

CONSERVACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE YUCA EN LOS SISTEMAS TRADICIONALES DE CULTIVO DE LA AMAZONÍA

Conservation of the Cassava Diversity in The Traditional Cultivation Systems of the Amazon

Darío PÉREZ¹, Ruben MORA¹, Camilo LÓPEZ-CARRASCAL^{1*}

¹Grupo Manihot Biotec, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Cra 30 n°. 45-03, Bogotá, Colombia.

*For correspondence: daaperezgo@unal.edu.co

Received: 8th October 2018, Returned for revision: 12th February 2019, Accepted: 26th February 2019.

Associate Editor: Susana Feldman.

Citation/Citar este artículo como: Pérez D, Mora R, López-Carrascal C. Conservación de la diversidad de yuca en los sistemas tradicionales de cultivo de la Amazonía. Acta biol. Colomb. 2019;24(2):202-212. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n2.75428>

RESUMEN

La yuca es determinante para la seguridad alimentaria de cientos de millones de personas alrededor del mundo. A pesar de que el principal medio de propagación del cultivo es a través de semilla asexual por estacas (tallos maduros) se ha revelado una relativamente alta diversidad intraespecífica, principalmente en los sistemas de cultivo de manejo tradicional. En esta revisión se documentan algunos estudios realizados sobre la diversidad de la yuca, tanto por marcadores moleculares como morfológicos, centrándose en aquellos realizados en el Amazonas. También se exponen los principales factores que han determinado el aprovechamiento y conservación de esta diversidad, tales como la aparición espontánea de semillas de origen sexual, el sistema de chagras indígenas, la memoria biocultural y la facilidad de intercambio de semilla entre comunidades. Finalmente, se pone de manifiesto que en los sistemas de manejo tradicional la conservación y uso de la diversidad intraespecífica se constituye en un elemento prioritario que se ha perdido en los sistemas de cultivo a gran escala. En los sistemas de manejo tradicional existe un vínculo etnobotánico que pervive e invita a buscar prácticas alternativas que aseguran un mantenimiento de la diversidad, permitiendo una productividad eficiente e incluso se hace un mejor manejo para disminuir los riesgos de incidencia de algunas plagas y enfermedades.

Palabras clave: Agrobiodiversidad, etnobotánica, identidad cultural, población indígena, seguridad alimentaria.

ABSTRACT

Cassava is crucial for the food security of hundreds of millions of people around the world. Even though the main source of propagation of the crop is through asexual seed by stakes (stems-cuttings) a relative high intraspecific diversity has been identified, mainly in the traditionally managed cultivation systems. Some studies on the diversity of cassava, based on molecular and morphological markers, are documented focusing on those made in the Amazon in this review. Also, the main factors that have determined the use and conservation of this diversity are exposed, such as the spontaneous appearance of seeds of sexual origin, the system of indigenous chagras, the biocultural memory and the ease of seed exchange between communities. From this perspective, it is evident that in traditional management systems the conservation and use of intraspecific diversity is a priority element that has been lost in large-scale farming systems. In traditional management systems, there is an ethnobotanical link that survives and invites us to seek alternative practices that ensure the maintenance of diversity, allowing efficient productivity and even better management to reduce the risk of incidence of some pests and diseases.

Keywords: Agrobiodiversity, cultural identity, ethnobotany, food security, indigenous peoples.

INTRODUCCIÓN

La yuca (*Manihot esculenta* Crantz) es el sexto cultivo más importante producido globalmente por el alto contenido de energía que tiene su raíz tuberosa, siendo determinante para la seguridad alimentaria de una gran cantidad de comunidades locales en los países tropicales, al proveer la principal fuente de carbohidratos a cerca de 800 millones de personas en el mundo entero (Lebot, 2009).

La yuca se sigue sembrando de manera habitual por las culturas indígenas de la selva amazónica y el manejo de su cultivo se lleva a cabo con parámetros similares a los de la agricultura tradicional, aunque este tipo de manejo ha venido cayendo en desuso (McKey *et al.*, 2010). Pese a que en muchas comunidades aún se replican prácticas asociadas al conocimiento tradicional y con una carga simbólica compleja, en la actualidad se ha hecho evidente la erosión cultural debido a la integración de las comunidades originarias a las dinámicas globales del mercado y el creciente desinterés de las nuevas generaciones por la transmisión social del conocimiento (Rodríguez, 2010).

La diversidad de la yuca documentada en los cultivos tradicionales representa el motor fundamental para el desarrollo de programas de mejoramiento participativo y es la fuente alternativa de nuevos genes. La diversidad de la yuca es un pilar que es necesario estudiar y reconocer no solo como materia prima del fitomejoramiento sino como elemento fundamental de la apropiación del patrimonio biocultural y elemento clave para la seguridad y soberanía alimentaria de las comunidades locales. En esta revisión se hace una compilación de los principales estudios dirigidos a determinar y valorar la diversidad de yuca presente en la comunidades indígenas de la Amazonia y llevar a cabo una reflexión acerca de la importancia de replicar este tipo de modelos para hacer frente a la erosión genética que se ha puesto en evidencia en recientes estudios de genómica (Bredeson *et al.*, 2016), evitando los riesgos que implican las estrategias convencionales de cultivo que se han establecido por las presiones del mercado.

Descifrando el origen y domesticación de la yuca

El cultivo de la yuca fue domesticado por los grupos de cazadores recolectores que habitaban la región amazónica hace cerca de 5000 años (Clement *et al.*, 2010). Al momento de la invasión española, cerca de 140 cultivos con algún grado de domesticación estaban siendo propagados por los nativos ubicados en Sudamérica, de los cuales 83 eran propios de la Amazonia y áreas adyacentes en el norte de este subcontinente (Clement *et al.*, 2015). Aunque muchas sociedades anteriores a la conquista estaban más orientadas a la gestión de especies productoras de alimentos en bosques domesticados, especialmente árboles, que a los sistemas de producción con cultivos domesticados, el cultivo de yuca se convirtió en la estrategia de domesticación, subsistencia y sedentarismo más importante en la Amazonia (Clement, 1999).

De hecho, el desarrollo de raíces tuberosas capaces de almacenar grandes cantidades de carbohidratos es la característica diagnóstica que determina el cambio en la especie silvestre precursora *M. esculenta* ssp. *flabellifolia*. Luego de su domesticación inicial, las presiones selectivas dieron origen a dos grandes grupos de variedades, basados en el potencial cianogénico de las raíces: yucas amargas, bravas o amarillas y yucas dulces o blancas (McKey y Beckerman, 1993; Wilson y Dufour, 2002; Elias *et al.*, 2004; McKey *et al.*, 2010).

La hipótesis más aceptada es que la primera yuca en ser seleccionada es la dulce, ya que es probable que los primeros cultivadores en el Pleistoceno tardío carecieran de tecnologías sofisticadas para eliminar el contenido cianogénico de las raíces (Perrut-Lima *et al.*, 2014). Otra idea que soporta esta hipótesis es el hecho de que hoy en día se mantenga la propagación de esta planta en las chagras tradicionales con una gran cantidad de variedades asociadas (Arroyo-Kalin, 2010). Peña-Venegas *et al.*, (2014), reporta que no solamente las chagras tienen asociadas una gran cantidad de etnovariedades de yuca dulce, sino que muchos mitos asociados a los orígenes de la yuca están íntimamente relacionados con la “terra preta de índio”, es decir, con suelos de origen antrópico típicos de la cuenca del Amazonas (Morcote-Ríos *et al.*, 2013).

