

**Structure et dynamique de la diversité
génétique dans un complexe sauvage-cultivé
tropical : le cas du palmier sud-américain
*Bactris gasipaes***

Jean-Christophe PINTAUD^{(1)*}, Thomas COUVREUR^(1,2),
Carolina LARA⁽⁴⁾, Norbert BILLOTTE⁽³⁾, Bertha LUDEÑA⁽⁴⁾,
Jean-Louis PHAM⁽¹⁾

- ⁽¹⁾ IRD (Institut de Recherche pour le Développement), UMR DGPC/DYNADIV,
911 Avenue Agropolis BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, France
⁽²⁾ Wageningen University, Biosystematics Group, Generaal Foulkesweg 37, 6703
BL Wageningen, Pays Bas (adresse actuelle).
⁽³⁾ CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour
le Développement), UMR 1096 Polymorphismes d'Intérêt Agronomique, TA 40/03
Avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France
⁽⁴⁾ Laboratorio de Genética Molecular de Eucariotes, Escuela de Ciencias Biológicas,
PUCE, Av. 12 de Octubre No. 1076 y Roca, Ap. 17-01-2184, Quito, Equateur

Abstract: Structure and dynamics of genetic diversity in a wild and cultivated species complex: the case of the South-American Palm *Bactris gasipaes*. *Bactris gasipaes* is the only domesticated Neotropical palm. The wild populations of this species are distributed in the western and southern parts of tropical America. *Bactris gasipaes* has been domesticated by Amerindian in Precolumbian times, for the qualities of its edible fruit, which, once boiled, is a good source of starch, lipids and carotenoids. Since a few decades, the species is also intensively cultivated for the production and exportation of canned palm-heart.

We studied the genetic diversity of the wild and cultivated compartments of the species in various conditions of allopatry and sympatry with 8 nuclear dinucleotide microsatellite loci. The sampling used includes 83 individuals from wild populations of south-western and north-western Ecuador, and from traditional and intensive cultures of north-western Ecuador, Amazonia and Central America. We also genotyped 213 samples from the same regions, more cultivated plants of French Guyana and wild plants of the eastern Andes, with two chloroplastic microsatellites. Finally, we conducted a morphometric study of fruits from wild and cultivated populations of Ecuador and Peru.

The results of the genetic study show a low differentiation between wild and cultivated populations and extensive reciprocal introgression between wild and cultivated compartments in sympatry in north-western Ecuador. One of the chloroplas-

* Correspondance et tirés à part : jcpintaud@puce.edu.ec

tic loci is monomorphic in the whole group of samples from the Amazon basin, while a putatively ancestral wild population in the eastern Andes is polymorphic. This suggests the existence of a bottle-neck during the domestication history. However, cultivated plants from French Guyana are highly polymorphic for this locus, and this still needs an explanation. The morphometric study shows an increase in fruit volume from wild to cultivated plants of two orders of magnitude. Many fruits of intermediate size and mixed characteristics were encountered in the zone of sympatry between wild and cultivated plants in north-western Ecuador, thus confirming the importance of hybridization in this area.

***Bactris gasipaes*/ crop wild relative (CWR)/ hybridization / microsatellite**

Résumé : *Bactris gasipaes* est le seul palmier néotropical domestiqué. Largement distribué dans l'ouest et le sud de l'Amérique tropicale, il a été domestiqué par les populations amérindiennes pour les qualités de son fruit comestible (cuit), source d'amidon, de lipides et de carotène. Depuis quelques décennies, l'espèce est intensivement cultivée pour la production et l'exportation de cœurs de palmiers en conserve. La diversité génétique des compartiments sauvage et cultivé de cette espèce, dans diverses conditions de sympatrie et d'allopatric, a été étudiée à l'aide de 10 locus microsatellites (8 nucléaires et 2 chloroplastiques). Une analyse morphométrique des fruits a également été effectuée. Les résultats montrent i) une faible différenciation génétique entre compartiments sauvage et cultivé opposée à des différences quantitatives et qualitatives très marquées au niveau des fruits ; ii) une diminution de la diversité génétique dans les populations cultivées en Amazonie par rapport au type sauvage ; iii) une augmentation de la diversité génétique dans les plantations sympatriques avec le compartiment sauvage dans l'ouest de l'Équateur. Le syndrome de domestication, focalisé sur les caractères du fruit, a peu de répercussions sur le polymorphisme des marqueurs neutres. Néanmoins, les variations observées entre populations sauvages et cultivées suggèrent l'existence d'un goulot d'étranglement au cours de la domestication en Amazonie occidentale, et d'introgessions entre les deux compartiments en conditions de sympatrie.

***Bactris gasipaes*/ complexe sauvage-cultivé/ hybridation/ microsatellite**

1. INTRODUCTION

Le continent américain compte près de 1 000 espèces de palmiers, abondants dans la plupart des écosystèmes tropicaux, et nombre d'entre elles sont utiles. En Équateur, où la majeure partie de cette étude a été réalisée, plus de 130 espèces de palmiers ont été répertoriées, dont 69 sont exploitées et 19 fournissent des produits commercialisés [3]. Néanmoins, ces usages relèvent essentiellement de la cueillette, ou du jardinage de populations naturelles. Une seule espèce, *Bactris gasipaes*, a fait l'objet d'une véritable domestication. Les fruits de ce palmier sont consommés cuits, et représentaient, avec le manioc, la principale source de carbohydrates pour les populations

