

Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* ssp. *glaucum*) au Sud-Niger

Thierry ROBERT^{(1)*}, Cédric MARIAC⁽²⁾, Clémentine ALLINNE⁽¹⁾,
Kairou ALI⁽²⁾, Yacouba BEIDARI⁽²⁾, Gilles BEZANÇON⁽²⁾,
Emmanuel COUTURON⁽²⁾, Djibo MOUSSA⁽²⁾,
Mammane Sani SASOU⁽²⁾, Moumouni SEYDOU⁽²⁾,
Ousmane SEYNI⁽³⁾, Moussa TIDJANI⁽²⁾, Anne LUXEREAU⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Université Paris VI. Génétique et évolution des plantes cultivées,
Laboratoire écologie systématique et évolution, Bat360, Université Paris-Sud,
91405 Orsay, France

⁽²⁾ Laboratoire de génétique des plantes. IRD au Niger : Adresse actuelle :
équipe Dynadiv. UMR 1097, Diversité des génomes des plantes cultivées.
IRD BP64501, 34394 Montpellier Cedex 05, France

⁽³⁾ Institut National de la Recherche Agronomique du Niger, Niamey, Niger⁽⁴⁾
FRE 2323, Eco-anthropologie CNRS-MNHN,
Laboratoire d'ethnobiologie-biogéographie, 43 rue Cuvier, 75005 Paris

Abstract: Seed management and genetic introgression between cultivated landraces, weedy and wild forms of pearl millet in South Niger. This work was designed to assess the effect of seed management by farmers on both the organization and the evolutionary dynamics of the genetic diversity of pearl millet landraces in south Niger. Moreover, we carried out an analysis of gene flow between domesticated and wild forms found in a parapatric situation.

Anthropologic surveys have shown that seeds sold on the markets originate from numerous villages of the whole area (South Niger) but also from other countries (Mali, Nigeria). However, for the great majority, seeds issued from non local varieties are only used for eating. This explains the very high genetic diversity found in pearl millet samples from the markets. However, the different markets are supplied from common sources, thus explaining the very low differentiation level found "between markets". Pearl millet seeds found on each market are therefore very representative of the regional genetic diversity.

* Correspondance et tirés à part : thierry.robert@ese.u-psud.fr

Due to the harsh conditions in this region, farmers must often complete their own production with seeds brought from external sources to ensure enough seeds for the sowing. We show that this practice generally increases therefore the genetic diversity within cultivated populations. This also decreases the genetic differentiation between populations belonging to the same variety but grown by different farmers, even though local differentiation can sometimes be observed in the case of whole population replacement.

Only three diagnostic alleles have been found in the wild/domesticated parapatric situation. However, *F_{st}* values between morphotypes were generally high, but varied a lot according to the locus. This definitely shows that these wild and domesticated populations do not follow a drift/migration equilibrium. This is probably due to the high turnover of the domesticated population because of the seed flow described above. Outcrossing rate estimations strongly suggest the occurrence of homogametic fertilizations. They might be due to pollen competition phenomenon already described in experimental crosses in pearl millet. Although it is still not clear if this homogamy can modulate *per se* gene flow between wild and domesticated forms, our results argue in favour of a limited dispersal of pollen from the wild population into the field. Finally, these results are rather in favour of the previously suggested hypothesis of a minor contribution of direct hybridizations between the domesticated and wild forms to the great amount of intermediate phenotypes (*soun*) found in the fields of the area. Seed dispersal by humans would be the major causal factor.

seed management / gene flow / mating system / AFLP / microsatellites / Pearl millet

Résumé : Nos résultats montrent que les modalités de gestion des semences de mil et des modes d'approvisionnement sont responsables d'un brassage génétique très large à l'échelle régionale. Ils contribuent ainsi, sans doute de façon majeure, à la grande homogénéité génétique observée au sein des pools cultivés de la région, quelle que soit leur appartenance variétale. La diffusion des *soun* (formes intermédiaires domestiques/sauvages) à l'échelle de la région serait ainsi liée à une circulation importante et une utilisation accrue de semences issues d'épis non sélectionnés. L'analyse du système de reproduction de mils domestiques, spontanés et sauvages en situation de parapatric suggère par ailleurs l'existence de fécondations de type homogamétique. Elles pourraient être dues à des mécanismes de compétitions polliniques déjà décrits chez le mil dans des conditions de croisements contrôlés. Il n'est toutefois pas démontré que ces processus puissent moduler les flux de gènes entre mils domestiques et sauvages. Néanmoins, l'analyse de la diversité, présente au niveau des nuages de pollens fécondant les différents morphotypes, suggère une dispersion efficace très limitée du pollen issu de la population sauvage vers le champ.