Los primeros estudios morfológicos comparativos y experimentos de cruzamientos dirigidos entre diferentes especies del género *Manihot* permitieron proponer que las poblaciones silvestres de *M. flabellifolia* son las que dieron origen a los cultivares modernos comerciales y criollos (landraces) de yuca y se diferencian de la yuca por características que solo pueden ser seleccionadas durante procesos de domesticación (Allem *et al.*, 2001). Esta idea ha sido reforzada a través de estudios moleculares (Olsen y Shaal, 1999; Colombo *et al.*, 2000; Olsen y Shaal, 2001; Olsen, 2002). Olsen y Shaal, (1999) empleando como marcador el gen de la gliceraldehído 3-fosfato, identificaron variantes alélicas en poblaciones silvestres de *M. flabellifolia* de Brasil y yucas cultivadas. Todos los alelos presentes en las yucas cultivadas se encontraban también en *M. esculenta* ssp. *flabellifolia*, llegando a la conclusión de que la yuca domesticada y cultivada sólo se deriva de *M. esculenta* ssp. *flabellifolia*. Estos resultados fueron posteriormente confirmados a través del uso de cinco marcadores microsatélites o SSRs (Simple Sequence Repeats) (Olsen y Shaal, 2001).

Estado actual del conocimiento acerca de la diversidad genética de la yuca

La yuca se puede dividir en dos grandes grupos, la amarga y la dulce. Al interior de cada uno de ellos se ha podido establecer que hay una diversidad intraespecífica importante (Jane *et al.*, 2013). Tradicionalmente, la caracterización de la diversidad de las variedades de yuca se ha hecho a partir

de los atributos morfológicos, considerando cómo son reconocidos por los cultivadores. Así, aunque el criterio más general y ampliamente empleado por diferentes comunidades locales es yuca dulce y amarga, también se han podido establecer claras diferencias y la existencia de un amplio número de variedades dentro de estos dos grandes grupos de yucas. Aunque es difícil establecer un análisis comparativo entre diferentes trabajos enfocados a determinar la diversidad de la yuca, ya que se han aplicado metodologías diferentes y áreas de estudio de extensión dispares, sí se puede concluir de manera general que existe una alta diversidad intraespecífica, la cual está representada por la presencia de 30 a 100 variedades diferentes (Tabla 1). A manera de ejercicio comparativo, vale la pena mencionar un estudio realizado en los cultivos comerciales de pequeños agricultores de yuca de la Costa Caribe Colombiana en donde se encontró que solo una variedad, la denominada “Venezolana”, representa la cuarta parte de las variedades sembradas (Alzate *et al.*, 2010).

Es evidente que existe una alta diversidad genética y morfológica en yuca, representada por un amplio repertorio de variedades, la cual esta asociada a zonas donde se lleva a cabo un manejo tradicional del cultivo y con un vínculo sociocultural (Elias *et al.*, 2001; 2004; Emperaire y Peroni, 2007; Heckler y Zent, 2008). La diversidad intraespecífica de la yuca, sobre todo en el contexto amazónico, es el resultado de la interacción dinámica entre la biología de la planta y el conocimiento tradicional acerca del manejo de su cultivo (Rival y McKey, 2008)

Los estudios mencionados anteriormente y reportados en la Tabla 1 reflejan la alta diversidad de yuca en la región del Amazonas. Sin embargo, es importante reconocer que muchos de estos estudios han sido realizados a través de entrevistas que listan las variedades tal y como las comunidades indígenas las reportan y en donde cada

familia se apropia y hace una identificación propia de sus variedades, lo que sugiere un amplio conocimiento local, pero algunos inconvenientes en la diferenciación de variedades, como sinonimia y homonimia.

Los estudios de diversidad basados en marcadores moleculares logran resolver, al menos parcialmente, algunas de estas y otras dificultades que se presentan al estimar la diversidad por medios morfológicos. Los análisis de diversidad genética de la yuca, al igual que para otros organismos, se iniciaron con el descubrimiento y auge de marcadores moleculares. Para este caso particular, los primeros estudios en los comienzos de la década de 1990 estuvieron basados en análisis de AFLPs (Roa *et al.*, 1997; Elias *et al.*, 2000a). Posteriormente se empezaron a emplear microsatélites o SSRs, los cuales se siguen incluso empleando hoy en día (Chavarriaga *et al.*, 1998; Elias *et al.*, 2001; Fregene *et al.*, 2003; Kizito *et al.*, 2005; Montero *et al.*, 2011; Tovar *et al.*, 2015). Sin embargo, el tipo de marcadores que se ha impuesto en la actualidad son los SNPs (Kawuki *et al.*, 2009; Peña-Venegas *et al.*, 2014). En varios casos la diversidad morfológica ha sido correlacionada en lo sustancial con los datos moleculares, ya sea de AFLPs o SSRs (Elias *et al.*, 2000a; 2001; 2004; Tiago *et al.*, 2016).

Independientemente del tipo de marcador empleado, los estudios sobre diversidad genética de yuca han revelado de manera importante una alta diversidad, tal como lo han reflejado los listados de variedades diferenciadas por caracteres morfológicos mencionados anteriormente. Los mayores niveles de diversidad genética también se han encontrado en Suramérica, particularmente en la región de la Amazonía, tal como se espera que ocurra al ser el centro de origen geográfico de la yuca cultivada (Olsen y Shaal, 1999; Elias *et al.*, 2001; 2004; Allem, 2002; Emperaire y Peroni, 2007; Heckler y Zent, 2008; Rival y McKey, 2008; Tiago *et al.*, 2016).

Tabla 1. Número de variedades de yuca registradas en diferentes comunidades indígenas en el Amazonas.

Comunidad Indígena - País	Número de variedades			Autor
	Amarga	Dulce	Total	
Napo - Ecuador	ND	ND	31	Páez y Alarcón, 1994
Tukanos - Brasil	ND	ND	113	Prance, 1997
Makushi - Guyana	76	ND	76	Elias y McKey, 2001.
Rewa - Guyana	29	ND	29	Elias <i>et al.</i> , 2001
Leto - Perú	ND	ND	38	Inga y López, 2001
Pluriétnico - Brasil, Guyana	94	23	117	Elias <i>et al.</i> , 2004
Pluriétnico - Brasil	ND	ND	18*	Emperaire y Peroni, 2007
Piaroa - Venezuela	90	23	113	Heckler y Zent, 2008
Pluriétnico - Colombia	113	60	129**	Peña-Venegas <i>et al.</i> , 2014

ND: No determinado, * Total identificados sin duplicados, ** Número promedio de variedades diferentes utilizadas por comunidad.

La evidencia indica que en un solo campo de una comunidad amerindia Makushi en el sur de Guyana la diversidad encontrada fue equivalente a una submuestra que representa la diversidad de la colección mundial de yuca en el germoplasma del CIAT, la cual dispone de uno de los bancos de germoplasma de yuca más grandes del mundo (Elias *et al.*, 2000b). Así mismo la genotipificación de cuatro pequeños cultivos en cuatro comunidades indígenas amazónicas colombianas permitió identificar 129 genotipos de yuca nuevos para la colección de germoplasma del CIAT (Peña-Venegas *et al.*, 2014).