amérindiennes des régions tropicales humides de basse altitude avant l'arrivée des européens. Par la suite, l'introduction du riz et du bananier plantain ont fait passer cette culture au second plan. Les fruits de *Bactris gasipaes* sont néanmoins d'une excellente qualité nutritionnelle, en particulier comme source de carotène et d'acides gras [12]. Depuis quelques décennies, *Bactris gasipaes* fait également l'objet de cultures intensives pour la production de cœurs de palmiers en conserves, principalement exportés vers l'Europe. Dans ce type de culture, les palmiers sont plantés en haute densité, et maintenus à un stade sub-herbacé par la coupe des tiges multiples, tous les 12 à 18 mois. À l'inverse, les palmiers utilisés pour la production de fruits font l'objet de petites plantations aux alentours des habitations, ou sont associés à d'autres cultures comme le manioc ou le bananier plantain. Le syndrome de domestication chez cette espèce (comparé aux plantes sauvages) comprend les caractères suivants : diminution du tallage et de la spinescence, augmentation de la vitesse de croissance (de 1 à 2 m par an), diminution de la longévité, augmentation considérable du volume du fruit (atteignant un rapport de 1 à 100), et augmentation de l'épaisseur du mésocarpe. Les fruits présentent une grande diversité de formes, tailles, couleurs constituant une importante agrobiodiversité [5]. Enfin, au niveau biologique et écologique, la plante cultivée montre un accroissement de l'autogamie et une perte de la capacité des graines à la dissémination. De plus, la plante cultivée est très héliophile et très peu concurrentielle donc rapidement éliminée en l'absence de sarclage, tandis que les ancêtres sauvages poussent en forêt dense et supportent l'ombrage au stade juvénile.

L'histoire de la domestication de cette espèce est restée longtemps méconnue et a fait l'objet de nombreuses controverses. Initialement, les plantes cultivées et les plantes sauvages apparentées ont été décrites sous des noms d'espèces différents, sans que leurs affinités soient reconnues. Actuellement [11], on reconnaît une variété botanique regroupant l'ensemble des formes cultivées (*Bactris gasipaes* var. *gasipaes*) et une variété botanique correspondant aux ancêtres sauvages supposés (*Bactris gasipaes* var. *chichagui*). Les populations sauvages en question sont distribuées le long des Andes, depuis le Venezuela jusqu'à la Bolivie (jusqu'à 1800 m d'altitude), dans la périphérie sud du bassin Amazonien jusqu'au centre-est du Brésil, sur la côte Pacifique du nord de l'Amérique du sud (Equateur et Colombie), et se prolongent en Amérique centrale jusqu'au Costa Rica. Sur le piedmont oriental andin, ces populations présentent une nette disjonction entre une aire de répartition sud allant de la Bolivie au Pérou central et Brésil sud-occidental (Acre, Rondonia), et une aire nord en Colombie et Venezuela. Les populations de ces deux régions sont morphologiquement différenciées [9]. La plante cultivée est plus semblable aux populations sauvages du sud que du nord, ce qui suggère une origine de la domestication dans le sud-ouest de l'Amazonie [6], [9]. Ceci est très cohérent avec l'origine supposée de la domestication du

manioc, la principale culture associée, dans la même région [13], [14]. Dans l'aire d'origine de *Bactris gasipaes*, les populations sauvages et les cultures sont le plus souvent sympatriques, et susceptibles de s'hybrider, bien que l'importance de ce processus demeure méconnue [18]. Il est à noter que l'amplitude écologique de la variété sauvage est supérieure à celle de la variété domestiquée, de sorte que les populations sauvages se rencontrent seules au-dessus de 1 000-1 200 m (limite altitudinale de la culture), ainsi que dans les régions à longue saison sèche (sud-ouest de l'Équateur, certains secteurs de Bolivie et centre-est du Brésil). La culture a en revanche été étendue largement au-delà de la zone d'occurrence spontanée de l'espèce, de sorte que la plante domestiquée se rencontre seule en Amazonie centrale et orientale.

La présente étude a pour objectifs :

- Tester, à l'aide de marqueurs moléculaires le bien-fondé de l'inclusion des formes cultivées et de leurs ancêtres sauvages supposés dans la même espèce botanique, sous forme de deux variétés (*B. gasipaes* var. *gasipaes* et *B. gasipaes* var. *chichagui*).
- Déterminer, à l'aide de marqueurs génotypiques et phénotypiques si les plantes cultivées et sauvages sont génétiquement isolées ou en interaction (flux de gènes), dans les conditions actuelles de gestion des agrosystèmes en Amérique du sud.
- Identifier des patrons génétiques chez les plantes sauvages et cultivées informatifs pour l'histoire de la domestication de l'espèce.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Choix du matériel d'étude

Afin de mesurer la divergence génétique, à l'aide de marqueurs microsatellites, entre plantes sauvages et plantes cultivées en l'absence d'interactions mutuelles, nous avons recherché des populations sauvages situées en dehors de la zone de culture, et des cultures situées en dehors de l'aire de répartition des plantes sauvages. Nous avons retenu deux populations sauvages (*Bactris gasipaes* var. *chichagui*), l'une (appelée BgcS), poussant en forêt mésophile (6 mois de saison sèche) dans le sud-ouest de l'Équateur (vers 500-800 m d'altitude), sous un climat trop sec pour permettre la culture de la forme domestiquée, et l'autre (appelée BgcA) poussant en haute Amazonie, en forêt primaire humide dans un site peu accessible du parc national Yanachaga-Chemillen (Vallée de Pozuzo, vers 800-1 300 m), dans la région centrale du Pérou. Afin de disposer d'un échantillonnage de plantes cultivées bien documentées, nous avons choisi différentes races de pays (*landraces*) maintenues en collections *ex situ* par l'INIA (Yurimaguas, Pérou) et le CIRAD

(Kourou, Guyane). Les races échantillonnées proviennent du Pérou, du Brésil (groupe amazonien, BggA), de Guyane (BggGuy) et du Nicaragua (BggNic). De part leurs caractéristiques (taille, couleur, forme et ornementation des fruits), ces races sont supposées ne pas avoir de lien récent avec des plantes sauvages. Enfin, nous avons échantillonné des plantes sauvages (BgcN) et cultivées (BggN) en sympatrie dans le nord-ouest de l'Équateur, afin de déterminer l'existence ou non de flux de gènes entre les deux compartiments. Dans cette région, les plantes sauvages sont conservées aux abords des cultures, dans les pâturages et en forêt secondaire. Il est à noter que les plantes cultivées dans l'ouest de l'Équateur proviennent à l'origine de graines ou de plants importés d'Amazonie.

