

CHAPITRE X

SIGNIFICATION TAXONOMIQUE ET EVOLUTIVE DE LA STRUCTURE GENETIQUE DES MILS PENICILLAIRES

L. MARCHAIS, S. TOSTAIN et I. AMOUKOU

Laboratoire de Ressources Génétiques et Amélioration des Plantes Tropicales
ORSTOM ; B.P. 5045 - 34032 Montpellier Cedex

Après avoir été longtemps subdivisée en une multitude de taxons, l'espèce biologique des mils pénicillaires a été clairement reconnue par Biquez et Lecomte, 1969, Brunken, 1977. Ce dernier a toutefois maintenu trois sous-espèces à savoir le mil cultivé *Pennisetum glaucum* subsp. *glaucum*, le mil sauvage *P. glaucum* subsp. *monodii* et l'ensemble des formes intermédiaires regroupées sous *P. glaucum* subsp. *stenostachyum*, sans fournir de justification biologique précise. L'étude de la structure génétique des diverses populations de mil pénicillaire sauvages et cultivées existant de par le monde apporte cette justification pour les raisons suivantes :

- La distinction morphologique qui a servi à créer les sous-espèces chez le mil s'accompagne d'une autre distinction majeure pour les caractères enzymatiques.
- Une légère barrière à la reproduction s'exprimant par une malformation des graines sépare les mils cultivés des mils sauvages qui n'a pu être mise en évidence à l'intérieur de chacune des sous-espèces, malgré les fortes diversités y existant.
- Les premières études de populations naturelles cohabitant avec les mils cultivés montrent au sein de ces populations une subdivision en deux groupes correspondant aux sous-espèces sauvages et intermédiaires de Brunken.
- La considération de l'ensemble des diversités géographique et génétique des mils permet de proposer un schéma évolutif vraisemblable. La domestication du mil a sans doute eu lieu dans un berceau unique situé dans la région englobant la Mauritanie, le Sénégal et l'ouest du Mali pour les raisons suivantes :
 - . Le mil sauvage n'a été observé jusqu'à présent que sur la bordure méridionale du Sahara.
 - . L'Afrique de l'Ouest contient les formes de mil les plus domestiquées et les plus diverses entre elles, ce qui peut s'interpréter comme le produit de vieilles civilisations agraires fondées sur la culture du mil, acteurs de la domestication du mil depuis l'origine.
 - . La structure enzymatique des mils décrite par Tostain (Chapitre III de ce document) permet de préciser le schéma : La grande proximité enzymatique des mils sauvages et cultivés dans la partie ouest du Sahel autorise à y situer le berceau de la domestication du mil.

I - INTRODUCTION

Jusqu'à une date récente, sur la base de caractères morphologiques tels que la pilosité des glumelles, l'ornementation des soies de l'involucre, l'aristation des épillets, le nombre d'épillets par involucre, les flores distinguaient au sein des mils pénicillaires annuels environ 5 espèces sauvages, 15 espèces adventices des cultures et 13 espèces cultivées (Stapf et Hubbard, 1934, Hutchinson et Dalziel, 1962). L'observation des variétés agraires de mil en Afrique de l'Ouest a permis de s'apercevoir qu'une seule variété pouvait contenir 3 "espèces botaniques" différentes globalement moins différentes entre elles que deux échantillons appartenant à la même espèce botanique prélevés dans deux aires géographiques différentes (Bono, 1973). Il apparaissait que ces espèces n'avaient pas de sens des points de vue agronomique et génétique et que l'ensemble des mils cultivés appartenait à un même taxon (Clayton, 1972). L'étude de croisements sauvages et cultivés montrait dans le même temps que ces croisements réussissaient facilement, engendraient une descendance fertile et que les caractères distinctifs des deux parents avaient une hérédité simple (Bilquez et Lecomte, 1969). En définitive, l'ensemble des mils pénicillaires fut regroupé par Brunken (1977) en une seule espèce biologique avec trois sous-espèces correspondant au mil cultivé (*Pennisetum glaucum* subsp. *glaucum*), au mil sauvage (*P.glaucum* subsp. *monodii*) et aux formes intermédiaires (*P.glaucum* subsp. *stenostachyum*). Mais dans ces conditions, on pouvait se demander ce qui justifiait le maintien de trois sous-espèces.