Altos índices de diversidad intraespecífica en yuca también se han documentado fuera del contexto amazónico. Los estudios de diversidad genética en África muestran igualmente una alta variabilidad en poblaciones de yuca en esta región, la cual en algunos de los casos se ha asociado con un manejo tradicional del cultivo, aunque en esta zona no exista la relación etnobotánica que sí se presenta en las culturas amerindias (Kizito *et al.*, 2005). Incluso, la alta diversidad encontrada en África ha llevado a considerarla como un segundo centro de diversificación (Fregene *et al.*, 2003). En zonas donde la yuca ha sido de introducción relativamente reciente, como en Vanuatu (Sardos *et al.*, 2008) y en Tailandia (Wangsomnuk *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2014), se ha encontrado también una relativa alta variabilidad genética intraespecífica, asociada generalmente con sistemas de cultivo de pequeños campesinos que permiten el cruzamiento aleatorio entre variedades (ver más adelante). En contraste, estudios de diversidad en Asia muestran que se presenta una menor diversidad genética de yuca, lo que posiblemente está relacionado con su reciente introducción y con el manejo comercial del cultivo (Wang *et al.*, 2014; Lamprecht, 2015).

Comprender la composición genética y la estructura poblacional de los cultivos de yuca a nivel molecular es esencial para el desarrollo de estrategias adecuadas encaminadas a mejorar la conservación y el uso de sus recursos genéticos. De esta manera, la búsqueda de nuevas variedades no solo mantiene un alto nivel de diversidad genética, sino que también sirve como un seguro contra la pérdida de cosechas debido a estreses bióticos y abióticos, y representa una nueva fuente de genes con características alternativas necesarias bajo ciertas condiciones. Los sistemas de manejo tradicional del cultivo de yuca, presentes principalmente en las comunidades indígenas amazónicas, favorecen la generación, conservación y uso de la diversidad de yuca. A continuación, se exponen algunos de los factores presentes en esos sistemas de manejo tradicional que permiten explicar este fenómeno.

Semilla sexual de yuca en los sistemas de producción tradicional: motor de la diversidad

El principal medio de propagación de la yuca en cultivos productivos y tradicionales alrededor del mundo es asexual,

a través de estacas que provienen de tallos maduros. Este tipo de multiplicación clonal favorece la probabilidad de encontrar en un cultivo determinado muchos individuos, pero todos ellos pertenecientes a uno o muy pocos genotipos. De esta manera, en el siguiente ciclo de producción, solamente una pequeña fracción de estos genotipos son multiplicados, lo que genera un cuello de botella que trae consigo la pérdida de la diversidad tras unos pocos ciclos de producción. Esto contrasta con la relativa alta diversidad observada en yuca, especialmente en los sistemas de cultivo tradicionales. Uno de los factores que puede explicar este fenómeno es la posibilidad de presentarse procesos de reproducción sexual.

La presencia de alelos previamente detectados solamente en parientes silvestres de yuca u otras especies del género *Manihot* en accesiones locales de yuca, ha llevado a sugerir la posibilidad de que se hayan presentado eventos de introgresiones naturales de la yuca cultivada con parientes silvestres (Elias *et al.*, 2000b). La simpatría entre especies silvestres y la yuca cultivada puede permitir la formación de híbridos que podrían intercambiar a su vez genes con variedades de yuca (Elias *et al.*, 2000b); sin embargo, la fertilidad de este tipo de cruces no ha sido extensa y cuidadosamente estudiada y es aún controversial (Allem *et al.*, 2001). Por otro lado, un fenómeno inicialmente poco considerado es la aparición de plántulas producto de la reproducción sexual entre variedades de yuca, pero que en los últimos años se ha erigido como un factor clave en la generación de diversidad intravarietal en el cultivo de yuca.

La yuca es una planta monoica, es decir, posee flores unisexuales, algunas masculinas y otras femeninas, las cuales están presentes en una misma inflorescencia. La polinización en yuca es cruzada, por lo que es una especie heterocigota y, en consecuencia, cada individuo es un híbrido (Ospina y Ceballos, 2002). El hecho de que no exista sincronía en la apertura entre flores masculinas y femeninas hace que no se pueda presentar la autopolinización. En una inflorescencia, las flores femeninas abren primero y las masculinas una o varias semanas después, lo cual es un fenómeno denominado protoginia. No obstante, en ocasiones puede ocurrir que abran simultáneamente flores masculinas y femeninas de diferentes inflorescencias dentro de la misma planta y se dé la autopolinización y endogamia. Como consecuencia de la polinización se produce el fruto el cual es una cápsula con tres lóculos, al interior de cada uno de los cuales se encuentra una semilla. No todas las variedades florecen bajo las mismas condiciones y existe una amplia variabilidad en cuanto a tiempo de floración y cantidad de flores que produce cada una de ellas (Ospina y Ceballos, 2002).

Aunque inicialmente se reportó la presencia de plantas de yuca producto de la reproducción sexual (*volunteer seedlings*) en los sistemas de cultivo tradicional de yuca en tribus amerindias (Salick *et al.*, 1997; Empeaire *et al.*, 1998)

e incluso en África (Chiwona *et al.*, 1998), estos estudios lo consideraron como un aspecto marginal y de poca importancia al aporte de la diversidad de yuca. En años más recientes se ha destacado como un fenómeno importante y lo suficientemente frecuente que permite explicar la diversidad intravarietal de yuca observada en sistemas tradicionales de cultivo, indicando que las diferentes variedades pudieron ser originadas por el cruce de más de un genotipo (Elias *et al.*, 2000a; 2001; 2004; Emperaire y Peroni, 2007; Heckler y Zent, 2008).

Se ha establecido, por ejemplo, que las comunidades amazónicas que cultivan yuca reconocen las plantas producidas por reproducción sexual (Elias *et al.*, 2000b; 2001; Duputié *et al.*, 2009). Este tipo de plántulas no son descartadas durante el proceso de deshierbe que se lleva a cabo durante el manejo del cultivo e incluso, si observan características deseables para la productividad y el consumo, las incluyen dentro de las estacas que usarán en los siguientes ciclos de producción (Elias *et al.*, 2000; Pujol *et al.*, 2005). Muchas veces estas plantas de origen sexual no son reconocidas como nuevas variedades y se les asigna el nombre de la variedad que presente las características morfológicas más similares. El reconocimiento de este tipo de plantas incluso ha reducido la endogamia ya que se ha podido establecer que durante el deshierbe hay una tendencia a eliminar aquellas plántulas poco vigorosas, hasta un tercio de ellas, que en la mayoría de los casos pueden provenir de autopolinización (Pujol *et al.*, 2002). Este fenómeno explica que en los cultivos tradicionales exista una alta diversidad acompañada de una alta heterocigosidad; aunque también se han reportado casos de endogamia (Pujol *et al.*, 2005).

En algunos países africanos y en Vanuatu, aunque la yuca solo fue introducida en el siglo XVI y XIX, respectivamente, se han reportado niveles de diversidad similares a los reportados en la Amazonía y se ha postulado que puede ser explicado gracias al proceso de adopción de plántulas provenientes de semilla sexual (Sardos *et al.*, 2008; Delêtre *et al.*, 2011). Sin embargo, en estas zonas, a diferencia de los amerindios, el proceso de selección y adopción de plantas de semilla sexual es en la mayoría de los casos inconsciente e inadvertido (Delêtre *et al.*, 2011).