gestion des semences / flux de gènes / allogamie / AFLP / microsatellites / mil

1. INTRODUCTION

La diversité génétique des plantes cultivées dans les agrosystèmes non intensifs se caractérise généralement par une dynamique évolutive importante sous l'effet conjugué des pressions anthropiques et écologiques. La variabilité génétique évaluée à l'aide de marqueurs moléculaires « anonymes » et la diversité agro-morphologique sont bien souvent peu corrélées dans les populations domestiques du fait des facteurs biologiques et humains qui modulent les pressions de sélection agissant différemment sur les différentes régions du génome (celles qui sont neutres et celles qui sont la cible de la sélection). Parmi ces facteurs évolutifs, les flux de gènes entre variétés [3] ou même entre formes domestiquées et sauvages [5] jouent un rôle parfois majeur. Les pratiques agricoles contribuent à moduler ces flux de gènes, qui aident à enrichir sans cesse la variabilité génétique des variétés. Traditionnellement, la gestion des semences est perçue comme une modalité permettant une sélection diversifiante, et donc le maintien, voire la création d'une diversité phénotypique importante malgré les flux de gènes. On peut toutefois s'interroger sur la portée générale de ce schéma dans la mesure où les modalités de gestion des semences sont contraintes par l'environnement écologique et social. La situation du mil au Niger nous semble une bonne illustration de ce processus. Les modalités de gestion de la semence sont effectivement largement modulées par les pressions imposées par les conditions mésologiques (sécheresse, qualité des sols) et par des facteurs sociaux complexes et évolutifs. Lors de situations de pénuries en semences de qualité, les flux de gènes pourraient alors être en réalité des éléments de déstructuration de la diversité, et même d'érosion lors de remplacements de stocks de semences à partir de sources particulières voire restreintes. Nos travaux antérieurs ont suggéré que les flux de gènes, *via* notamment les flux de semences pourraient expliquer la très faible différenciation génétique observée au niveau de la région [15]. Pourtant, les résultats suggéraient aussi que l'apport de semences extérieures au moment des semis pouvait également être responsable des différenciations génétiques temporelles observées localement suggérant ainsi une dynamique importante de la diversité des populations cultivées, et surtout l'existence de sources de semences génétiquement différenciées du pool régional. La compréhension des mécanismes expliquant cette situation nécessite une connaissance approfondie des stratégies des agriculteurs et des modalités d'approvisionnement en semences, notamment dans les conditions de pénuries.

Par ailleurs, nos travaux antérieurs suggéraient que les flux de semences pourraient contribuer de façon majeure à la diffusion dans les champs cultivés des plantes à phénotype intermédiaire (domestique/sauvage), appelées « *soun* » localement. Selon cette hypothèse, la contribution des hybridations directes entre mils sauvages et mils cultivés à la quantité de *soun* observés dans les champs et à leur maintien serait limitée par une reproduction plutôt en endogamie. Les arguments sur lesquels repose cette hypothèse sont toutefois très indirects puisqu'ils se basent sur l'analyse de la structuration de la variabilité génétique dans des situations de sympatrie entre mils cultivés et mils sauvages.

Le présent travail avait un double objectif : 1- une analyse des stratégies des agriculteurs en pays Zarma pour l'approvisionnement et les échanges de semences en vue de la constitution du stock pour les semis, et de leurs conséquences sur le plan de la variabilité génétique des populations cultivées ; 2- une étude des flux de gènes *in situ* entre formes domestiques, spontanées et sauvages du mil, par l'analyse de descendances en pollinisation libre dans une situation de parapatricie entre ces différents morphotypes.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Enquêtes anthropologiques

Des enquêtes ont été réalisées auprès des agriculteurs afin de comprendre les modalités de gestion des semences et les motivations qui les sous-tendent. L'objectif était aussi d'identifier les stratégies d'approvisionnement en semences des agriculteurs ainsi que les circuits d'échanges et de commerces des semences. Des enquêtes ont aussi été effectuées sur les marchés de la région (fig. 1) afin d'identifier les provenances des grains qui y sont vendus mais aussi leur qualité (chandelles intactes, grains en vrac, grains issus de *soun*...).

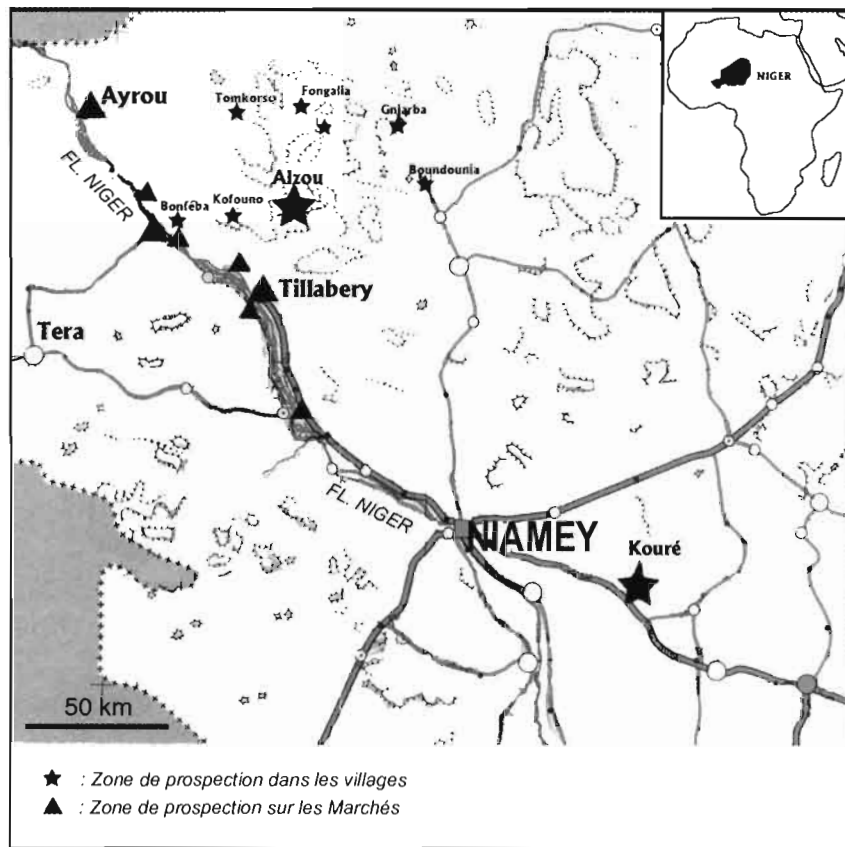


Figure 1 : Carte de la zone où les travaux ont été réalisés et emplacements des villages et marchés où les enquêtes et les échantillonnages ont été réalisés.