Parallèlement aux recherches taxonomiques, l'étude de la diversité morphologique des mils engendra divers schémas quant à la domestication des mils et à leur évolution. Le berceau de la domestication fut situé en Ethiopie (Vavilov, 1950), le Haut-Niger (Murdock, 1959), la région Mauritanie-Sénégal (Stapf et Hubbard, 1934). Pour Portères (1976) et Harlan (1971) plusieurs domestications indépendantes auraient eu lieu dans un non-centre couvrant tout le Sahel sud saharien depuis la Mauritanie jusqu'au Darfour. Au total, les données archéologiques, botaniques et génétiques disponibles à l'époque n'ont pas permis de tirer des conclusions sûres.

Grâce à la collecte de l'essentiel des populations sauvages et des variétés agraires existant dans le monde, une étude systématique de la structure de cette espèce fut entreprise sur la base de caractères morphologiques et enzymatiques et la fertilité des croisements. La connaissance de la structure d'espèce permet maintenant de répondre aux questions posées.

II - STRUCTURE D'ESPÈCE ET TAXONOMIE

La sous-espèce *monodii* désigne les mils sauvages à savoir les mils poussant à l'état spontané en dehors des champs qui, de plus, ne montrent aucune trace de domestication. Leurs caractéristiques essentielles sont la caducité des épillets, un pédicelle d'involucre de longueur inférieure à 0,3 mm et des grains petits (longueur inférieure à 2,8 mm, largeur inférieure à 1,5 mm) cachés dans les glumelles. Ce type de mil est associé à une niche écologique : il est le seul mil pénicillaire subsistant dans la zone sahélienne pastorale sur le bord des oueds. En zone agricole, au voisinage direct des cultures, il conserve son identité morphologique et apparaît comme le seul mil spontané permanent.

L'étude morphologique de la descendance d'un échantillon de graines prélevées sur des pieds *monodii* dans le Nord du Sénégal en bordure de champs a montré clairement l'existence de deux groupes l'un conforme au mil sauvage, l'autre de nature hybride *monodii* x champ attestée par la pilosité du feuillage. Ce caractère est récessif. En règle générale, les mils cultivés sénégalais ont des feuilles glabres (Marchais et Tostain, 1992).

Distribution de la descendance d'un échantillon sauvage sénégalais

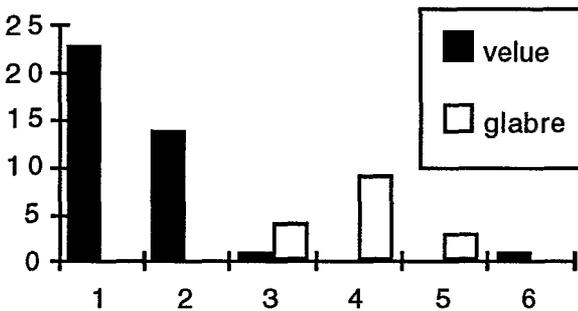


Figure 1

Distribution de la descendance d'un échantillon sauvage sénégalais

Distribution de la descendance d'un échantillon sauvage sénégalais dans les classes morphologiques découpées le long de l'axe 1 d'une analyse en composantes principales.

Une autre étude sur des mils spontanés poussant dans un oued à Keita (Niger) au milieu d'une région couverte de champs de mil montre, elle aussi, que les mils spontanés sont subdivisés en un groupe sauvage majoritaire et un groupe hybride issu de la pollinisation des pieds *monodii* de l'oued par les mils cultivés des champs voisins. Au contraire, dans le champ, mils cultivés et intermédiaires forment une même communauté de reproduction indépendante de la présence des mils spontanés (Tableau 1 et figure 2).

Tableau 1

Distribution des familles cultivées et sauvages observées à Keita suivant les classes découpées sur la première composante d'une analyse factorielle des correspondances des caractères morphologiques.