Par ailleurs, afin de caractériser phénotypiquement les plantes cultivées, sauvages et leurs hybrides, une analyse morphométrique a été réalisée sur 10 fruits par régime de 42 arbres.

Le matériel utilisé pour les différentes analyses et la taille des échantillons correspondants sont récapitulés dans le tableau I.

Tableau I : Récapitulatif des échantillons utilisés pour les trois analyses.

Échantillons	nSSR	CpSSR	Morphométrie
BgcS (sauvages S. Équateur)	24	29	5
BgcN (sauvages N. Équateur)	32	89	8
BgcA (sauvages E. Pérou)	-	16	-
BggN (cultivés N. Équateur)	13	25	13
BggA (cultivés, Brésil, Pérou)	10	30	16
BggGuy (cultivés, Guyane)	2	13	-
BggNic (cultivés, Nicaragua)	2	11	-
Effectif total	83	213	42

nSSR = génotypage de microsatellites nucléaires ; CpSSR = génotypage de microsatellites chloroplastiques. Morphométrie : mesures moyennées sur 10 fruits de chaque individu.

2.2. Méthodes d'analyse

2.2.1. Génotypage de microsatellites nucléaires

Les microsatellites nucléaires sont des marqueurs très variables, à évolution rapide et héritabilité mendélienne, appropriés pour différencier des populations peu divergentes et mettre en évidence des flux de gènes. Nous avons utilisé pour cette analyse un échantillonnage de 83 individus (tabl. I) représentant 4 groupes géographiques (fig. 1). Huit locus microsatellites nucléaires dinucléotidiques (GA)_n, dont 7 issus de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* [2] et un provenant de *Bactris gasipaes* var. *chichagui* [8] ont été utilisés. Le protocole d'amplification, de génotypage automatique et les méthodes d'analyse des

données ont été décrits en détail antérieurement [8]. Les mesures de diversité génétique employées incluent le nombre total d'allèles, l'hétérozygotie observée et l'hétérozygotie attendue non biaisée, la richesse allélique, le nombre d'allèles privés, et le test de déséquilibres de liaison entre paires de locus. Afin de déterminer le degré de différenciation génétique entre groupes, nous avons effectué une analyse hiérarchique de variance moléculaire (ANOVA).

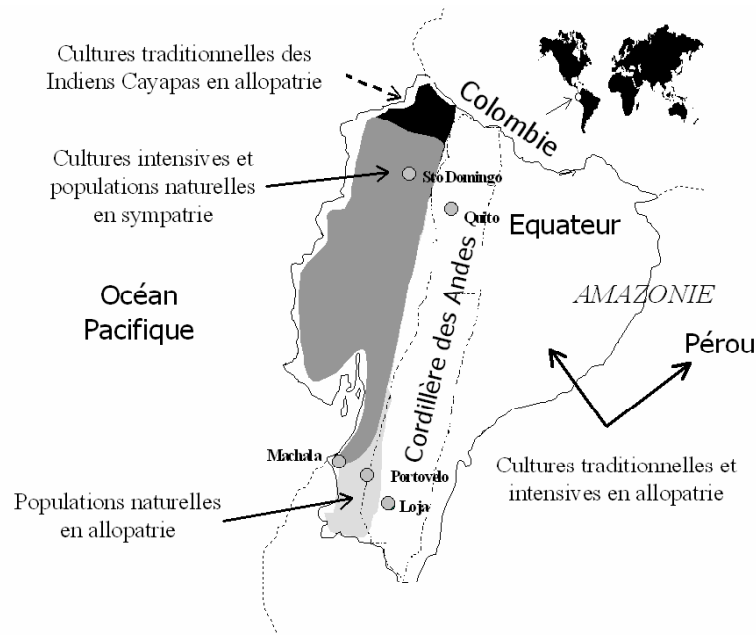


Figure 1 : Localisation des populations sauvages et des cultures de *Baccharis gasipaes* en Equateur et dans la région amazonienne adjacente.

L'indice de fixation obtenu (Φ_{ST}), incorpore la variance sur les tailles et fréquences alléliques dans chaque groupe. Cette mesure a été préférée au F_{ST} , car les groupes cultivés BggN et BggA ne représentent pas des populations au sens génétique du terme. Afin de représenter graphiquement la structuration de la diversité génétique entre groupes, nous avons conduit une Analyse en Coordonnées Principales (ACoP) basée sur la distance génétique D_{AS} [4], adéquate pour la comparaison de populations peu divergentes. Afin d'étudier plus en détail les relations génétiques entre plantes sauvages et cultivées en sympatrie, nous avons employé deux méthodes bayésiennes d'assignation sur un échantillonnage réduit à 48 individus provenant du nord-ouest de l'Equateur. Ces méthodes calculent, pour chaque individu, une probabilité d'appartenance à une population, en prenant en compte une information à priori. Les individus hybrides auront une certaine probabilité d'appartenir à plus d'une population. Avec la première méthode, implémentée dans le logiciel GENECLASS [7], nous avons introduit comme information à priori,

l'origine de chaque individu (compartiment sauvage ou cultivé). Avec la seconde méthode, implémentée dans le logiciel STRUCTURE [16], nous avons spécifié l'existence de deux populations, mais sans introduire d'information sur les individus.

