouveaux génotypes rejoignent le stock de variétés cultivées. Si la combinaison des caractères morphologiques d'une plante issue de graine est très semblable à celle d'une variété déjà cultivée, la plante recevra le même nom et sera assimilée à celle-ci. Cette pratique engendre donc de la *diversité génétique intravariétale*. Si en revanche le phénotype de la plante est original, elle sera considérée comme une nouvelle variété, avec un nouveau nom. Dans tous les cas, un génotype composé de nouvelles asso-

ciations de gènes rejoindra le stock des génotypes déjà présents parmi les variétés cultivées. Une étude de la variabilité morphologique de deux populations de plantes issues de graines dans le système de culture des Makushi (zone 10) montre que celles-ci sont globalement différentes des variétés cultivées pour certains caractères, comme le degré de ramification ou la couleur des jeunes feuilles [11]. Malgré cela, les plantes issues de graines ne se démarquent pas génétiquement des mêmes variétés (les valeurs de F_{st} entre chacune des populations de plantes issues de graines et l'ensemble des variétés sont 0,026 et 0,033 (Elias *et al.*, en préparation). Nous avons simulé l'attribution de ces plantes issues de graines à des variétés cultivées sur la base de leur ressemblance morphologique [11]. Sur les 70 plantes étudiées, 43 étaient suffisamment semblables aux individus d'une variété pour y être incorporées. Dans tous les cas sauf un, où la plante issue de graine avait un génotype identique à celui d'une des plantes de la variété, l'introduction d'une plante issue de graine a contribué à l'augmentation de la diversité génétique intravariétale de la variété (Elias *et al.*, en préparation).

L'apparition de plantules issues de graines (de deux ou trois à plus de 400 par abattis d'environ 0,5 ha) est un phénomène qui se retrouve dans les différents systèmes agricoles étudiés. Cependant, les réactions des agriculteurs face à l'apparition de la nouveauté sont variables, de l'incorporation déjà décrite à l'arrachage systématique de ces pieds, car considérée comme un phénomène polluant une construction de la diversité pré-établie. Ce dernier cas de figure se retrouve essentiellement chez les agriculteurs non autochtones.

Selon les agriculteurs Makushi, leurs variétés de manioc perdent parfois leur vigueur et ils considèrent que les plantes issues de graines aident à « rajeunir » le matériel de propagation. La non-transmission de « maladies asexuellement transmissibles » pourrait expliquer cette observation. En effet, l'incorporation de plantes issues de graines dans le matériel de propagation peut avoir une conséquence importante en termes phytosanitaires. Tandis que la propagation par boutures facilite l'accumulation et la transmission de maladies systémiques, provoquées par certains champignons, bactéries et virus, celle par graines limite la transmission de certaines de ces maladies [22].

4. DISCUSSION

4.1. Dynamique de la diversité génétique

Les pratiques sociales décrites façonnent les flux géniques et elles ont des conséquences en termes de structure de la diversité qui peuvent être analysées sous l'angle de la biologie de la conservation. Les échanges contribuent d'abord à une diffusion très rapide de nouveaux morphotypes. Cela a pour corollaire la limitation des possibilités d'une adaptation très locale des variétés, conduisant à une organisation particulière de la diversité avec une diversité intra-site élevée

et inter-site plus faible, au moins à une échelle spatiale comparable à celle des plantes spontanées. En effet, une « population » d'une plante cultivée comme le manioc concerne une aire géographique plus vaste qu'une « population » d'une plante spontanée. La place croissante que les agriculteurs accordent à des variétés aux caractéristiques « moyennes » en termes de précocité, de couleur et de teneur en fécule fait que celles-ci peuvent être assimilées à des invasives à l'instar de celles qui affectent la biodiversité sauvage. En effet, la taille de la population est très élevée ce qui a des conséquences en termes de fonctionnement des populations : des événements même très peu probables peuvent apparaître et se répandre, leur diffusion étant aussi facilitée par l'absence de recombinaison, associée à la propagation végétative.