La posibilidad y uso de los dos sistemas de reproducción (sexual y clonal) en yuca resulta en una combinación perfecta con miras a seleccionar y reproducir un material deseado dentro de un programa de fitomejoramiento participativo. La eventualidad de generar plantas producto de la reproducción sexual contribuye no solamente a la variación, sino que, si existe diversidad alélica, es posible incrementar la heterocigosidad, se evita la erosión genética y la acumulación de mutaciones que tienen un efecto deletéreo o que comprometen la adaptabilidad. También se ha considerado que las semillas representan una forma de incrementar el vigor ya que muchos patógenos no están presentes en las semillas. Por otro lado, la propagación

clonal permite la distribución y facilita la multiplicación de estas nuevas variedades (Pujol *et al.*, 2005).

La reciente secuenciación de genomas de cerca 240 variedades de yuca, muchas de ellas producto de programas de fitomejoramiento convencional, ha puesto en evidencia la acumulación de hasta un 26 % de mutaciones deletéreas o peligrosas, calculando un promedio de 30 mutaciones por cada generación, las cuales se han venido acumulando durante el proceso de domesticación y fitomejoramiento (Bredeson *et al.*, 2016). Esto pone en evidencia lo descrito anteriormente en donde es baja la diversidad alélica presente en el grupo de variedades empleadas en los programas de mejoramiento convencionales. Asimismo, los procesos de selección, al estar dirigidos principalmente a rasgos relacionados con rendimiento o características de almidón para uso humano, no consideran otros caracteres. La baja o ausencia de reproducción sexual en algunos de los esquemas de fitomejoramiento no permite procesos de recombinación que conducen a la purga o reparación de mutaciones deletéreas que no son seleccionadas por los fitomejoradores.

La expansión de los sistemas de producción comercial y modernos, en donde las plantas de yuca producto de la recombinación sexual no son consideradas, acompañada de la pérdida continua de esta costumbre dentro de algunas culturas amerindias (Peroni y Hanazaki, 2002; McKey *et al.*, 2010;) podría conducir a la pérdida de la diversidad y a la dependencia del ser humano para el mantenimiento y reproducción de esta especie.

La chagra como reservorio de la diversidad de la yuca

En la región amazónica, centro de domesticación de la yuca, desde épocas prehispánicas se desarrolla un sistema tradicional denominado “chagra”, en donde alrededor de la yuca se siembran otras plantas asociadas que tienen funciones culturales y alimenticias claves para la seguridad alimentaria de las comunidades indígenas que habitan la región (Peña-Venegas *et al.*, 2011). En las chagras, la yuca es la especie más sembrada, más diversa, más usada y más comercializada (Sierra y Raz, 2014). El cultivo de la yuca en la chagra tiene fines productivos y mágico-religiosos, y se mantiene en las comunidades locales alrededor del mundo de manera diferenciada de acuerdo con su contexto (Arias *et al.*, 2005).

Estos son modelos de policultivos transitorios en los que se implementan técnicas de tala, roza y quema para la constitución de un suelo cultivable que sirve de sustrato para las especies útiles y que implica un manejo del tiempo, del espacio y de la identidad cultural que incrementa la complejidad del sistema (Van der Hammen y Rodríguez, 1996). Las chagras, además, tienen determinados momentos en los que se siembran y/o cosechan las plantas, con características agronómicas, ecológicas y culturales diversas que le dan una trascendencia histórica y vital, y

un significado a este espacio, más allá de la producción (Rodríguez, 2013). Triana-Moreno *et al.*, (2006) citan cómo la chagra resulta ser la base de la economía local, manejando y utilizando los bienes comunes de una manera sustentable en el Trapecio Amazónico, Colombia. De la chagra se toman los medios necesarios para la subsistencia, permitiendo la recuperación de los elementos constitutivos del sistema (Mendoza *et al.*, 2017).

En la Amazonía colombiana, adicionalmente, el trabajo relacionado con el cuidado y mantenimiento de las chagras es una actividad realizada por las mujeres indígenas, en compañía de sus hijos menores; de hecho, un área se considera chagra cuando la mujer comienza a sembrar la yuca (Mendoza *et al.*, 2017). Cada clan protege una variedad de yuca, por lo que se considera una marca referencial étnica, que se diversifica con otras variedades al establecerse una unión conyugal (Briñez, 2002; Acosta *et al.*, 2011).

La comunidad indígena Makushi, en Guyana, también realiza esta práctica de tala, roza y quema, cultivando el terreno durante dos o tres años y dejándolo en barbecho durante cinco a diez años. En estos espacios principalmente se siembran variedades de yuca amarga mezcladas en el mismo predio, intercambiando variedades con sus vecinos o con familiares que se encuentran en municipios cercanos (Elias *et al.*, 2001).

Los Makushi dan especial relevancia al mantenimiento de pocos individuos, pero de muchas variedades, a diferencia de lo que se observa en el Trapecio Amazónico, donde se propagan las yucas a partir de reproducción asexual, al multiplicar las estacas de plantas que fueron seleccionadas por sus características fenotípicas favorables para la productividad, o que fueron socialmente obtenidas por herencia entre clanes. La variabilidad es apreciada por estas comunidades por razones sociales y culturales, no solo por razones de productividad y consumo (Elias *et al.*, 2000a). Para lograrlo, no solo llevan a cabo intercambios de estacas, sino que, algunas veces, los Makushi cosechan yucas que han sido propagadas desde la semilla, a partir de reproducción sexual, y que se puede encontrar en los campos de cultivo recién preparados para la siembra, debido a que provienen de semillas producidas durante el periodo de cultivo anterior y permanecieron latentes en un banco de semillas del suelo durante el barbecho (Elias y McKey, 2001).

Esta última estrategia de reproducción no es de la preferencia de todas las comunidades que habitan las Guayanas. Los Palikur, por ejemplo, promueven la propagación asexual, en respuesta a los riesgos de endogamia que se pueden presentar con variedades obtenidas a partir de semillas sexuales (Duputié *et al.*, 2009). Esta puede ser la situación cuando se dan casos de autopolinización o cuando la diversidad alélica del grupo de variedades presentes en el cultivo es baja. De esta manera se puede llegar a una relativa uniformidad genética poblacional tanto

por reproducción sexual como asexual. De hecho, para esta comunidad no es fundamental mantener la diversidad de las variedades originadas a partir de propagación sexual, dado que a través de la semilla asexual se garantiza que no se alteren las características del cultivo en las generaciones y no es necesario hacer un manejo y monitoreo de éstas (Pujol *et al.*, 2005).

Para comunidades indígenas en Brasil y Colombia, la selección de variedades y el manejo del cultivo se basan también en consideraciones de productividad y calidad, pero también estas prácticas están asociadas a los mitos de origen de la humanidad y de la agricultura (Arias *et al.*, 2005; Rodríguez, 2010; Mendoza *et al.*, 2017). En el cultivo de la yuca de muchas de estas comunidades se expresa el conocimiento profundo que las mujeres tienen de la diversidad y el mantenimiento de estas tradiciones es motivo de orgullo para ellas y sus familias (Emperaire y Peroni, 2007).