2.2.2. Génotypage de microsatellites chloroplastiques

Les microsatellites chloroplastiques ont une héritabilité uniparentale (maternelle) et peuvent donc fournir une information complémentaire à celle des microsatellites nucléaires sur la nature des flux de gènes. De plus, ils évoluent plus lentement et peuvent garder la signature d'événements plus anciens ayant affecté la structure génétique des plantes étudiées.

Deux microsatellites chloroplastiques polymorphes chez de nombreux genres de palmiers, et présentant des séquences flanquantes conservées, ont été identifiés dans l'espaceur intergénique *trnQ-rps16* [10]. L'un est mononucléotidique et présente une répétition de 10 à 16 thymines, l'autre est tétranucléotidique (GATA), et présente 2 à 6 répétitions. Afin de génotyper ces locus, nous avons défini des paires d'amorces spécifiques : Q16-Tf 5'TTT TTC TTT CAT TTG GTT TCT CA3' et Q16-Tr 5'AGG CCT TTC TTT CAT TCA CAT TTT3' d'après une séquence d'*Astrocaryum huicungo* (locus polyT, environ 250 bp, Ta = 48°C) ; mEgtrnQrps16F 5'CGT CCC GAA CAA TCT TT3' et mEgtrnQrps16R 5'TAC CAT AAC ATT CCT CTA ATT3' d'après une séquence de *Elaeis guineensis* (locus GATA, environ 400 bp, Ta = 52°C). Le protocole d'amplification est celui de Hahn [10], et le génotypage a été effectué sur gels de polyacrylamide révélés au nitrate d'argent à l'aide du kit Silver Sequence de Promega. La détermination des tailles alléliques par rapport à un marqueur de taille a été effectuée avec le logiciel PhotoCapt. Ces analyses ont été faites sur 213 individus (tabl. I). La diversité génétique totale H_T, la diversité génétique intrapopulationnelle H_s et le niveau de différenciation interpopulationnelle G_{ST} ont été calculés à l'aide du logiciel HAPLODIV [15].

2.2.3. Analyse morphométrique des fruits

Le volume des fruits a été mesuré par déplacement d'eau dans des éprouvettes graduées de différentes tailles. La moyenne et l'écart-type des volumes ont été calculés pour chaque groupe et la signification statistique des différences intergroupes évaluée au moyen d'un test T [1]. Ces données ont ensuite été transformées en un caractère semi-quantitatif sous forme de 4 classes de taille, afin d'être analysées conjointement à 3 caractères qualitatifs : couleur de l'épicarpe (jaune, orange, rouge, marron, panaché) ; forme (ovoïde-pyriforme, conique, obusiforme, ellipsoïde, obovoïde) ; présence ou absence de stries incrustées sur la surface. Les quatre caractères multi-états ainsi obtenus ont servi pour construire une matrice de distance avec l'indice

standard « Mean character difference » et à générer un arbre de Neighbor-Joining à l'aide du logiciel PAUP* 4.0b10 [18].

3. RÉSULTATS

L'analyse de diversité génétique effectuée avec les microsatellites nucléaires a été présentée en détail dans un article antérieur [8]. On remarque un polymorphisme important à tous les locus (entre 10 et 25 allèles, 17 en moyenne), des valeurs d'hétérozygotie attendue de 0,7 à 0,9, et des valeurs d'hétérozygotie observées significativement plus faibles, dues au fait que certains groupes (en particulier BggA) incluent des individus éloignés géographiquement, représentant des diversités génétiques locales distinctes. La richesse allélique dans les groupes cultivés BggN et BggA est significativement supérieure à celle observée dans les groupes sauvages BgcS et BgcN. Chaque groupe présente des allèles privés (entre 8 et 20), et aucun déséquilibre de liaison significatif n'a été observé. L'ANOVA indique que 90,6 % de la variance totale correspond à la variabilité intra-groupes, et 9,6 % à la différenciation inter-groupes ($\Phi_{ST} = 0,09$, $p < 0,001$).

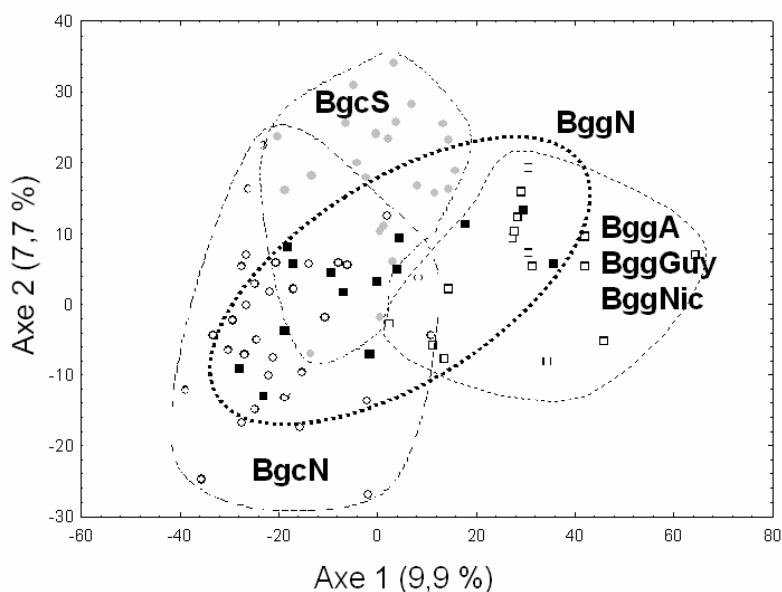


Figure 2 : Analyse en coordonnées principales des résultats du génotypage de 8 locus microsatellites nucléaires dinucléotiques chez 83 individus représentant 4 groupes : plantes sauvages du sud-ouest de l'Équateur (BgcS, disques gris), plantes sauvages du nord-ouest de l'Équateur (BgcN, cercles noirs), plantes cultivées du nord-ouest de l'Équateur (BggN, carrés noirs) et autres plantes cultivées (carrés blancs), d'Amazonie

Diversité génétique du palmier *Bactris gasipaes*

(BggA, du Brésil et du Pérou), de Guyane (BggGuy) et d'Amérique Centrale (Nicaragua, BggNic).