2.2. Flux de semences, organisation et dynamique de la variabilité génétique au sein des mils cultivés

La recherche s'est déroulée sur une zone recouvrant trois régions administratives du Sud-Niger (fig. 1). Les échantillonnages ont été réalisés :

- sur les épis sélectionnés par les agriculteurs lors de la récolte 2000 (« semence propre »), soit 29 cultivars répartis en 5 variétés, prélevés chez 20 agriculteurs ;
- sur les lots de semences extérieurs (« apports extérieurs »), compléments des semences propres au moment du semis 2001 ;
- sur les marchés de la région dont les enquêtes ont montré qu'ils étaient les principales sources d'approvisionnement extérieures des agriculteurs.

Ces échantillonnages ont été réalisés en 2001. Quatre variétés du Burkina Faso, de la République centrafricaine, du Bénin et du Mali ont été ajoutées à l'analyse.

L'analyse de la variabilité génétique a été réalisée sur la base de marqueurs AFLP. Les échantillons des « semences propres » des agriculteurs ont été analysés à l'aide de 7 couples d'amorces révélant un total de 439 bandes dont 224 polymorphes. Deux combinaisons d'amorces ont été ensuite choisies pour l'analyse des échantillons d'apports extérieurs, des échantillons prélevés sur les marchés. Elles ont permis de révéler 71 bandes polymorphes. Cette seconde analyse a porté sur un total de 887 individus. Les distances de Dice, calculées à partir de l'indice de similarité de Sokal et Michener (1958) ont été estimées entre tous les couples d'individus. La matrice des distances génétiques inter individuelles a été décomposée par une analyse de variance moléculaire (AMOVA, [4]) afin d'estimer les composantes de la variation (F-statistiques) liées aux différents facteurs identifiés a priori (interpopulations, interrégion, intervariétés). Les distances entre populations ont été calculées selon Jin et Chakraborty (1994) [6].

2.3. Analyse du système de reproduction et des nuages de pollen fécondant les mils domestiques et spontanés en situation de sympatrie

L'expérimentation s'est déroulée dans un champ de mil (3,7 ha) en situation de parapatrie avec une grande et dense population de mils sauvages (5,2 ha) dans le village d'Alzou (fig. 1). L'analyse moléculaire a été réalisée sur des descendances iso-femelles (descendances demi-frères. Chaque descendance est échantillonnée sur un même épi) à l'aide de 10 locus microsatellites [10], [1]. Les descendances ont été récoltées sur une quinzaine de plantes dans chacune des quatre catégories morphologiques suivantes : domestiques, *soun* présents dans les lignes de semis (dans les poquets), *soun* hors poquets et mils sauvages. Au total, 670 descendants ont été analysés. Les estimations des taux d'allogamie simple et multi-locus et des fréquences alléliques dans les nuages polliniques fécondants ont été réalisées selon le modèle de Ritland [11]. Les estimations ont été effectuées selon une analyse hiérarchique : soit en considérant la population totale des descendants (tous morphotypes confondus), soit par groupe de morphotypes.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Flux de semences, organisation et dynamique de la variabilité génétique au sein des mils cultivés

3.1.1. *Organisation de la variabilité génétique des mils cultivés au niveau régional (semences propres)*

La variabilité génétique entre régions n'explique que 1,91 % de la variabilité génétique totale. Contrairement à nos résultats antérieurs sur un nombre d'échantillons et de variétés plus faibles [15] la diversité entre cultivars n'est pas négligeable. Elle explique plus de 5 % de la variation totale. Le facteur « durée du cycle » explique plus de 3 % de la variabilité génétique. Ce résultat confirme sur un plus grand nombre de populations, la différenciation très faible entre cultivars à cycles différents qui avait déjà été constatée sur un seul couple de variétés. Malgré la très faible différenciation des cultivars prélevés dans des régions différentes, une légère structuration Nord/Sud de la variabilité génétique est observée. Enfin, la comparaison de la diversité des mils du Niger avec celle des quatre variétés des pays voisins suggère que la variabilité génétique des cultivars du sud-Niger est une entité originale par rapport à la diversité régionale (fig. 2). En effet, les variétés « externes » apparaissent comme relativement distantes de l'ensemble Sud nigérien, à l'exception peut-être de la variété Burkinabé.

3.1.2. *Gestion des semences et flux de semences*

3.1.2.1. *Modalités de gestion de la semence*

Les agriculteurs sont très largement attachés à la semence de leurs ancêtres, notamment parce qu'elles sont porteuses de qualités symboliques en référence au passé mais toujours prégnantes. Dans le cas où la semence est perdue, elle peut être récupérée auprès d'un descendant de l'ancêtre commun ou d'un ami auquel il aurait été antérieurement fait don de semence venant de sa propre récolte. Dans les cas où tous les agriculteurs d'un village ont perdu leur semence, les approvisionnements portent en premier lieu sur les variétés de mil analogues à celles cultivées antérieurement.

Les agriculteurs de la région apprécient la nouveauté. À Alzou comme à Kouré, deux agriculteurs ont ainsi introduit et maintenu la variété tchoumo depuis une vingtaine d'année. Mais, la plupart du

temps, s'il n'y a pas de sélection particulière, ces variétés de mil perdent leurs caractéristiques car, d'après les agriculteurs, le hainikiré (variété majoritaire) est « le plus fort ». Ceci témoigne probablement des mécanismes d'introgression génétiques de ces variétés par la variété hainikiré, rendus possibles par la forte allogamie du mil et les situations de parapatrie des champs cultivés, voire même des cultures en mélange de variétés de mil différentes.

Les évolutions climatiques observées au cours des dernières décennies (augmentation de la fréquence des périodes de sécheresse dans le Sahel) ont très probablement accéléré les modifications dans les modes de gestion de la semence. La réduction des récoltes se traduit, pour une grande partie des agriculteurs, par l'obligation de compléter des lots de semences. D'autre part, la pénurie en semence propre conduit aussi parfois à la mise en culture de variétés délaissées depuis plusieurs cycles de culture, ou de variétés nouvelles qui peuvent être conservées ou abandonnées. La variété darancoba a été introduit dans ces conditions à Alzou (où il perdure encore aujourd'hui). En revanche, les mils du gouvernement distribués en 2001 n'ont pas été conservés par la majorité des agriculteurs.