A diferencia de los cultivos productivos convencionales de yuca, en los sistemas tradicionales de cultivo las siembras aseguran la autosostenibilidad y la soberanía alimentaria a escala local, entendida esta como al interior de cada clan o comunidad indígena (Garzón y Macuritofe, 1992). En estos sistemas la yuca hace parte integral del agroecosistema, todos sus elementos constitutivos se encuentran en interacción dinámica y cumpliendo con los ciclos y flujos de materia y energía del bosque natural. En las chagras amazónicas, por ejemplo, se preserva una similitud estructural entre el sistema de cultivo y la selva circundante (Van der Hammen, 1992). Esta situación contrasta con los cultivos comerciales, principalmente de tipo monocultivo, en donde la yuca es la especie predominante dentro del agroecosistema, lo que moldea una estructura del paisaje particular y dinámicas especiales con las otras especies del entorno.

Los sistemas de cultivo en las culturas amazónicas, solo se consideran en producción en el momento en que las primeras yucas están listas para cosechar (Van der Hammen, 1992). Una vez se cosechan, los tallos se fragmentan en esquejes que se resiembran en el mismo sitio de recolección (Vélez y Vélez, 1992). Sin embargo vale la pena destacar que la utilización de estacas se convierte en una fuente de inóculo para los siguientes ciclos de cultivo y una forma de diseminación del patógeno. Esta situación se puede presentar tanto en los cultivos tradicionales como comerciales. Sin embargo en las chagras, al tratarse de un policultivo en estrecha relación con la selva amazónica, la presión de selección por una variante del patógeno altamente adaptado y virulento a un amplio grupo de variedades y/o especies es baja. Esta situación es contrastante con la que se presenta en los monocultivos, y en especial aquellos monovarietales, en donde la presión de selección por una variante del patógeno adaptada a superar las barreras de inmunidad de una sola variante genética del hospedero es alta. Esto lleva a que sea

relativamente más fácil la aparición de un tipo de patógeno que cause enfermedad, se disemine y devaste el cultivo como se ha demostrado ampliamente (Delaquis *et al.*, 2018a).

Agrobiodiversidad de la yuca: sistemas de intercambio y productividad

No siempre los esquejes se propagan en las mismas áreas de cultivo, muchas veces existen intercambios entre áreas circundantes. Para los Makushi, por ejemplo, los intercambios de estacas de variedades diversas, producto de propagación sexual y asexual, son una práctica habitual entre los habitantes de sus localidades y con parientes que se encuentren en áreas adyacentes (Elias *et al.*, 2001).

En principio se podría pensar que el intercambio de estacas entre agricultores sería un factor que afecta negativamente la diversidad, ya que conduciría a la homogenización genética de las variedades, como lo establece la teoría clásica de genética de poblaciones cuando la migración es efectiva entre un número limitado de poblaciones y existe panmixia entre las variedades introducidas y las nativas (Varvio *et al.*, 1986). Sin embargo, estos intercambios también pueden ser positivos si un productor cultiva diversas variedades, como es el caso de las comunidades que habitan la cuenca del Amazonas (Elias y McKey, 2001; Kawa *et al.*, 2013).

La variabilidad puede estar determinada por la distribución geográfica de las redes de intercambio y sus dinámicas sociales (Delaquis *et al.*, 2018b). El grado de relación entre quienes integran estas redes y el conocimiento acerca de las prácticas etnobotánicas y agrícolas, es determinante para el grado de diversidad genética presente en un territorio dado. Así por ejemplo, es posible que el intercambio de estacas este centralizado en solo un cultivador o comunidad, lo cual en términos de redes correspondería a un “hub” o nodo altamente interconectado. De esta manera la diversidad estará determinada por las variedades presentes en este “hub”, a su capacidad de intercambio, a la relación que tenga con otros miembros de la misma comunidad o comunidades cercanas y al conocimiento que este tenga de las variedades. En este sentido, el estudio de las redes sociales resulta ser una herramienta indispensable para entender la distribución de la diversidad del cultivo de la yuca (Kawa *et al.*, 2013).

El vínculo de la gente con sus cultivos es directamente proporcional a su diversidad. Según Delêtre *et al.*, (2011) las dinámicas socioculturales pueden influir en la estructura genética de las poblaciones de cultivo de yuca, de la misma manera que influyen en la diversidad genética en poblaciones humanas. En las sociedades tradicionales la continuidad de la identidad étnica depende del fortalecimiento de las prácticas culturales que definen el tejido social de cada comunidad local. Así, mientras se mantienen los límites genéticos entre los grupos étnicos, los sistemas de parentesco también aseguran la perpetuación de los valores culturales (Heyer *et al.*, 2009).

A manera de conclusión: el manejo tradicional del cultivo de yuca

Los estudios realizados sobre poblaciones locales de yuca alrededor de su centro de origen han revelado indiscutiblemente una alta diversidad genética, la cual ha sido explicada al menos parcialmente, por varios factores, muchos de los cuales son favorecidos por las prácticas agrícolas tradicionales. Las comunidades indígenas valoran la diversidad, es así como, si bien existen criterios claros para seleccionar y cultivar una variedad o grupo de variedades particulares, raramente descartan aquellas variedades que no cumplan con dichos criterios. En algunos casos los cultivadores argumentan que esas mismas variedades improproductivas pueden dejarlo de ser bajo diferentes condiciones climáticas y que pueden presentar un potencial en un futuro.

Varios estudios han puesto en evidencia que la diversidad encontrada en los sistemas de cultivo tradicional de yuca, no solo los de la región donde ella es originaria sino también donde se ha introducido recientemente, es tan alta o incluso más alta que la encontrada en la colección central de germoplasma del CIAT (Elias *et al.*, 2000). Estos estudios también ponen de manifiesto que existe una subrepresentación de la diversidad de la yuca en los bancos de germoplasma, ya que generalmente se encuentran representadas las variedades encontradas en los sistemas agrícolas modernos y no consideran las variedades locales que llevan a cabo ciertos grupos indígenas y productores a pequeña escala.

La propiedad intelectual sobre estas variedades producto de las prácticas agrícolas tradicionales pertenecen a los grupos étnicos y a las comunidades locales y son ellas quienes tienen el derecho a decidir sobre su destino y aprovechamiento. Son estas gentes quienes tienen el derecho a definir sus propias políticas alimentarias y agrícolas, considerando las particularidades de su contexto, sus conocimientos tradicionales y sus planes de vida, en resistencia al despojo que vienen enfrentando los pueblos de su base alimentaria y productiva por parte de diversas instituciones y empresas a escala global.

Son varios los factores que promueven una dinámica en la diversidad de la yuca cultivada en los sistemas de producción tradicionales. Si bien existe una tendencia a cultivar en mayor proporción aquellas variedades más productivas, generalmente las comunidades indígenas aprecian la diversidad y la conservan por curiosidad, experimentación y tradición. Las comunidades indígenas consideran el manejo del tiempo y del espacio para que la siembra de sus cultivos esté en armonía con los flujos naturales de los bosques (Castro y Galán, 2003). Sin embargo, las condiciones atmosféricas cambiantes, producto del cambio climático, ha hecho que esta dinámica se modifique y ha generado la mortalidad de algunos cultivos, pese a la resistencia que estas variedades han ofrecido para su productividad en condiciones extremas (Jarvis *et al.*, 2012; El-Sharkawy, 2014).