L'ACoP explique, sur les 2 premiers axes, 17,6 % de la variance totale. Le premier axe sépare presque complètement les plantes sauvages (BgcS+BgcN) et les plantes cultivées en allopatrie (BggA-Guy-Nic). Le second axe sépare partiellement les populations sauvages du sud (BgcS) et du nord (BgcN) de la région occidentale de l'Equateur. Les plantes BggN cultivées en sympatrie avec les populations sauvages du nord-ouest de l'Equateur présentent une distribution transversale par rapport à ces deux axes (fig. 2). Les analyses bayésiennes sur les échantillons de la zone de sympatrie complètent cette information. L'analyse avec GENECLASS assigne 18 des 32 individus du compartiment sauvage (BgcN) au seul type sauvage tandis que les 14 autres sont significativement associés aux deux compartiments, mais toujours avec une probabilité plus élevée pour le type sauvage. En ce qui concerne les individus du compartiment cultivé, 7 sur 13 sont assignés au seul type cultivé, 5 aux deux groupes avec une plus forte probabilité pour le type cultivé et un aux deux groupes avec une plus forte probabilité pour le type sauvage.

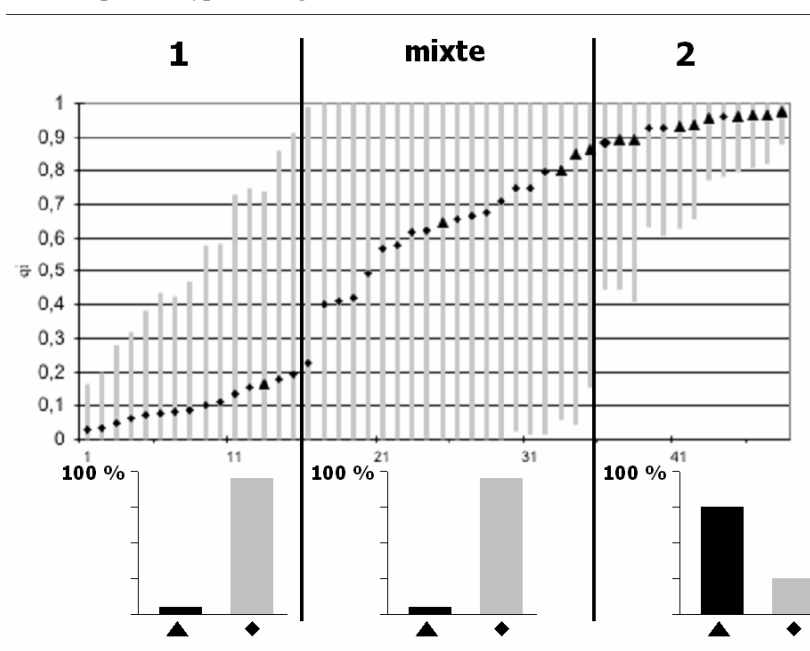


Figure 3 : Analyse bayésienne effectuée avec le logiciel STRUCTURE, d'assignation d'individus sauvages et cultivés en sympatrie dans le nord-ouest de l'Équateur à deux populations (1 et 2), sur la base des données du génotypage de locus microsatellites nucléaires. Les triangles représentent les individus prélevés en culture, et les losanges correspondent aux individus spontanés. Les individus ayant un Q_i supérieur à 0,9 ne sont pas assignés à une population car ils présentent un génotype nettement mixte.

L'analyse avec STRUCTURE (fig. 3), fondée sur l'existence de deux populations, met en évidence un groupe composé de 13 échantillons dont 10 du compartiment cultivé, et un groupe composé de 15 échantillons dont 14 du compartiment sauvage. Vingt individus ont un génotype mixte et restent non assignés. Parmi ceux-ci, 16 proviennent du compartiment sauvage et 4 du compartiment cultivé.

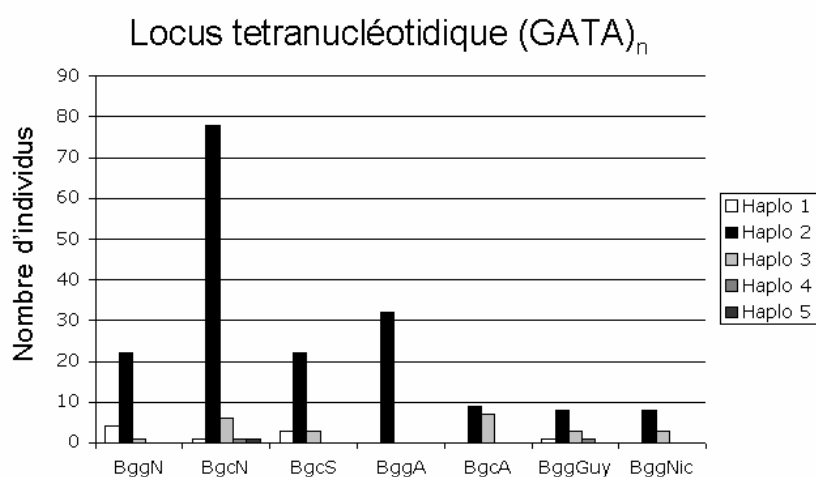


Figure 4 : Résultats du génotypage d'un locus microsatellite chloroplastique tétranucléotidique sur 213 individus. Histogrammes de fréquence des 5 haplotypes observés dans 7 groupes d'individus définis comme sur la figure 2.