Enfin, si la fragmentation constitue la principale menace pour le fonctionnement des populations spontanées, la coalescence des milieux (soit la tendance à l'homogénéisation des contextes culturels, en particulier par le biais des habitudes alimentaires) est peut-être le problème majeur pour la conservation de l'agro-biodiversité. Cette homogénéisation est analogue à la « pollution génétique » de populations différenciées endémiques par des gènes introduits.

La diversité génétique intra et inter-variétale du manioc dans les agro-écosystèmes traditionnels est soumise à des facteurs antagonistes, les uns tendant à l'augmenter, les autres à la diminuer. Il en résulte un système de gestion dynamique des ressources génétiques. De nouvelles associations de gènes, et par là de nouvelles associations de caractères agro-morphologiques sont créées par reproduction sexuée. Les génotypes produisant des phénotypes intéressants pour une raison ou une autre sont fixés par propagation clonale. Il y a là une gestion volontariste d'un phénomène aléatoire. De nouveaux génotypes peuvent également être adoptés grâce aux échanges, et, par le biais de la reproduction sexuée, se recombiner avec les génotypes locaux.

Ce phénomène de recombinaison avec des variétés locales, suivi d'une sélection par les agriculteurs, pourrait théoriquement toucher des variétés commerciales (ceci a été montré chez le maïs par Bellon et Brush [2] et Louette *et al.* [21]) contribuant ainsi à la dissémination de transgènes dans les populations de manioc. Le potentiel pour une diffusion rapide est suggéré par les vastes réseaux d'échange du matériel de propagation asexué qui caractérisent le manioc.

Il convient d'insister sur l'importance du rôle de la banque de graines dans la dynamique de la diversité. Elle permet de conserver la diversité dans le temps, puisque les graines qui germent à un moment donné dans une parcelle ont été produites lors de la précédente mise en culture du même espace, souvent plus de 10 ans auparavant. Cette distance temporelle est parfaitement perçue par les agriculteurs qui dénomment parfois les maniocs issus de graines selon le nom des précédents occupants de la zone. Des allèles disparus ou rares peuvent être réintroduits de cette façon. Ces différentes pratiques (incorporation des plantes issues de graines, réseau d'échange), liées au goût pour la diversité et l'expérimentation dont font preuve les cultivateurs, contribuent ainsi à

augmenter la diversité intra et intervariétale. Cependant, plusieurs facteurs jouent contre cet accroissement. L'importante pression du milieu (sécheresses, inondations, herbivores) peut conduire à la perte de génotypes, voire de variétés. De plus, les populations de chaque variété passent toutes par un goulet d'étranglement lors du cycle de culture suivant. Seulement 15 % des individus fournissent des boutures d'où une diminution de la diversité intravariétale.

Néanmoins, l'importante diversité détectée aux niveaux inter et intravariétal suggère que la perte de diversité évoquée ci-dessus est largement compensée par l'introduction de nouveaux génotypes issus de graines ou obtenus par échanges. Dans les systèmes traditionnels, la diversité phénotypique disponible à l'échelle régionale semble excéder, à l'échelle de l'agriculteur, ses possibilités, ou son envie, de gestion différenciée de variétés au sein d'un ensemble de génotypes. Cette diversité régionale est cependant continuellement testée par le biais des échanges ou amplifiée par les maniocs issus de graines.

4.2. Impacts des changements dans les pratiques agricoles et représentations associées

La reproduction sexuée dans les populations du manioc est un processus dont la plupart des étapes ne sont pas soumis au contrôle direct de l'homme. Pourtant, sa fréquence et son importance dans la dynamique de la diversité génétique dépendent complètement des pratiques et représentations associées au manioc. L'élément central du renouvellement de la diversité est la décision, plus ou moins consciente, de laisser se développer les plantules spontanées dans les champs ou de les arracher. Elles sont perçues, le plus souvent à l'échelle collective et non individuelle, comme source de diversité et valorisées, ou ignorées. Si la perception de la diversité et si le savoir qui y est associé (processus de reconnaissance et dénominations) se perdent, ou si la diversité n'est plus désirable (par exemple, dans les systèmes misant sur la production maximale à partir de quelques variétés aux caractères bien définis), l'attitude des agriculteurs risque de changer. C'est le cas des agriculteurs d'Altamira et du haut Juruá qui considèrent que la nouveauté interfère avec leur construction de la diversité variétale.