Aunque en los sistemas de cultivo tradicional no existen programas de fitomejoramiento preestablecidos, ni existen diseños experimentales que busquen realizar cruces dirigidos entre variedades con características deseables, en algunos casos sí existe una valoración por el incremento de la diversidad representada por la conservación de plántulas generadas por reproducción sexual. Este tipo de estrategia debe ser valorada y constituye una fuente patrimonial importante no solo en la preservación de la diversidad, sino que puede ser considerado como una estrategia no dirigida de fitomejoramiento a considerarse en programas institucionales de desarrollo rural.

Este tipo de cultivo no está determinado por las políticas de mercado que rigen los sistemas de producción modernos y, en ese sentido, se conservan variedades que pueden no ser muy productivas o con caracteres agroculinarios especiales sino que son conservadas por tradición, por representaciones simbólicas o por vínculos etnobotánicos. Los sistemas de producción modernos ejercen una presión fuerte a los cultivadores a restringir la siembra a una o pocas variedades comerciales en monocultivos mediados por agroquímicos, que presentan una alta productividad en detrimento de la diversidad y la alimentación sana.

Estrategias de manejo tradicionales o que las semejan resultan ser las más adecuadas para controlar plagas y enfermedades o las inclemencias del clima, más allá de las opciones convencionales que están degradando los agroecosistemas (Delaquis *et al.*, 2018a) y ponen en declive la calidad de vida de las comunidades que dependen del cultivo de la yuca como medio de vida y cultura. La pérdida diacrónica de los conocimientos tradicionales asociados con los agroecosistemas está relacionada con la pérdida de la diversidad varietal de un cultivo de origen nativo y con notables cualidades para la soberanía alimentaria a escala regional, como la yuca (Jakovac *et al.*, 2016).

La diversidad de yuca es un elemento que también hace parte del complejo social y aporta al Patrimonio Biocultural porque es fundamental en la construcción de la identidad de la gente y sus interacciones sociales. De esta manera, la memoria asociada con las variedades locales de yuca contribuye, simbólicamente y materialmente, a la conservación de la agrobiodiversidad a escala regional.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Dirección de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, código Hermes 37508. Gracias a los comentarios de los dos revisores que permitieron mejorar ostensiblemente la calidad del manuscrito.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

REFERENCIAS

- Acosta LE, Pérez MN, Juragaro L, Faribiaño H, Sánchez G, Zafiana AM, *et al.* La chagra en La Chorrera: Más que una producción de subsistencia, es una fuente de comunicación y alimento físico y espiritual, de los Hijos del tabaco, la coca y la yuca dulce. Leticia: Instituto Sinchi; 2011. 150 p.
- Allem AC. The origins and taxonomy of cassava. In: Hillocks RJ, Thresh JM, Bellotti A, editor(s). Cassava: Biology, Production and Utilization. Brasilia: CABI; 2002. p. 1–16. Doi: <http://doi.org/10.1079/9780851995243.0001>
- Allem AC, Mendes R, Salomão AN, Burle ML. The primary gene pool of cassava (*Manihot esculenta* Crantz subspecies *esculenta*, Euphorbiaceae). Euphytica. 2001;120(1):127–132. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1017544813397>
- Alzate AM, Vallejo FA, Ceballos H, Pérez JC, Fregene M. Variabilidad genética de la yuca cultivada por pequeños agricultores de la región Caribe de Colombia. Acta Agron. 2010;59(4):385–393.
- Arias JC, Ramos LA, José F, Acosta LE, Camacho HA, Marín ZY. Diversidad de yucas entre los Ticuna: Riqueza cultural y genética de un producto tradicional. Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Sinchi; 2005. 32 p.
- Arroyo-Kalin KM. The Amazonian formative: Crop domestication and anthropogenic soils. Diversity. 2010;2(4):473–504. Doi: <http://doi.org/10.3390/d2040473>
- Bredeson JV, Lyons JB, Prochnik SE, Wu GA, Ha CM, Edsinger-Gonzales E, *et al.* Sequencing wild and cultivated cassava and related species reveals extensive interspecific hybridization and genetic diversity. Nat. Biotechnol. 2016;34:562–570. Doi: <http://doi.org/10.1038/nbt.3535>
- Briñez, A. H. Casabe: símbolo cohesionador de la cultura Uitoto. Bogotá: Ministerio de Cultura; 2002. 192 p.
- Castro SH, Galan S. Conocimiento y manejo del bosque a través de las chagras y los rastrojos. Bogotá: Fundación Tropenbos; 2003. p. 13–17
- Chavarriga AP, Maya MM, Bonierbale MW, Kresovich S, Fregene MA, Tohme J, *et al.* Microsatellites in cassava (*Manihot esculenta* Crantz): Discovery, inheritance and variability. Theor. Appl. Genet. 1998;97(3):493–501. Doi: <http://doi.org/10.1007/s001220050922>
- Chiwona KL, Mkumbira J, Saka J, Bovin M, Mahungu NM, Rosling H. The importance of being bitter, a qualitative study on cassava cultivar preference in Malawi. Ecol. Food Nutr. 1998;37(3):219–245. Doi: <http://doi.org/10.1080/03670244.1998.9991546>
- Clement CR. 1942 and the Loss of Amazonian Crop Genetic Resources. The Relation between Domestication and Human Population Decline. Econ. Bot. 1999;53(2):188–202.
- Clement CR, de Cristo-Araújo M, d'Eeckenbrugge GC, Pereira AA, Picanço-Rodrigues D. Origin and domestication of native Amazonian crops. Diversity. 2010;2(1):72–106. Doi: <http://doi.org/10.3390/d2010072>

- Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, Junqueira AB, Neves EG, Teixeira WG, *et al.* The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 2015;282(1812):1-9. Doi: <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.0813>
- Colombo C, Second G, Charrier A. Genetic relatedness between cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and *M. flabellifolia* and *M. peruviana* based on both RAPD and AFLP markers. *Genet. Mol. Biol.* 2000;23(2):417-423. Doi: <http://doi.org/10.1590/S1415-47572000000200030>
- Delaquis E, de Haan S, Wyckhuys KAG. On farm diversity offsets environmental pressures in tropical agroecosystems: a synthetic review for cassava-based systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2018a;251:226-235. Doi: <http://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.037>
- Delaquis E, Andersen K, Minato N, Cu TH, Karssenberg M, Sok S, *et al.* Raising the stakes: cassava seed networks at multiple scales in Cambodia and Vietnam. *Front. Sustain. Food Syst.* 2018b;10:7287. Doi: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2018.00073>
- Delètre M, McKey D, Hodgkinson TR. Marriage exchanges, seed exchanges, and the dynamics of manioc diversity. *PNAS.* 2011;108(45):18249-18254. Doi: <http://doi.org/10.1073/pnas.1106259108>
- Duputié A, Massol F, David P, Haxaire C, McKey D. Traditional Amerindian cultivators combine directional and ideotypic selection for sustainable management of cassava genetic diversity. *J. Evol. Biol.* 2009;22(6):1317-1325. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01749.x>
- 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.* 2001;21(3):223-230. Doi: [http://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)00053-9](http://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)00053-9)
- Elias M, Panaudà O, Robertà T. Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system, using AFLP markers. *Heredity.* 2000a;85:219-230.
- Elias M, Rival LM, McKey D. Perception and management of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) diversity among Makushi Amerindians of Guyana, South America. *J. Ethnobiol.* 2000b;20:239-265.
- Elias M, Penet L, Vindry P, McKey D, Panaud O, Robert T. Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Mol. Ecol.* 2001;10(8):1895-1907. Doi: <http://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01331.x>
- Elias M, Santos-Mühlén G, McKey D, Roa AC, Tohme J. Genetic diversity of traditional South American landraces of cassava (*Manihot esculenta* Crantz): an analysis using microsatellites. *Econ. Bot.* 2004;58(2):242-256. Doi: [http://doi.org/10.1663/0013-0001\(2004\)058\[0242:gdo tsa\]2.0.co;2](http://doi.org/10.1663/0013-0001(2004)058[0242:gdo tsa]2.0.co;2)
- El-Sharkawy MA. Global warming: causes and impacts on agroecosystems productivity and food security with emphasis on cassava comparative advantage in the tropics/subtropics. *Photosynthetica.* 2014;52(2):161-178. Doi: <http://doi.org/10.1007/s11099-014-0028-7>
- Emperaire L, Peroni N. Traditional management of agrobiodiversity in Brazil: a case study of Manioc. *Hum. Ecol.* 2007;35(6):761-768. Doi: <http://doi.org/10.1007/s10745-007-9121-x>
- Emperaire L, Pinton F, Second G. Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc en Amérique du Nord-Ouest. *Nat. Sci. Soci.* 1998;6(2):27-42. Doi: [https://doi.org/10.1016/S1240-1307\(98\)80006-X](https://doi.org/10.1016/S1240-1307(98)80006-X)
- Fregene MA, Suarez M, Mkumbira J, Kulembeka H, Ndedya E, Kulaya A, *et al.* Simple sequence repeat marker diversity in cassava landraces: genetic diversity and differentiation in an asexually propagated crop. *Theor. Appl. Genet.* 2003;107(6):1083-1093. Doi: <http://doi.org/10.1007/s00122-003-1348-3>
- Fu YB, Wangsomnuk PP, Ruttawat B. Thai elite cassava genetic diversity was fortuitously conserved through farming with different sets of varieties. *Conserv Genet.* 2014;15(6):1463-1478. Doi: <http://doi.org/10.1007/s10592-014-0631-y>
- Garzón NC, Macurifé V. La noche, las plantas y sus dueños: aproximación al conocimiento botánico en las culturas amazónicas. Bogotá: Corporación Araracuara; 1992. 292 p.
- Heckler S, Zent S. Piaroa manioc varieties: Hyperdiversity or social currency? *Hum. Ecol.* 2008;36(5):679-697. Doi: <http://doi.org/10.1007/s10745-008-9193-2>
- Heyer E, Balaesque P, Jobling MA, Quintana-Murci L, Chaix R, Segurel L. Genetic diversity and the emergence of ethnic groups in Central Asia. *BMC Genet.* 2009;10:49. Doi: <http://doi.org/10.1186/1471-2156-10-49>
- Inga H, López J. Diversidad de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) en Jenaro Herrera, Loreto, Perú. Iquitos: IIAP; 2001. 47 p.
- Jakovac C, Peña-Claros M, Mesquita R, Bongersa F, Kuypers TW. Swiddens under transition: Consequences of agricultural intensification in the Amazon. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2016;218:116-125. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.013>
- Jane BE, Duputié A, Delètre M, Roullier C, Narváez TA, Manu-Aduening JA. Geographic differences in patterns of genetic differentiation among bitter and sweet manioc (*Manihot esculenta* subsp. *esculenta*; Euphorbiaceae). *Am. J. Bot.* 2013;100(5):857-866. Doi: <http://doi.org/10.3732/ajb.1200482>
- Jarvis A, Ramirez-Villegas J, Campo BVH, Navarro-Racines C. Is Cassava the Answer to African Climate Change Adaptation? *Trop. Plant Biol.* 2012;5(1):9-29. Doi: <http://doi.org/10.1007/s12042-012-9096-7>
- Kawa NC, McCarty C, Clement CR. Manioc Varietal Diversity, Social Networks, and Distribution Constraints in Rural Amazonia. *Curr. Anthropol.* 2013;54(6):764-770. Doi: <http://doi.org/10.1086/673528>