3.1.2.2. *Comparaison de la diversité génétique des semences « propres » et des apports extérieurs*

Les semences propres et les apports extérieurs comparés chez un même agriculteur ont souvent un niveau de différenciation génétique significatif (jusqu'à 12 % selon nos données, tabl. I). Les apports extérieurs utilisés par différents agriculteurs sont aussi parfois génétiquement différenciés, conduisant ainsi à une augmentation significative de la diversité entre les populations cultivées par différents agriculteurs du même village alors que leurs semences propres ne l'étaient pas (fig. 2). Ils contribuent aussi vraisemblablement aux différences génétiques observées entre les récoltes 1999 et 2000 chez certains agriculteurs. L'utilisation d'apports extérieurs de semences a donc pour conséquence une augmentation de la diversité génétique des pools cultivés, aussi bien dans sa composante intrapopulation (chez un même agriculteur) que dans sa composante interpopulations (différents agriculteurs).

3.1.2.3. *Différenciation génétique des lots de semences échantillonnés sur les marchés*

Les agriculteurs s'approvisionnent en priorité auprès de leurs parents, voisins ou amis, mais également par achats sur les marchés ou auprès de

commerçants locaux. Lorsque les sécheresses sont fortes, ce dernier mode d'approvisionnement devient quantitativement important car l'entourage subit généralement les mêmes conditions de pénurie.

Tableau 1 : Valeurs des Fst obtenues à partir de l'analyse de variance moléculaire (AMOVA-effet « variétés ») dans trois exploitations du village d'Alzou. Ont été comparés : d'une part, les échantillons des variétés issus de la récolte entre eux (1) ainsi que les échantillons des variétés importés pour le semis entre eux (2), et d'autre part, les échantillons issus des récoltes avec les échantillons importés pour le semis (dernière colonne). La comparaison a été réalisée globalement et non variété par variété. D : variété darancoba ; HK : variété hainikiré (HK1 et HK2 correspondent à des apports extérieurs d'origines différentes) ; T : variété tchoumo ; S : variété somno (variété à cycle long contrairement aux trois autres). Dans les cas où des provenances différentes de la même variété ont été analysées, un indice apparaît accolé au nom de la variété. n.s. : valeur de Fst non significative.

Agriculteurs	Variétés semées et issues de la récolte (1)	Fst	Variétés semées issues d'apports extérieurs (2)	Fst	Fst entre (1) et (2)
1	D, HK	0,068	D, HK	0,03	0,078
2	T, HK	n.s.	HK1, HK2, S	HK1/HK2 : n.s. HK1/S : 0,20 HK2/S : 0,17	0,055
3	D, HK	n.s.	HK, S	0,046	0,12

L'analyse de la diversité génétique trouvée au niveau des marchés a montré qu'il n'y a pas de différenciation génétique entre les échantillons prélevés sur les différents marchés de la région (celle-ci explique moins de 1 % de la variabilité génétique totale). La différenciation entre échantillons trouvés sur un même marché est faible également, mais significative. La figure 2 montre que les semences échantillonnées sur les marchés et les apports extérieurs sont répartis sur toute la largeur de l'arbre alors que les semences propres des deux villages « témoins », Kouré et Alzou sont nettement regroupées. Cette représentation confirme aussi que, cette année-là au moins, les apports extérieurs d'Alzou et Kouré sont pour la plupart nettement différenciés des semences propres récoltées dans les deux villages. En revanche, il n'y a pas de structuration claire de la diversité génétique des apports extérieurs utilisés dans les deux villages, pourtant très distants l'un de l'autre, ce qui est en accord avec l'absence de différenciation des marchés de la région.