Si les plantules spontanées cessent d'être incorporées dans le matériel de propagation, la sexualité ne contribuera plus au succès reproducteur de la plante et ne sera plus maintenue par la sélection. Des mutations menant à la réduction ou la perte de la sexualité peuvent s'accumuler par dérive, ou même être positivement sélectionnées, si une diminution de l'investissement dans la sexualité augmente le rendement. Des variétés stériles de manioc existent, mais nous ne connaissons pas de données qui permettent de tester l'hypothèse que la fréquence de variétés stériles ou peu fertiles est plus élevée dans des systèmes où la reproduction du manioc est strictement limitée à une propagation clonale.

Une autre condition nécessaire à l'incorporation de plantules est que les plantes produisent des graines matures avant arrachage. Dans les systèmes

traditionnels, l'association des variétés à phénologies différentes assure une production décalée dans le temps et de nombreuses variétés produisent des graines. Cependant, dans certains contextes socio-économiques (zones périurbaines avec forte pression sur les terres) ou écologiques (agriculture de décrue), les variétés hâtives sont privilégiées, ce qui pourrait mener à une diminution du potentiel de production de graines. De plus, dans une logique de production pour le marché, le stockage de denrées « sur pied », par le biais de variétés à longue conservation, perd la grande importance qu'il a dans l'agriculture de subsistance. Ces deux changements risquent de diminuer la production de graines.

De plus, tout ce qui influence l'efficacité des disséminateurs (et des pollinisateurs) peut affecter la densité de graines viables. En particulier, l'utilisation, dans un contexte d'intensification de la production, de divers intrants (herbicides, insecticides ou engrais) mettra en jeu la pérennité des interactions nécessaires à la reproduction sexuée du manioc.

L'influence de la durée du cycle de culture et de la jachère sur la survie des graines dormantes dans le sol n'est pas connue. Il semble que dans les contextes périurbains, c'est-à-dire en conditions de cycle court, la production de graines soit moins fréquente. Les critères de choix d'emplacement des champs et les techniques de préparation des champs peuvent également influencer la production des graines, leur survie, leur levée de dormance, et la survie des plantules. Finalement, même si toutes les étapes de la production et incorporation de plantules sont assurées, la reproduction sexuée ne peut jouer un rôle important dans la création et le maintien de la diversité que s'il existe de la variation génétique dans la population. Dans une plantation mono- ou pauci-variétale, le régime de reproduction sera fortement autogame et le rôle de la recombinaison créatrice de diversité limité.

4.3. Lignes prioritaires de recherche

4.3.1. Quelles évolutions des systèmes de production ?

L'approche comparative a permis de dégager les tendances actuelles de l'évolution de la diversité variétale. On constate une intégration croissante des populations dans une économie de marché, particulièrement dans le contexte périurbain, avec une spécialisation des productions menant à une réduction de la diversité variétale en termes de nombre de cultivars gérés (l'impact de cette réduction en termes d'amplitude génétique est à élucider). Dans les systèmes agricoles plus « modernes », l'intérêt pour la diversité se réduit. De plus, les évolutions actuelles liées à une scolarisation des enfants selon des normes qui ne valorisent pas toujours les savoirs et pratiques culturelles locales, l'uniformisation des habitudes alimentaires, l'uniformisation aussi des pratiques culturelles (diffusion du buttage des boutures, abandon du second cycle de plantation, réduction des temps de jachère) mènent à une érosion de la dimension patrimoniale traditionnellement associée à la diversité variétale.