- Kawuki RS, Ferguson M, Labuschagne M, Herselman L, Kim DJ. Identification, characterisation and application of single nucleotide polymorphisms for diversity assessment in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Mol. Breed.* 2009;23(4):669–684. Doi: <http://doi.org/10.1007/s11032-009-9264-0>
- Kizito EB, Bua A, Fregene M, Egwang T, Gullberg U, Westerbergh A. 2005. The effect of cassava mosaic disease on the genetic diversity of cassava in Uganda. *Euphytica.* 2005;146(45):45–54. Doi: <http://doi.org/10.1007/s10681-005-2959-3>
- Lamprecht M. Genetic diversity and farmers selection of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) varieties on small-scale farms in Northern and Central Vietnam (tesis de maestría). Upsala: Department of Urban and Rural Development, Swedish University of Agricultural Sciences; 2015. 55 p.
- Lebot V. Tropical root and tuber crops: Cassava, sweet potato, yams and aroids. Oxford: CAB International; 2009. 440 p.
- McKey D, Beckerman S. Chemical ecology, plant evolution, and traditional manioc cultivation systems. In: Hladik CM, Hladik A, Linares OF, Pagezy H, Semple A, Hadley M. Tropical forests, people and food: Biocultural interactions and applications to development. Paris/Londres: UNESCO/ The Parthenon Publishing Group; 1993. p 83-112.
- McKey D, Elias M, Pujol ME, Duputié A. The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytol.* 2010;186(2):318–332. Doi: <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03210.x>
- Mendoza-Hernández D, Rodríguez-Uaroke O, Mendoza-Rivera C, Mendoza-Rivera E, Gómez A, Kutdo L, Ortiz-Valencia J, Crisóstomo-Ortiz J. Moniya ringo, Mujer de abundancia y reproducción: Estudio de caso de la chagra de la Gente de Centro, Resguardo Indígena de Monochoa. Bogotá, D.C: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas “SINCHI”, 2017. 188 p.
- Montero RM, Correa AM, Siritunga D. Molecular differentiation and diversity of cassava (*Manihot esculenta*) taken from 162 locations across Puerto Rico and assessed with microsatellite markers. *AoB Plants.* 2011;11:1–13. Doi: <http://doi.org/10.1093/aobpla/plr010>
- Morcote-Ríos G, Raz L, Giraldo-Cañas D, Franky C, León-Sicard T. Terras Pretas de Índio of the Caquetá-Japurá River (Colombian Amazonia). *Tipití: J. Soc. Anthropol. Lowland South America.* 2013;11(2):30-39.
- Olsen KM. Population history of *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) inferred from nuclear DNA sequences. *Mol. Ecol.* 2002; 11(5):901–911.
- Olsen KM, Schaal BA. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *PNAS.* 1999;96(10):5586–5591. Doi: <http://doi.org/10.1073/pnas.96.10.5586>
- Olsen KM, Schaal BA. Microsatellite variation in cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: Further evidence for a southern Amazonian origin of domestication. *Am. J. Bot.* 2001;88(1):131–142. Doi: <http://doi.org/10.2307/2657133>
- Ospina B, Ceballos H. La yuca en el Tercer Milenio: sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Bogotá: CIAT, CLAYUCA; 2002. 586 p.
- Páez Z, Alarcón R. Etnobotánica y valor económico de las variedades de yuca, *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae), utilizadas por los Quijos- Quichua de la zona del Alto Napo, Ecuador. En: Alarcón R, Mena PA, Soldi A (eds.), Etnobotánica, valoración económica y comercialización de recursos florísticos silvestres en el Alto Napo, Ecuador. Quito: Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos EcoCiencia; 1994. pp 111–128.
- Peña-Venegas C, Mazorra A, Acosta LE, Pérez MN. Seguridad alimentaria en comunidades indígenas del Amazonas: ayer y hoy. Bogotá: Instituto Sinchi; 2011. 146 p.
- Peña-Venegas C, Stomph TJ, Verschoor G, Lopez-Lavalle LAB, Struik PC. Differences in manioc diversity among five ethnic groups of the Colombian Amazon. *Diversity.* 2014;6(4):792–826. Doi: <http://doi.org/10.3390/d6040792>
- Peroni N, Hanazaki N. Current and lost diversity of cultivated varieties, especially cassava, under swidden cultivation systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2002;92(2-3):171–183. Doi: [http://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00298-5](http://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00298-5)
- Perrut-Lima P, Mühlén GS, Carvalho CRL. Cyanogenic glycoside content of *Manihot esculenta* subsp. *flabellifolia* in south-central Rondônia, Brazil, in the center of domestication of *M. esculenta* subsp. *esculenta*. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2014;61(6):1035–1038. Doi: <http://doi.org/10.1007/s10722-014-0105-6>
- Prance GT. The ethnobotany of Amazon Indians as a tool for the conservation of biological diversity. *Monogr. Real Jard. Bot. Córdoba.* 1997;5:135-143.
- Pujol B, David P, McKey D. Microevolution in agricultural environments: How a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecol. Lett.* 2005;8:138–147. Doi: <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00708.x>
- Pujol B, Gigot G, Laurent G, Pinheiro-Kluppel M, Elias M, Hossaert-McKey M, et al. Germination ecology of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) in traditional agroecosystems: seed and seedling biology of a vegetatively propagated domesticated plant. *Econ. Bot.* 2002;56:366–379. Doi: [http://doi.org/10.1663/0013-0001\(2002\)056\[0366:geocme\]2.0.co;2](http://doi.org/10.1663/0013-0001(2002)056[0366:geocme]2.0.co;2)
- Rival L, McKey D. Domestication and diversity in manioc *Manihot esculenta* Crantz ssp. *esculenta* Euphorbiaceae. *Curr. Anthropol.* 2008;49(6):1119–28.
- Roa AC, Maya MM, Duque MC, Tohme J, Allem AC, Bonierbale MW. AFLP analysis of relationships among cassava and other *Manihot* species. *Theor. Appl. Genet.* 1997;95:741–750. Doi: <http://doi.org/10.1007/s001220050620>

- Rodríguez A. Las plantas cultivadas por la gente de centro en la Amazonia colombiana. Bogotá: Proyecto Putumayo Tres Fronteras del Programa Trinacional, Tropenbos Internacional Colombia; 2013. 101 p.
- Rodríguez CA. Monitoreos comunitarios para el manejo de los recursos naturales en la Amazonia colombiana, Volumen 2: sistemas agrícolas, chagras y seguridad alimentaria. Bogotá: Proyecto Putumayo Tres Fronteras del Programa Trinacional, Tropenbos Internacional Colombia; 2010. 55 p.
- Salick J, Cellinese N, Knapp S. Indigenous diversity of cassava: Generation, maintenance, use and loss among the Amuesha, peruvian upper amazon. *Econ. Bot.* 1997;51:6–19. Doi: <http://doi.org/10.1007/BF02910400>.
- Sardos J, McKey D, Duval MF, Malapa R, Noyer JL, Lebot V. Evolution of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) after recent introduction into a South Pacific Island system: the contribution of sex to the diversification of a clonally propagated crop. *Genome.* 2008;51(11):912–921. Doi: <http://doi.org/10.1139/G08-080>
- Sierra S, Raz L. Uso y manejo de las especies sembradas en las chagras de dos comunidades Murui-Muinane de la Amazonia Colombiana. *Ethnobot. Res. Appl.* 2014;12(1547-3462):473–495. Doi: <http://doi.org/10.17348/era.12.0.473-495>
- Tiago AV, Rossi AAB, Tiago PV, Carpejani AA, Silva BM, Hoogerheide ESS, *et al.* Genetic diversity in cassava landraces grown on farms in Alta Floresta-MT, Brazil. *Genet. Mol. Res.* 2016;15(3):1–10. Doi: <http://doi.org/10.4238/gmr.15038615>
- Tovar E, Bocanegra JL, Villafañe C, Fory L, Velásquez A, Gallego G, Moreno R. Diversity and genetic structure of cassava landraces and their wild relatives (*Manihot* spp.) in Colombia revealed by simple sequence repeats. *Plant Genet. Resour.-C.* 2015;14(3):200–210. Doi: <http://doi.org/10.1017/S1479262115000246>
- Triana-Moreno LA, Rodríguez NC, García J. Dinámica del sistema agroforestal de chagras como eje de la producción indígena en el Trapecio Amazónico (Colombia). *Agron Colomb.* 2006;24(1):158–169.
- Van der Hammen MC. El manejo del mundo: Naturaleza y sociedad entre los Yukuna de la Amazonía Colombiana. Bogotá: Tropenbos-Colombia; 1992. 378 p.
- Van der Hammen MC, Rodríguez CA. Sembrar para nietos y bisnietos: Manejo de la sucesión forestal por los indígenas Yukuna-Matapí de la Amazonia colombiana. *Cespedesia.* 1996;21:257-270.
- Varvio SL, Chakraborty R, Nei M. Genetic variation in subdivided populations and conservation genetics. *Heredity.* 1986;57:189–198. Doi: <http://doi.org/10.1038/hdy.1986.109>
- Vélez GA, Vélez AJ. Sistema agroforestal de “chagras” utilizado por las comunidades indígenas del medio Caquetá (Amazonía Colombiana). *Rev. Colomb. Amaz.* 1992;6(1):101-134.
- Wang W, Feng B, Xiao J, Xia Z, Zhou X, Li P, *et al.* Cassava genome from a wild ancestor to cultivated varieties. *Nat. Commun.* 2014;5,5110:1-9. Doi: <https://doi.org/10.1038/ncomms6110>
- Wangsomnuk PP, Ruttawat B, Wongtiem P. Identification of Genetically Distinct Cassava Clones from On-Farm Plantations to Widen the Thai Cassava Breeding Gene Pool. *Am. J. Plant Sci.* 2013;4(8):1574–1583. Doi: <http://doi.org/10.4236/ajps.2013.48190>
- Wilson WM, Dufour DL. Why «bitter» cassava? Productivity of «bitter» and «sweet» cassava in a tukanoan indian settlement in the Northwest Amazon. *Econ. Bot.* 2002;56(1):49–57. Doi: [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2002\)056\[0049:WBC POB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2002)056[0049:WBC POB]2.0.CO;2)