L'analyse du locus chloroplastique tétranucléotidique révèle 5 haplotypes (fig. 4), dont un majoritaire dans tous les groupes, et même fixé chez les plantes cultivées d'Amazonie péruvienne et brésilienne (BggA), tandis que 4 haplotypes ont été répertoriés chez les plantes cultivées de Guyane et 5 haplotypes chez les plantes sauvages du nord-ouest de l'Équateur. La diversité génétique totale à ce locus est modérée ($H_T = 0,40$), de même que la diversité intrapopulationnelle ($H_S = 0,35$), et la différenciation interpopulationnelle est faible ($G_{ST} = 0,11$). Le locus mononucléotidique présente 4 haplotypes (fig. 5), une diversité intrapopulationnelle relativement élevée ($H_S = 0,62$) et une quasi-absence de différenciation interpopulationnelle ($G_{ST} = 0,04$).

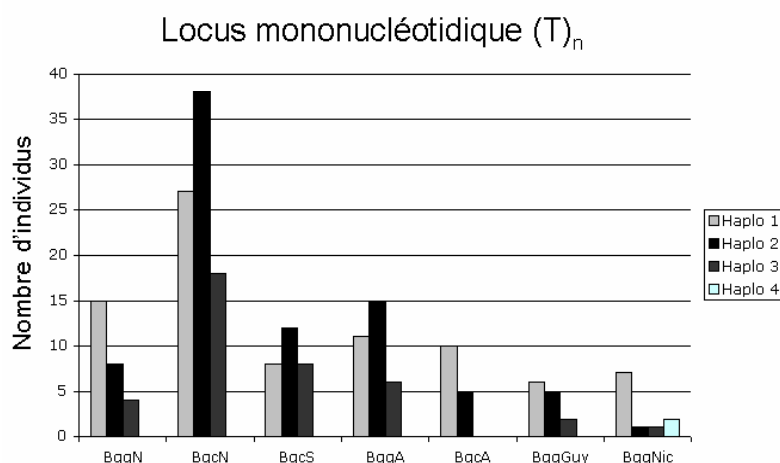


Figure 5 : Résultats du génotypage d'un locus microsatellite chloroplastique mononucléotidique sur 213 individus. Histogrammes de fréquence des 4 haplotypes observés dans 7 groupes d'individus définis comme sur la figure 2.

L'analyse morphométrique des fruits montre que les individus sauvages présumés purs (en particulier tous ceux poussant en allopatrie dans le sud-ouest de l'Équateur), présentent un phénotype très homogène. Les fruits du type sauvage sont petits (environ 2 cm³), ovoïdes à pyriformes, rouges et lisses. Les fruits provenant des marchés d'Amazonie ont un volume supérieur à 10 cm³, des couleurs et des formes variées et sont lisses ou striés. L'analyse de Neighbor-Joining (fig. 6) met en évidence un groupe sauvage monomorphe (ouest de l'Équateur), un groupe cultivé qui se divise en deux sous-groupes : races microcarpes, de 6 à 26 cm³ (nord-ouest de l'Équateur et Amazonie), races mésocarpes (30-60 cm³, même distribution) plus races macrocarpes (de 80 à 200 cm³, uniquement amazonien), et enfin un groupe d'hybrides principalement du nord-ouest de l'Équateur, appartenant aux compartiments sauvage et cultivé en sympatrie, ayant des tailles de fruits intermédiaires (de 5 à 20 cm³), ou/et un mélange de caractères qualitatifs sauvages et cultivés. Deux régimes de fruits d'Amazonie s'insèrent également dans ce groupe. En moyenne, la taille des fruits est significativement distincte entre les quatre groupes BgcS, BgcN, BggN, BggA ($p < 0,001$ sauf BgcS vs BgcN avec $p < 0,03$). La variance sur le volume des fruits est particulièrement élevée dans le groupe d'hybrides (fig. 6).