Cette observation mène à s'interroger sur l'objet de politiques de conservation et sur les acteurs concernés par celles-ci. Réduire le problème à une érosion de la diversité génétique est faire fi de la dimension patrimoniale de la diversité. Même si une large gamme de variétés ne répond pas aux impératifs économiques du moment, ceux-ci pouvant être couverts par quelques variétés, elle doit être préservée pour l'avenir et sa dimension culturelle doit être maintenue en tant qu'élément constitutif du patrimoine collectif d'un groupe. Au même titre que des actions de conservation des pharmacopées traditionnelles ont localement été entreprises, des actions visant à une prise de conscience de la valeur de cette agro-biodiversité pourraient être envisagées et prendre le relais des organismes nationaux de conservation des ressources génétiques.

La rapidité des réponses apportées par les agriculteurs aux modifications de l'environnement socio-économique laisse cependant penser que ces actions doivent être complémentaires de celles de structures dont la pérennité est assurée. En particulier quelques variétés aux caractéristiques particulières, liées par exemple à des produits alimentaires donnés, risquent de disparaître rapidement dans le contexte actuel. Il est nécessaire que ce matériel puisse être conservé (dans des conditions juridiques qui protègent les droits des obtenteurs traditionnels de ce matériel). Les deux actions *ex situ* et *in situ* sont complémentaires.

4.3.2. Un transfert de connaissances et de pratiques de gestion ?

Nos résultats en Amazonie suggèrent quelques pistes pour améliorer la gestion du manioc en Afrique et en Asie, où cette plante a acquis une grande importance dans l'agriculture de subsistance et dans la production agro-industrielle. Les savoirs et savoir-faire des agriculteurs amérindiens permettant de maintenir une diversité génétique élevée de cette plante n'ont pas été transmis intacts avec la plante, et il est possible qu'une réduction de la diversité génétique au niveau local soit un facteur de vulnérabilité de cette culture, surtout en Afrique. L'introduction de modalités de gestion calquées sur celles pratiquées en Amazonie, pourrait-elle améliorer la culture du manioc en Afrique ?

Avec peu d'ennemis naturels dans le continent d'introduction, le manioc a été initialement très vigoureux en Afrique. Néanmoins, cette situation n'a pas duré car des insectes [18, 22] et des pathogènes [16, 22] spécialistes de cette plante ont été accidentellement introduits dans les années 1970. À leur tour sans ennemis naturels, ces ravageurs ont eu un impact énorme en Afrique. D'autres maladies ont apparemment évolué sur place [22]. Malgré un nombre d'espèces s'attaquant au manioc plus élevé en Amérique qu'en Afrique (pour les arthropodes, voir [18]), on suppose que les infestations par les insectes et les maladies sont l'une des causes des plus faibles rendements observés en Afrique [16].

Peut-on mettre en relation la rapide expansion et l'attaque massive de ces insectes et maladies sur le manioc avec la faible amplitude de la base génétique du manioc sur le continent africain ? Une diminution de diversité due aux effets

de fondation est souvent observée chez les plantes introduites (spontanées et cultivées) et semble avoir caractérisé l'introduction du manioc en Afrique [20]. Cependant cet effet de fondation n'est pas le seul responsable de la relativement faible base génétique du manioc sur le continent africain (à propos des discussions sur cette base génétique voir [28]) ; les pratiques des agriculteurs ont aussi un rôle.

En effet, dans certaines régions [7], on observe une fréquente incorporation de plantes issues de graines dans le matériel utilisé pour préparer les boutures, comme en Amazonie. Cette pratique, relatée par différents auteurs [15, 19], semble cependant assez anecdotique et la reproduction de la plante se fait essentiellement par multiplication clonale. Comme ce mode de reproduction ne génère pas de nouveaux génotypes, la dérive génétique peut conduire à une perte de diversité.