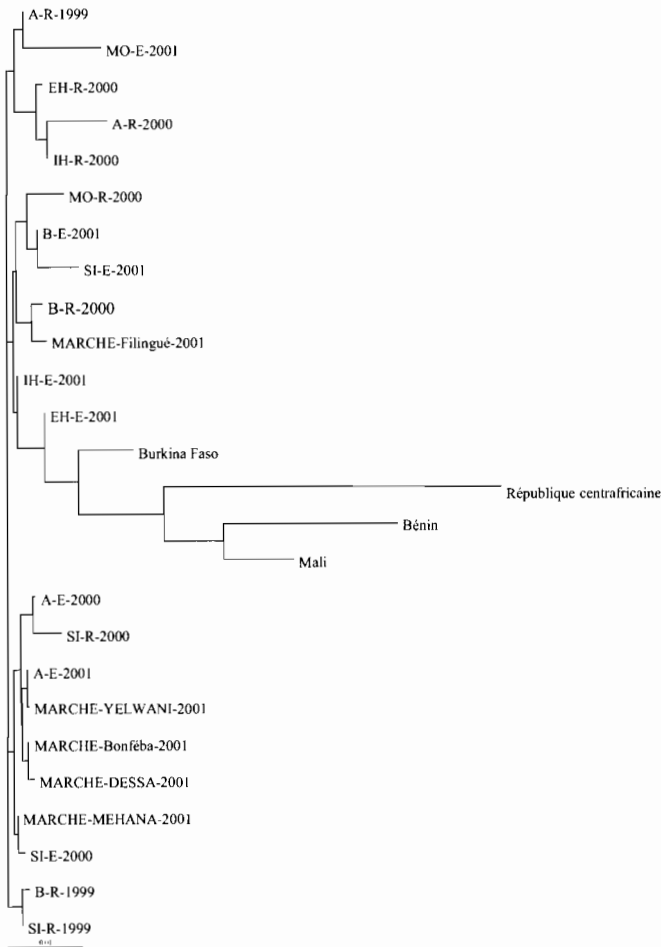


Figure 2 : Arbre construit à partir de la matrice des distances inter populations [6] par la méthode de « neighbour-joining ». Une vingtaine d'individus par population a été analysée. Tous les échantillons représentés ici appartiennent à la variété hainikiré. Le premier groupe de lettre (A, MO, IH, EH, B, SI) désigne l'agriculteur chez lequel l'échantillonnage a été effectué. La lettre suivante désigne l'origine de l'échantillon : R, échantillon issu de la propre récolte de l'agriculteur et constituant une partie de la semence ; E : échantillon prélevé dans les apports extérieurs qui ont effectivement été utilisés pour le semis (à chaque fois il s'agit de la même variété que celle correspondant à la semence propre de l'agriculteur). Enfin, vient l'année de récolte de la semence (R) ou du semis (E). Des échantillons de la même variété, prélevés sur les différents marchés de la région, ont également été inclus dans l'analyse.

Les enquêtes réalisées auprès des commerçants permettent de comprendre les mécanismes expliquant cette situation. Après la récolte, des agriculteurs vendent des bottes à des revendeurs locaux. Dans ce cas, la provenance des semences est localisée. Néanmoins, ces commerçants peuvent aussi s'approvisionner sur les marchés de la région. On trouve aussi des semences vendues par de gros commerçants spécialisés dans l'achat et la revente des céréales. Ils ont un bassin de collecte beaucoup plus large que celui décrit ci-dessus. Ils s'appuient sur un réseau de petits collecteurs qui sillonnent les campagnes après la récolte. Ils rachètent des stocks auprès des petits commerçants des villages et affrètent des camions qui transportent du mil provenant de bien plus loin (par exemple, du Mali ou de Niamey qui fonctionne comme un centre collecteur national). La revente se fait ensuite *via* des petits revendeurs qui leur achètent des sacs de grains et sillonnent les différents marchés de la région. Cette situation explique probablement l'absence de différenciation génétique entre les échantillons collectés sur les différents marchés. Elle explique aussi vraisemblablement le faible niveau de différenciation intra-marché dans la mesure où bon nombre des vrac de grains sont très probablement issus de mélanges de provenance. La figure 2 montre aussi que les apports extérieurs lors du semis 2001 sont génétiquement très distants des variétés « extérieures » au Niger. Nos enquêtes ont montré que le mil du Mali par exemple est acheté surtout pour la consommation et rarement semé. Les variétés locales étant cultivées sur l'ensemble de la région, les acheteurs ne maîtrisent pas la provenance précise des semences achetées sur les marchés.

Enfin, on trouve parmi les vrac de grains, le produit de la récolte des *soun* par les femmes. Elles le vendent en effet à des collecteurs ou l'échangent sur les marchés contre d'autres biens. Les semences vendues contribuent ainsi à la diffusion, dans la région, de morphotypes largement introgressés par des allèles issus de mils spontanés.

3.2. Analyse du système de reproduction et des nuages de pollen fécondant les mils domestiques et spontanés en situation de sympatrie

3.2.1. Variabilité génétique des groupes morphologiques aux marqueurs microsatellites

Le polymorphisme révélé sur l'ensemble des morphotypes cultivés (domestiques et *soun* dans les poquets) et spontané (*soun* hors poquets et mils sauvages) en parapatrie par les 10 marqueurs microsatellites est

important (de 3 allèles pour le locus psmp 2202 à 11 allèles pour le locus psmp 2208). Les niveaux de différenciation génétique entre morphotypes estimés par locus sont pour la plupart significatifs (excepté pour les locus psmp 2237 et psmp 2202). Les *F_{st}* (significatifs à 1 %) varient de 0,018 pour psmp 2201 à 0,437 pour le locus 2247. Les résultats confirment la différenciation génétique significative entre formes domestiques et sauvages, observée précédemment sur la base des marqueurs AFLP [15]. Les *F_{st}* entre ces deux morphotypes sont cependant très variables selon les locus utilisés (de - 0,00545 (n.s.) pour le locus psmp 2202 à 0,471 pour le locus 2206). Ceci démontre que la structure de la diversité dans la situation de parapatrie étudiée ici ne correspond pas à un modèle classique d'équilibre dérive/migration. Ceci s'explique bien compte tenu de la dynamique évolutive forte des populations cultivées liées aux modalités de gestion de la semence décrites ci-dessus. L'inférence d'un nombre efficace de migrants par génération entre mils domestiques et sauvages sur la base des valeurs de *F_{st}* à partir des modèles classiques de Wright n'est donc pas possible ici. Les résultats montrent également la présence de trois allèles vraiment spécifiques soit des sauvages, soit des domestiques : - l'allèle 1 au locus psmp 2206 (fréquence de 0,542 dans le groupe des domestiques, fréquent également chez les *soun*, mais absent chez les mils sauvages) ; - l'allèle 11 du locus psmp 2208 (fréquence de 0,227 chez les mils sauvages, 0,042 chez les *soun* hors poquets et absent chez les domestiques et les *soun* dans les poquets, - l'allèle 9 au locus psmp 2266 (fréquence de 0,182 chez les mils sauvages et absents chez les autres).