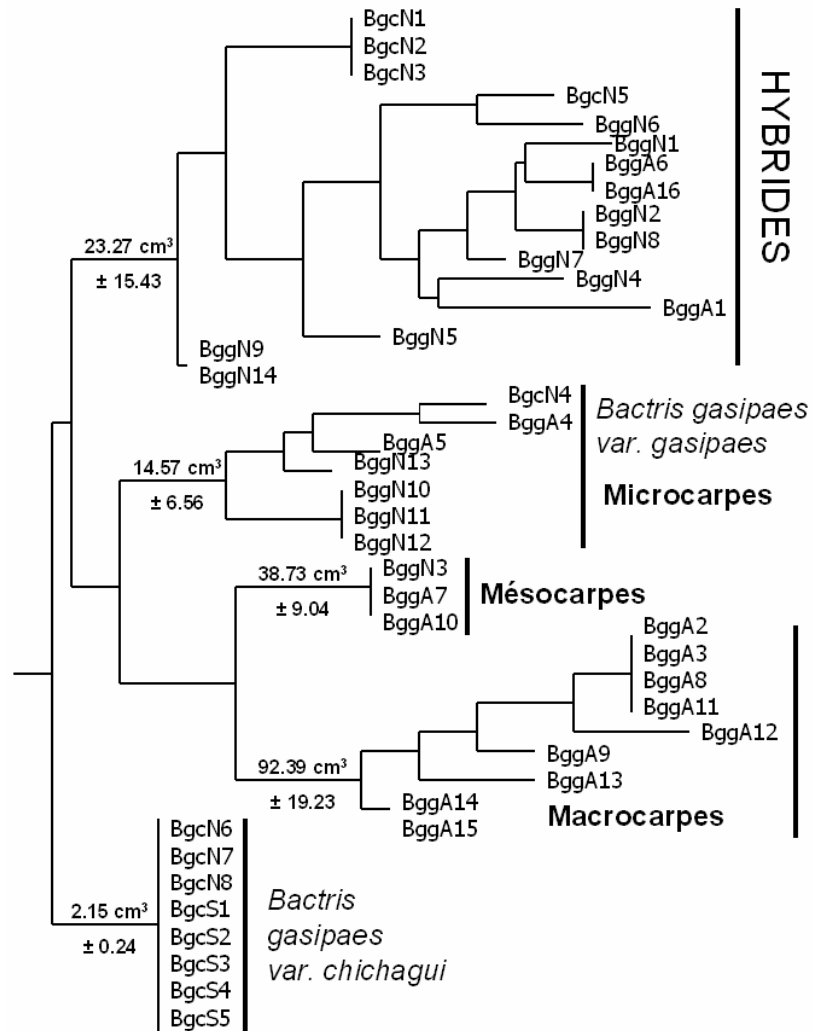


Figure 6 : Dendrogramme de Neighbor-Joining basé sur l'analyse de 4 caractères morphologiques des fruits issus de 43 arbres des provenances suivantes : spontanés du sud et du nord de la région occidentale de l'Équateur (BgcS et BgcN), cultivés du nord-ouest de l'Équateur (BggN) et cultivés d'Amazonie (BggA). Les valeurs sur les branches indiquent le volume moyen et l'écart-type correspondant, pour chaque groupe de fruits considéré.

4. DISCUSSION

L'origine de la plante cultivée connue sous le nom de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* à partir de populations sauvages appelées *Bactris gasipaes* var. *chichagui* semble ne faire aucun doute. Les locus chloroplastiques ne distinguent en aucune façon un groupe sauvage d'un groupe cultivé. La différenciation génétique observée au niveau des locus nucléaires entre les plantes sauvages de l'ouest de l'Équateur et les plantes cultivées de l'Amazonie et d'Amérique centrale est faible ($\Phi_{ST} = 0,09$), mais hautement significative, et ces entités sont presque entièrement séparées sur l'ACoP. Cela tend à confirmer que les populations sauvages de l'ouest de l'Équateur ne sont pas à l'origine de la domestication [6], auquel cas on s'attendrait à ce que les plantes cultivées aient évolué à partir d'un sous-ensemble de la diversité génétique sauvage analysée [14].

La création d'un contact artificiel entre les plantes sauvages de l'ouest de l'Équateur et des cultures établies à partir de graines importées d'Amazonie (fig. 1) conduit à rapprocher ces génotypes par un processus d'hybridation. Toutes les analyses effectuées, tant phénotypiques que génotypiques, montrent l'existence d'hybrides aussi bien dans le compartiment sauvage que dans le compartiment cultivé, lorsque ceux-ci sont en sympatrie. Il existe donc un flux de gènes bidirectionnel. Le spectre des génotypes cultivés dans l'ouest de l'Équateur s'étend des races amazoniennes introduites pures jusqu'aux plantes sauvages locales en passant par tous les intermédiaires, comme on peut le voir clairement sur l'ACoP (groupe BggN, fig. 2) et sur le classement des individus effectué avec le logiciel STRUCTURE (fig. 3). Ces cultures présentent donc une grande hétérogénéité génétique dont on ignore les répercussions sur la qualité du produit final (le cœur de palmier). Il est envisageable en revanche que ce phénomène d'introgression favorise l'adaptation de la culture allochtone aux conditions locales par l'introduction de gènes de résistance à des maladies ou à la sécheresse en provenance des plantes sauvages autochtones. Celles-ci sont par contre probablement menacées dans leur intégrité par la « pollution génétique » des plantes cultivées (fig. 7). Le rôle de l'hybridation entre plantes sauvages et cultivées dans la dynamique de l'agrobiodiversité de *Bactris gasipaes* a été considéré comme mineur dans les zones de sympatrie de l'Amazonie occidentale [17]. Ceci s'expliquerait par des différences phénologiques entre populations sauvages et cultivées, par le fait que les deux compartiments sont peu imbriqués [17], peut-être aussi par la sélection humaine, dans la mesure où l'hybridation altère considérablement les qualités du fruit, induisant en particulier une forte réduction de taille. Les hybrides tendraient donc à être éliminés lorsque l'espèce est cultivée pour le fruit. On remarque néanmoins sur l'ACoP (fig. 2) que 4 individus cultivés d'Amazonie sont distants du reste du groupe et rejoignent le groupe sauvage, et que dans l'analyse de NJ (fig. 6), deux régimes de fruits amazoniens s'insèrent dans le groupe

d'hybrides. Ceci tendrait à indiquer que le rôle de l'introgression ne peut pas être négligé en Amazonie.

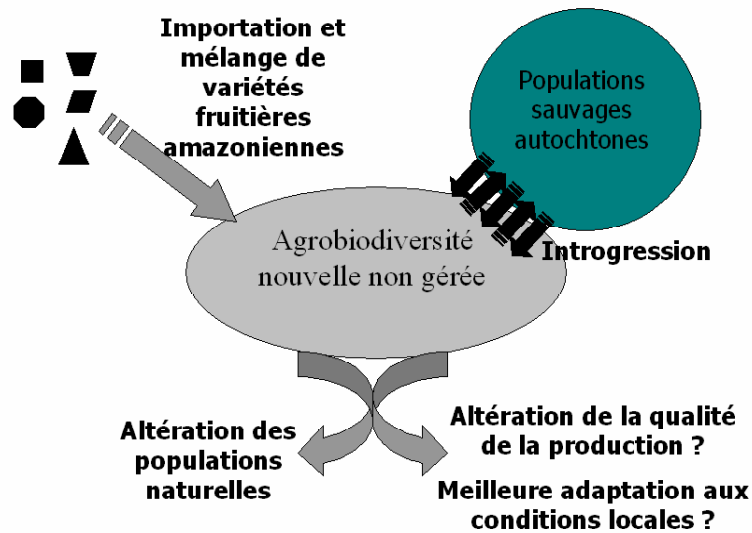


Figure 7 : Schéma des relations génétiques entre compartiments sauvage et cultivé dans le nord-ouest de l'Équateur, et leurs conséquences possibles.