Cette réduction de la fréquence de la reproduction par graines a une autre conséquence dans le domaine de la propagation des maladies. Chez le manioc en Afrique, de sévères dégâts sont provoqués par plusieurs maladies systémiques, bactériennes et virales dont la maladie virale de la mosaïque africaine du manioc. La multiplication par boutures est à l'origine de la transmission de ces maladies aux générations suivantes [16, 22]. En revanche, la transmission des pathogènes systémiques par les graines est beaucoup moins fréquente [22, 25], bien que certains pathogènes puissent être aussi transmis par cette voie [22]. Ainsi, l'introduction de pratiques agricoles menant à l'incorporation de plantes issues de graines pourrait augmenter la diversité génétique des populations du manioc et améliorer l'état sanitaire du matériel de propagation. Selon Jennings [19], les agriculteurs de certaines régions d'Afrique où la maladie de mosaïque du manioc sévit, préfèrent des plantes issues de graines comme source de boutures car elles sont (temporairement) libres de virus. L'avantage phytosanitaire du passage par graines a également été reconnu par Nassar *et al.* [25]. Malgré ces constatations, l'utilisation de plantes issues de graines pour produire des boutures n'a jamais été essayé de façon régulière et à grande échelle. Deux raisons peuvent l'expliquer :

- (1) Partant du fait que les clones sélectionnés du manioc sont fortement hétérozygotes, leurs descendances hybrides représenteraient une diversité de génotypes qui, on le suppose, seraient pour la plupart inférieurs à ceux des clones parentaux. Cet inconvénient de la reproduction sexuée a été soulevé par Nassar *et al.* [25], qui ont noté que la production de graines par apomixie permettrait de conserver l'avantage phytosanitaire sans l'inconvénient de la destruction des génotypes supérieurs. L'exemple des Makushi, ou des populations du Rio Negro, ne laisse cependant pas supposer une quelconque diminution de vigueur ou de productivité chez les descendants des plants issus de graines. Aucune étude publiée n'a établi de comparaison rigoureuse des caractères agro-morphologiques des plantes issues de graines et des clones sélectionnés.

- (2) L'écologie de la production de plantules spontanées n'a pas été étudiée, et leur potentiel de production en grand nombre n'est pas évalué. Les spéculations publiées sur le rôle de plantes issues de graines comme source de nouvelles variétés du manioc en Afrique font référence à quelques plantules dans les champs abandonnés à la fin du cycle de culture (par exemple [15]). Pourtant, les plantules spontanées apparaissent surtout au début du cycle de culture, juste après le brûlis, et en densités souvent élevées. Leur présence est loin d'être anecdotique, et si elles sont encouragées à ce moment du cycle, elles pourraient contribuer de façon importante non seulement à la diversité génétique, mais aussi à la production de racines et de boutures saines.

Des études préliminaires sur le terrain montrent que le substrat biologique nécessaire pour une incorporation massive de plantules spontanées existe en Afrique. Deux transects effectués au Cameroun dans des parcelles récemment brûlées qui étaient plantées en manioc lors du précédent cycle de culture, montraient des densités élevées de plantules spontanées du manioc : 46 plantules/150 m² dans un cas (province du Littoral, champs après 7 ans de jachère), 103 plantules/150 m² dans l'autre (province de l'Est, champs après 2 ans de jachère).

Cette piste de recherche ne s'applique pas uniquement aux zones d'introduction du manioc, elle pourrait être étendue aux régions néotropicales où la diversité génétique demande à être revitalisée à la suite d'un long processus de réduction de diversité, par exemple dans les anciennes zones productrices de manioc du sud ou du nord-est du Brésil. Privilégiant un processus dynamique de production de la diversité et non simplement d'introduction de nouvelles variétés, elle serait un instrument efficace de lutte contre l'érosion génétique.

Un tel essai d'application nécessiterait des recherches préalables. Quel est le niveau de diversité génétique du manioc en Afrique par rapport à l'Amazonie ? Quelle est la valeur accordée par les agriculteurs à la diversité d'une part, et à l'homogénéité des variétés maintenues bien distinctes pour des raisons économiques ou culturelles d'autre part ? Quelle est la productivité des génotypes recombinés des plantes issues de graines par rapport à celle des variétés connues ? La reproduction sexuée, par ségrégation génétique, peut dissoudre les génotypes perpétués par la propagation clonale. L'intérêt agronomique de l'incorporation des plantules spontanées dépend en partie du bilan entre les avantages et inconvénients respectifs du maintien des génotypes supérieurs, d'un côté, et du maintien de la diversité de génotypes, de l'autre.