L'analyse des descendance iso-femelles par le modèle de Ritland nous a permis d'estimer les fréquences alléliques dans les nuages de pollen ayant fécondé les plantes de chaque morphotype. La comparaison des pools polliniques fécondants avec les populations de plantes adultes de la génération précédente montre que la structuration dichotomique champ cultivé/population sauvage de la diversité génétique est observée également au niveau des nuages de pollen fécondants (fig. 3). Par ailleurs, les allèles spécifiques des mils sauvages sont absents ou très rares dans les nuages polliniques fécondant les mils du champ cultivé. L'allèle 9 au locus psmp 2266 est en effet totalement absent dans le nuage de pollen fécondant les mils domestiques et les *soun* dans les poquets, et reste rare (1,6 %) dans le nuage de pollen fécondant les *soun* hors poquets, alors qu'il est présent dans le pollen fécondant les mils sauvages (8,1 %). De même l'allèle 11 au locus 2208

est absent des pollens ayant fécondé les *soun* et rare dans ceux ayant fécondé les mils domestiques (0,9 %), alors qu'il est retrouvé avec une fréquence de 0,106 dans le pollen fécondant les mils sauvages. Ces résultats pourraient témoigner d'une contribution limitée du pollen des mils sauvages à la fécondation des plantes du champ.

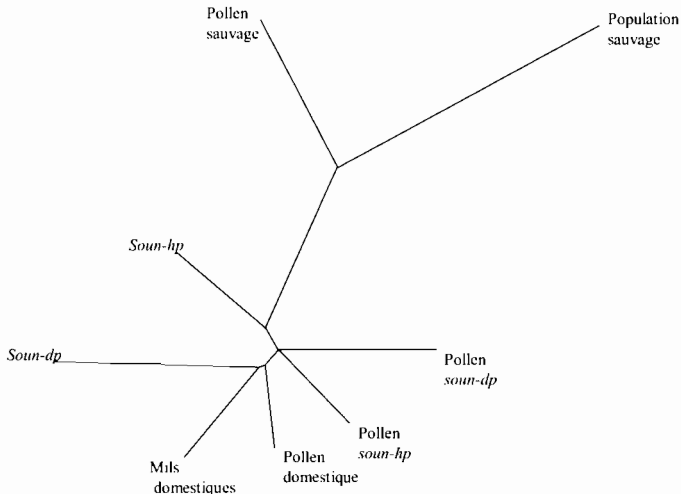


Figure 3 : Arbre non enraciné construit à partir de la matrice des distances de Gregorius calculées à partir des fréquences alléliques aux 10 locus microsatellites dans chaque groupe morphologique et dans les pollens fécondant chacun de ces groupes (fréquences estimées à l'aide du modèle de Ritland à partir des descendances iso-femelles). Soun-dp = soun dans les poquets ; Soun-hp = soun hors poquets.

En revanche, au niveau du champ cultivé, les nuages de pollen fécondant les différents morphotypes apparaissent peu différenciés, témoignant ainsi sans doute d'un large brassage au niveau du champ cultivé entre les différents morphotypes. Enfin, le pollen fécondant les plantes sauvages n'est pas très représentatif de la diversité génétique des mils sauvages, et est également assez différencié des mils du champ cultivé. Ceci pourrait témoigner d'une structuration spatiale de la variabilité génétique de la population sauvage dans la mesure où l'analyse des fréquences sur la population de mils sauvages s'est faite sur un échantillon spatialement plus dispersé que les mères des descendants analysés. Il se pourrait aussi que la contribution du champ au nuage de pollen fécondant les mils sauvages soit relativement importante. L'allèle 1 au locus 2206, spécifique des plantes du champ, est en effet retrouvé avec

une fréquence de 0,176 dans les pollens ayant fécondé les mils sauvages. Ces hypothèses sont renforcées par les observations des phénologies en station expérimentale. Les périodes de floraison des mils sauvages et des plantes dans les champs ne coïncident pas totalement, les mils sauvages étant relativement plus précoces que les mils cultivés. Ce phénomène pourrait contribuer à réduire les flux de gènes entre les mils sauvages et les mils domestiques. Cependant, la floraison des mils sauvages s'étale sur presque toute la durée de floraison des mils domestiques, du fait d'un important tallage. Il se pourrait donc qu'il y ait des événements importants d'hybridation des mils sauvages par les mils cultivés lors du pic de floraison de ceux-ci. L'analyse comparative de descendances issues de chandelles ayant fleuri à diverses périodes vis-à-vis du pic de floraison des mils sauvages pourrait permettre de tester cette hypothèse. Par ailleurs, l'utilisation d'un modèle probabiliste d'assignation des pollens individuels ayant participé aux événements de fécondation analysés devrait permettre d'aller plus en avant dans ces conclusions.

3.2.2. *Estimations des taux d'allogamie*

L'estimation multi-locus du taux d'allogamie (t) sur la population totale (champ cultivé et population sauvage) est de 0,974 (i.c. à 95 % : [0,954-0,991]). Les estimations multi-locus réalisées au sein de chaque groupe morphologique sont aussi très proches de 1 (0,97 à 1,02) selon les groupes. La valeur obtenue pour les mils sauvages (0,99) démontre l'absence d'autofécondation par géitonogamie qui pouvait être pourtant suspectée au vu de l'architecture des plantes et de leurs cinétiques de floraison (on observe en effet souvent de nombreux talles qui ont des floraisons coïncidentes mâles et femelles au sein d'une même plante). L'estimation multi locus (0,974) d'une part et la moyenne des estimations simple-locus sur la population totale d'autre part (0,918 ; i.c. à 95 % : [0,884-0,951]), sont significativement différentes, comme le montre l'absence de chevauchement de leurs intervalles de confiance à 95 %. Cette différence est imputable essentiellement aux locus *psmp 2247* et *psmp 2249* (tabl. 2). Ces résultats suggèrent fortement la violation d'une des hypothèses sous-jacentes au modèle d'estimation, et plus particulièrement celle qui suppose l'absence de corrélation entre les génotypes des gamètes mâles fécondants et le génotype des plantes fécondées [2], [12]. L'existence de fortes corrélations positives (homogamie) entre gamètes fécondants, aux locus *psmp 2247* et *psmp 2249*, expliquerait les faibles valeurs de t obtenues avec ces deux

locus. Une interprétation possible de ce résultat est que ces deux locus seraient en déséquilibre de liaison avec les facteurs génétiques impliqués dans l'homogamie. Les marqueurs psmP 2247 et psmP 2249 sont situés respectivement sur les groupes de liaison 1 et 6 de la carte génétique du mil, suggérant ainsi que différents facteurs génétiques (QTLs) seraient impliqués dans le processus d'homogamie.