En ce qui concerne l'étude de l'origine de la domestication de l'espèce, nous ne disposons pour l'instant que de l'information des deux locus chloroplastiques. Nous avons échantillonné une population sauvage du Pérou central, située dans, ou à proximité de l'aire d'origine supposée de la domestication, et nous disposons d'un échantillonnage assez étendu de plantes cultivées dans le bassin amazonien, la Guyane et l'Amérique centrale (54 individus). Le monomorphisme des plantes du bassin amazonien (30 individus du Pérou et du Brésil, distribués depuis les Andes jusqu'à l'Atlantique) au niveau du locus tétranucléotidique est particulièrement intéressant (fig. 4), d'autant que la population sauvage amazonienne est polymorphe (deux haplotypes). Ceci pourrait indiquer l'existence d'un goulot d'étranglement au cours de la domestication dans la zone d'origine au pied des Andes, puis une dissémination de la culture en direction de l'Atlantique à partir de cette origine unique. Les plantes cultivées en Guyane ne correspondent pas à ce schéma en revanche, car elles sont très polymorphes (4 haplotypes), et très éloignées géographiquement des populations sauvages de l'ouest de l'Amérique du Sud, lesquelles ne peuvent donc pas constituer une source de diversité par introgression. Une étude plus approfondie de la situation sur un échantillonnage guyanais plus important (60 individus) est en cours.

Au total, l'évolution de l'agrobiodiversité de *Bactris gasipaes* apparaît complexe, avec de nombreuses particularités régionales liées aux modes de culture variés de l'espèce et à la présence ou l'absence de populations sauvages en sympatrie capables d'interagir avec le compartiment cultivé.

RÉFÉRENCES

- [1] Anonyme, GENSTAT version 7.1.0.205, VNS International Ltd, 2003.
- [2] Billotte N., Couvreur T., Marseillac N., Brottier P., Perthuis B., Vallejo M., Noyer J.L., Jacquemoud-Collet J.P., Risterucci A.M., Pintaud J.C., A new set of microsatellite markers for the peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth): characterization and across-taxa utility within the tribe *Cocoeae*, *Molecular Ecology Notes* 4 (2004) 580-582.
- [3] Borgtoft Pedersen H., Skov F., Mapping palm extractivism in Ecuador using pair-wise comparisons and bioclimatic modeling, *Econ. Bot.* 55 (2001) 63-71.
- [4] Chakraborty R., Jin L., A unified approach to study hypervariable polymorphisms: statistical considerations of determining relatedness and population distances, in : Chakraborty R., Eppel T., Jeffreys A.J. (éds.), *DNA fingerprinting: State of the Science*, Birkhäuser Verlag, Basel, 1993, pp. 153-175.
- [5] Clement C.R., Domestication of the Pejibaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present, *Advances in Economic Botany* 6 (1988) 155-174.
- [6] Clement C.R., Pejibaye (*Bactris gasipaes*), in: Smartt J., Simmonds N. W. (éds.), *Evolution of crop plants*, 2^e éd., Longman, London, 1995, pp. 383-388.
- [7] Cornuet J.M., Piry S., Luikart G., Estoup A., Solignac M., New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals, *Genetics* 153 (1999) 1989-2000.
- [8] Couvreur T.L.P., Billotte N., Risterucci A.M., Lara C., Vigouroux Y., Ludeña B., Pham J.L., Pintaud J.C., Close genetic proximity between cultivated and wild *Bactris gasipaes* Kunth revealed by microsatellite markers in Western Ecuador, *Genetic Resources and Crop Evolution Online* first (2006) 1-13.
- [9] Ferreira E., The phylogeny of Punupuha (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) and allied species, *Mem. New York Bot. Gard.* 83 (1999) 225-236.
- [10] Hahn W.J., A phylogenetic analysis of the Arecoïd line of palms based on plastid DNA sequence data, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23 (2002) 189-204.
- [11] Henderson A., *Flora Neotropica monograph 79: Bactris (Palmae)*, The New York Botanical Garden Press, New York, 2000, 181 p.
- [12] Mora Urpi J., Weber J.C., Clement C.R., Peach palm: *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops, no. 20, Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research / International Plant Genetic Resources Institute, Gatersleben / Rome, 1997, 83 p.
- [13] Olsen K.M., Schaal B.A., Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*, *PNAS* 96 (1999) 5586-5591.
- [14] Olsen K.M., Schaal B.A., Microsatellite variation in cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: further evidence for a southern Amazonian origin of domestication, *Am. J. Bot.* 88 (2001) 131-142.

- [15] Pons O., Petit R., Estimation, variance and optimal sampling of gene diversity. I. Haploid locus. *Theor. Appl. Genet.* 90 (1995) 462-470.
- [16] Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics* 155 (2000) 945-959.
- [17] Rodrigues D.P., Astolfi Filho S., Clement C.R., Molecular marker-mediated validation of morphologically defined landraces of Pejibaye (*Bactris gasipaes*) and their phylogenetic relationships, *Genetic Resources and Crop Evolution* 51 (2004) 871-882.
- [18] Swofford, D.L. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods)* version 4.0.b.10 Sinauer Associates, Sunderland, 2002.