REMERCIEMENTS

La recherche sur l'approche comparative de la gestion de la diversité variétale des maniocs en Amazonie brésilienne a été menée en 1998-99 dans le cadre des

accords de coopération entre l'Instituto socioambiental (Isa), le Centre national de recherches scientifiques et technologiques brésilien (CNPq) et l'Institut de recherche pour le développement (IRD). Outre la subvention du Bureau des ressources génétiques (BRG), elle a bénéficié de financements du CNPq, de l'IRD, du Cnrs et de l'appui logistique de l'Isa. Ont participé à cette recherche : Laure Emperaire, Florence Pinton et Sylvain Desmoulière.

La recherche sur la dynamique de la diversité variétale, réalisée en 1998-99, et à laquelle ont participé Doyle McKey, Marianne Elias, Thierry Robert et Laura Rival, a été financée par le BRG, par la commission Européenne (DGVIII, programme Avenir des peuples des forêts tropicales), et par le programme Environnement Vie et Société du Cnrs. Une partie de la recherche a été menée en collaboration avec le Centre international d'agriculture tropicale (CIAT). La recherche au Guyana a été autorisée par la Environmental Protection Agency et le ministère des Affaires Amérindiennes, dans le cadre d'un accord avec le National Agronomical Research Institute. Sur le terrain, la collaboration de nos partenaires Makushi (villages de Rewa, Annai, Toka) a été précieuse.

Nous remercions Edmond Dounias pour sa lecture du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- [1] Balée W., Qui a planté les décors de l'Amazonie ? *La Recherche* 333 (2000) 18-23.
- [2] Bellon M.R., Brush S.B., Keepers of maize in Chiapas, Mexico, *Econom. Bot.*, 48 (1994) 196-209.
- [3] Brush S.B., Ethnoecology, biodiversity and modernization in Andean potato agriculture, *J. Ethnobiol.* 12 (1992) 161-185.
- [4] Brush S.B., *In situ* conservation of landraces in centers of crop diversity, *Crop Sci.* 35 (1995) 346-354.
- [5] Bureau des Ressources Génétiques, Complexes d'espèces, flux de gènes, et ressources génétiques des plantes, Publications du Bureau des ressources génétiques, Paris, 1992.
- [6] Chakraborty R., Jin L., A unified approach to study hypervariable polymorphisms: statistical considerations of determining relatedness and population distances, in: Pena S.D.J., Chakraborty R., Epplen J.T., Jeffreys A.J., (eds.), *DNA Fingerprinting: State of the Science*, Springer-Verlag, Basel, 1993, pp. 153-175.
- [7] Chiwona-Karlton L., Mkumbira J., Saka J., Bovin M., Mahungu N.M., Rosling H., The importance of being bitter - a qualitative study on cassava cultivar preference in Malawi, *Ecol. Food Nutr.* 10 (1998) 1-27.
- [8] Colombo C., Étude de la diversité génétique de maniocs américains (*Manihot esculenta* Crantz) par les marqueurs moléculaires (RAPD et AFLP), Thèse de Doctorat, Ensam, Montpellier, 1997.
- [9] Dagnélie P., *Analyses statistiques à plusieurs variables*, Les presses Agronomiques de Gembloux, Belgique, 1975.