Tableau 2 : Valeurs des estimations des taux d'allogamie (intervalles de confiance à 95 % entre crochets) à partir de familles de demi-frères (descendances iso-femelles) selon le modèle de Ritland, obtenues sur la population totale. Les estimations ont été obtenues sur la base de chaque locus pris individuellement.

Locus utilisé	PsmP 2201	PsmP 2202	PsmP 2206	PsmP 2208	PsmP 2227	PsmP 2237	PsmP 2247	PsmP 2249	PsmP 2266	PsmP 2285
Valeur de t	0,885 [0,67- 1,14]	1,234 [0,97- 1,55]	0,855 [0,74 -0,98]	0,966 [0,88- 1,05]	0,969 [0,73- 1,13]	0,941 [0,85- 1,04]	0,502 [0,28- 0,73]	0,594 [0,45- 0,76]	1,001 [0,92- 1,10]	0,890 [0,82- 0,99]

Des travaux antérieurs ont démontré l'existence, chez le mil, de phénomènes d'homogamie liés aux compétitions polliniques qui se déroulent lors de l'élongation des tubes polliniques dans le style [16]. Leur existence a été démontrée en conditions expérimentales aussi bien dans le cas de croisements entre cultivars issus d'une évolution en allopatrie [16], que dans des croisements entre formes domestiques et sauvages [13]. Ils pourraient alors jouer le rôle de limite aux flux de gènes entre formes domestiquées et spontanées [14]. Cependant, il n'y a que peu de données sur l'occurrence des compétitions polliniques en conditions naturelles. Chez le maïs, le rôle de ces compétitions en tant que facteur limitant les flux de gènes entre maïs et téosintes a déjà été proposé à partir de données expérimentales [7]. De tels mécanismes pourraient donc se produire aussi en conditions naturelles chez le mil. En revanche, nos résultats démontrent aussi que le processus d'homogamie supposé n'agirait pas spécifiquement lors des hybridations entre groupes morphologiques. En effet, les estimations des taux d'allogamie réalisées au sein de chaque groupe morphologique avec les données des locus 2247 et 2249, sont systématiquement et nettement inférieures aux estimations multi-locus, même si le phénomène est moins important au sein du groupe des mils sauvages (tabl. 3). Ce résultat montre que les processus responsables des fécondations de type homogamétique à ces deux locus sont opérants au sein de chaque groupe morphologique. Il est toutefois difficile de tirer des conclusions définitives de ces résultats compte tenu des valeurs parfois très élevées, des écarts-types associés aux estimations

« bi-locus ». Un point particulièrement intéressant est la présence sur le GL6 de QTLs de domestication [8], région qui semble donc impliquée dans des processus d'homogamie. La puissance de détection de l'homogamie limitant les flux de gènes entre morphotypes, sur la base de ces 10 locus, reste limitée du fait de la différenciation génétique relativement faible entre mils domestiques et sauvages pour certains locus. Leur implication dans une réduction éventuelle du niveau d'introgession génétique des formes domestiques par des allèles venant des formes sauvages pour des gènes affectant le syndrome de domestication reste donc une question ouverte.

Tableau 3 : Valeurs des estimations des taux d'allogamie (écarts-types entre parenthèses) à partir de familles de demi-frères (descendances iso-femelles) selon le modèle de Ritland, obtenues selon le groupe morphologique d'appartenance des plantes mères, et pour la population totale (dernière colonne). Les estimations ont été réalisées soit sur la base des génotypes multi-locus aux 10 marqueurs microsatellites, soit sur la base des deux locus psmp 2247 et psmp 2249.

Locus utilisés pour l'estimation de t	Groupe morphologique				
	Domestique	Soun dans les poquets	Soun hors poquets	Mils sauvages	Tous les morphotypes
Tous les locus (10 locus)	0,991 (0,05)	1,017 (0,084)	0,972 (0,026)	0,991	0,974 (0,01)
Locus psmp 2247 et 2249	0,636 (0,154)	0,666 (0,14)	0,577 (0,063)	0,775 (0,218)	0,637 (0,047)

Chez le maïs, [9] suggère le rôle de l'homogamie due aux décalages de floraison dans le maintien de la différenciation phénotypique des variétés précoces et tardives. On ne peut exclure qu'un phénomène analogue soit impliqué dans l'homogamie révélée ici. L'analyse de données sur les périodes de floraison des plantes mères échantillonnées ne permet cependant pas de tester cette hypothèse.

4. CONCLUSION

Nos résultats montrent que la diversité génétique « neutre » des populations cultivées au Sud-Niger répond à une dynamique évolutive qui s'apparente fortement à l'évolution d'une métapopulation comprenant des processus aléatoires d'extinction et recolonisation, à l'origine de différenciations locales (notamment, en cas d'essai ou d'adoption de semences exogènes). Nos résultats suggèrent aussi que cette dynamique est sans doute plus importante au nord qu'au sud de la

région. Ces résultats sont en accord avec les données sur la répartition des zones déficitaires en mil dans le Sud-Niger et avec nos enquêtes portant sur les taux d'approvisionnement en semences extérieures. Cette dernière zone pourrait donc être considérée, au moins à moyen terme, comme un « réservoir » des caractéristiques génétiques locales. La question reste de savoir quelles sont les conséquences de cette dynamique évolutive sur la diversité des gènes impliqués dans l'adaptation aux conditions locales.