- [10] Elias M., McKey D., The unmanaged reproductive ecology of domesticated plants in traditional agroecosystems: an example involving cassava and a call for data, *Acta oecol.* 21 (2000), 223–230.
- [11] Elias M., McKey D., Panaud O., Anstett, M.C., Robert, T., Traditional management of cassava morphological and genetic diversity by the Makushi Amerindians (Guyana, South America) : perspectives for on-farm conservation of crop genetic resources, *Euphytica* (2000), sous presse.
- [12] Elias M., Panaud O., Robert T., Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system using AFLP markers, *Heredity* 85 (2000), 219–230.
- [13] Emperaire L., Elementos de discussão sobre la conservação da agrobiodiversidade: o exemplo da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) na Amazônia brasileira, in: Instituto Socioambiental (org.) Atas do seminário Avaliação e identificação das ações prioritárias para a conservação, o uso sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade da Amazônia brasileira, Macapá, Amapá, Brasil, 20–25 de setembro 1999.
- [14] Emperaire L., Pinton F., Second G., Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc (*Manihot esculenta*) en Amazonie du Nord-Ouest, *Nat. Sci. Soc.* 6 (1998) 27–42.
- [15] Fresco L., Cassava in Shifting Cultivation: A Systems Approach to Agricultural Technology Development in Africa, Royal Tropical Institute, Amsterdam, Netherlands, 1986.
- [16] Hahn S.K., Keyser J., Cassava: a basic food of Africa, *Outlook on Agriculture*, 14 (1985) 95–99.
- [17] Hamilton M.B., *Ex situ* conservation of wild plant species: time to reassess the genetic assumptions and implications of seed banks, *Conservation Biol.* 8 (1994) 39–49.
- [18] Herren H.R., Neuenschwander P., Biological control of cassava pests in Africa, *Annu. Rev. Entomol.* 36 (1991) 257–283.
- [19] Jennings D.L., Cassava in Africa, *Field Crop Abstr.* 23 (1970) 271–278.
- [20] Lefèvre, F., Charrier A., Isozyme diversity within African *Manihot* germplasm, *Euphytica* 66 (1993) 73–80.
- [21] Louette D., Charrier A., Berthaud J., *In situ* conservation of maize in Mexico: genetic diversity and maize seed management in a traditional community, *Econom. Bot.* 51 (1997) 20–38.
- [22] Lozano J.C., Nolt B.L., Pests and pathogens of cassava, in: Kahn R.P. (ed.), *Plant Protection and Quarantine, Vol. II. Selected Pests and Pathogens of Quarantine Significance*, CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 1989, pp. 169–182.
- [23] McKey D.B., Beckerman S., Chemical ecology, plant evolution and traditional cassava cultivation systems, in: Hladik C.M., Hladik A., Pagezy H., Linares O.F., Koppert G.J.A., Froment A. (eds.) *Tropical Forests, People and Food*, UNESCO, Paris, 1993, pp. 83–112.
- [24] Miller K., Allegretti M.H., Johnson N., Johnson B., Measures for conservation of biodiversity and sustainable use of its components, in: Heywood V.H. (ed.), *Global Biodiversity Assessment, United Nations Environment Programme*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

- [25] Nassar N.M.A, Vieira M.A., Vieira C., Grattapaglia D., A molecular and embryonic study of apomixis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz), *Euphytica* 102 (1998) 9–13.
- [26] Nei M., Li W., Mathematical model for studying genetic variations in terms of restriction endonucleases, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 76 (1979) 5269–5273.
- [27] Nordenskiöld E., *The Ethnography of South America Seen from Mojos in Bolivia*, Comparative Ethnological Studies 3, Gothenburg, 1924.
- [28] Pickersgill, B., Crop introductions and the development of secondary areas of diversity, in: Prendergast H.D.V., Etkin N.L., Harris D.R., Houghton P.J. (eds.), *Plants for Food and Medicine*, Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 1998, pp. 93–105.
- [29] Pinton F., Emperaire L., *Le manioc en Amazonie brésilienne: diversité variétale et marché*, ce volume.
- [30] Renvoize S.A., The area of origin of *Manihot esculenta* as a crop plant – a review of the evidence, *Econom. Bot.* 26 (1972) 352–360.
- [31] Second G., Costa Allem A., Emperaire L., Ingram C., Colombo C., Mendes R.A., Carvalho L.J.C.B., AFLP based *Manihot* and cassava numerical taxonomy and genetic structure analysis in progress. Implications for dynamic conservation and genetic mapping. *Afr. J. Root Tuber Crops* 2 (1997) 10–17.