L'analyse des événements de fécondation en situation de parapatrie entre un champ cultivé et une population sauvage suggère fortement que les événements d'hybridation sont asymétriques. La contribution des mils sauvages à la fécondation des mils présents au sein du champ cultivé est probablement faible. Les résultats obtenus suggèrent donc un isolement reproductif partiel entre les deux populations, sans doute principalement par une dispersion limitée du pollen sauvage dans le champ cultivé. Le poids de phénomènes d'homogamie, dont l'existence est largement suggérée par nos résultats, dans ce processus d'isolement spécifique entre mils cultivés et mils sauvages, reste à évaluer.

Ces conclusions confortent l'hypothèse selon laquelle la propagation des *soun* se réalise par diffusion des semences, probablement à partir de populations sources très nombreuses et spatialement dispersées, plutôt qu'à partir de flux de gènes récurrents entre formes domestiques et sauvages, y compris dans les zones de parapatrie entre ces deux formes. Les enquêtes et observations sur les marchés ont d'ailleurs montré que des grains issus de *soun* y étaient vendus et achetés en tant que semence. Les *soun* hors poquets sont probablement issus de l'égrenage des *soun* présents dans les poquets et/ou du resemis des *soun* hors poquets non éliminés lors des sarclages des saisons précédentes. Ils seraient ainsi issus majoritairement de croisements *soun* x *soun* ou *soun* x domestique, plutôt que de croisements impliquant des mils sauvages. Le maintien de ces formes sur le long terme ne peut pas non plus s'expliquer par des phénomènes d'autofécondation. Des analyses phylogéographiques sur les populations de *soun* à l'aide de marqueurs de l'ADN cytoplasmique, et l'étude génétique des plantules issues du recrutement de la banque de graines du sol, permettraient sans doute de conclure sur cette question.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier particulièrement le Bureau des Ressources Génétiques pour le soutien précieux qu'il a apporté à nos recherches et les deux lecteurs anonymes de notre article qui ont permis, par leurs suggestions et leurs corrections, d'améliorer notablement la qualité de notre texte.

RÉFÉRENCES

- [1] Allouis S., Qi X., Lindup S., Gale M.D., Devos K.M., Construction of a BAC library of Pearl Millet, *Pennisetum glaucum*, Theor. Appl. Genet. 102 (2001) 1200-1205.
- [2] Biljsma R., Allard R.W., Kahler A.L., Non random mating in an open-pollinated maize population, Genetics 112 (1986) 669-680.
- [3] 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, Molecular Ecology. Vol.10 (8), (2001) 1895-1908.
- [4] Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M., Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data, Genetics, Vol 131 (1992.) 479-491.
- [5] Jarvis D., Hodgkin T., Wild relatives and crop cultivars: detecting natural introgression and farmer selection of new genetic combinations in agroecosystems, Molecular Ecology, Vol. 8 (1999) S159-S173.
- [6] Jin L., Chakraborty R., Population dynamics of DNA fingerprint patterns within and between populations, Genet. Res. Camb. 63 (1994) 1-9.
- [7] Kermicle J.L., Allen J.O., Cross incompatibility between maize and teosinte, Maydica 35 (1990)399-408.
- [8] Poncet V., Lamy F., Devos K., Gale M., Sarr A., Robert T., Genetic control of domestication traits in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae), Theor. Appl. Genet. Vol. 100 (2000) 147-159.
- [9] Pressoir G., Impact de la gestion paysanne sur la différenciation génétique et phénotypique des populations traditionnelles de maïs des vallées centrales de Oaxaca au Mexique, Thèse de l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier (2003)106 p.
- [10] Qi X., Lindup S., Pittaway T., Allouis S., Gale M.D., Devos K.M., Development of simple sequence repeat markers from bacterial artificial chromosomes without subcloning, Biotechniques 31 (2001) 355-362.
- [11] Ritland K., Jain S.K., A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci, Heredity 47 (1981) 35-52.

- [12] Ritland K., 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci, *Heredity*, 2002 (88), 221-228.
- [13] Robert T., Lespinasse R., Pernes J., Sarr A., Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of Pearl Millet, *Génome* Vol 34, Avril (1991) 195-200.
- [14] Robert T., Lamy F., Sarr A., Evolutionary role of gametophytic selection in the domestication of *Pennisetum typhoides* (pearl millet): a two-locus asymmetrical model, *Heredity* 69 (1992) 372-381.
- [15] Robert T., Luxereau A., Mariac C., Ali K., Allinne C., Bani J., Beidari Y., Bezançon G., Cayeux S., Couturon E., Dedieu V., Moussa D., Sadou M., Seydou M., Seyni O., Tidjani M., Sarr A., Gestion de la diversité en milieu paysan : influence de facteurs anthropiques et des flux de gènes sur la variabilité génétique des formes cultivées et spontanées du mil (*Pennisetum glaucum* ssp. *glaucum*) dans deux localités du Niger, Actes du 4^e colloque national. Le patrimoine génétique : la diversité et la ressource. La Châtre, 14-16 octobre 2002. Bureau des Ressources Génétiques 2004.
- [16] Sarr A., Sandmeier M., Pernès J., Gametophytic competition in pearl millet (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf et Hubb.), *Genome* 30 (1988) 924-929.

Robert T., Mariac Cédric, Allinne C., Ali Kairou, Beidari Yacouba, Bezançon Gilles, Couturon Emmanuel, Moussa Djibo, Sasou Mammane, Seydou M., Seyni O., Tidjani Moussa, Luxereau A

Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* spp. *glaucum*) au Sud-Niger

In : Un dialogue pour la diversité génétique. Paris : BRG, 2005, p. 555-573

(Les Actes du BRG ; 5). ISBN 2-908-447-33-9 Colloque National du BRG : Un Dialogue pour la Diversité Génétique, 5.