Classe	1	2	3	4	total
Descendance					
Sauvage 1988		23%	9%	67%	209
Adultes Oued 1990		20%	15%	65%	54
		B		C	
Descendance					
cultivée 1988	55%	45%			53
Champ 1990	38%	62%			77
	A				

A (Glabre = 0,22 Pgm A1 = 0,54)
0,17)

B (glabre = 0,36 Pgm A1 =

C (glabre = 0,55 Pgm A1 = 0,06)

Dans ces deux études, le mil sauvage montre un isolement reproductif de fait. Ils sont les occupants permanents de la niche écologique constituée par l'oued. Les autres mils spontanés apparaissent comme des plantes hybrides engendrées chaque année et qui disparaissent sans descendance. Les mils intermédiaires du champ apparaissent inféodés à la présence du mil cultivé. Cette observation s'accorde bien avec le fait que dans un champ laissé en jachère les mils *stenostachyum* disparaissent au bout de 2 ou 3 ans.

La définition morphologique du mil sauvage s'accompagne donc d'une définition écologique à laquelle il faut encore ajouter une définition enzymatique. Les mils sauvages malgré une différenciation interne marquée suivant les régions constituent un même ensemble entièrement distinct des mils cultivés (Tostain, 1992).

Cette disjonction implique l'existence de facto de certaines barrières à la reproduction entre mils cultivés et sauvages. Effectivement des barrières à la reproduction partielles ont été mises en évidence entre mils cultivés et sauvages. Elles consistent soit en malformation des graines hybrides (Amoukou et Marchais, 1992) soit en phénomènes de compétition pollinique défavorables aux hybridations entre ces deux formes (Robert et coll., 1991, exposé d'Amoukou dans ce séminaire, Chapitre IX) sans préjuger des autres barrières qui pourraient être découvertes. La malformation des graines n'a pu être mise en évidence dans les croisements entre mils cultivés ou entre mils sauvages. Elle marque biologiquement les deux groupes.

Descendance des pieds sauvages collectés à Keita en 1988

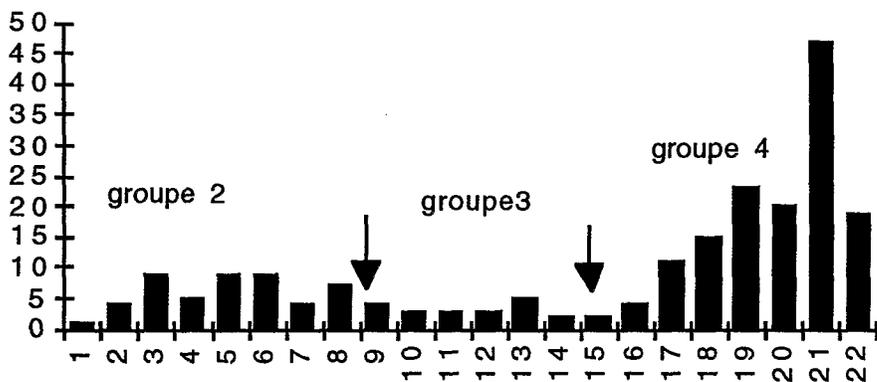


Figure 2

Vue détaillée de la distribution des descendance de pieds sauvages récoltés dans l'oued à Keita en 1988

Au total, la structure d'espèce observée au sein des mils pénicillaires montre essentiellement deux groupes, la forme sauvage pure de toute trace de l'action du cultivateur et la forme cultivée accompagnée d'un essaim de formes intermédiaires, adventices des champs de mil. Remarquons enfin que l'emploi du terme complexe d'espèces pour désigner l'ensemble des mils pénicillaires annuels apparaît excessif et inutile vue la simplicité de la structure de cette espèce.

III - STRUCTURE D'ESPÈCE ET DOMESTICATION

Les travaux de Brunken (1977) et Bilquez et Lecomte, (1969) ainsi que les travaux de cytogénétique (Jauhar, 1981) ont établi que seul parmi le genre *Pennisetum* le mil sauvage *P. glaucum subsp. monodii* pouvait être la source des mils cultivés. Or ce mil n'existe que dans le Sahel sud-saharien. Ces auteurs en ont conclu que cette région contient sans doute le berceau de la domestication.

De nombreux auteurs, outre les précédents, avaient également noté la grande diversité morphologique des mils cultivés en Afrique de l'Ouest (Upadhyay et Murty 1970, Portères 1976), sans évaluation quantitative. Une telle évaluation a été effectuée à Niamey (Niger) sur 267 plantes cultivées et 118 plantes sauvages choisies pour représenter toute la diversité existant dans les diverses populations de mil existantes. Elle a montré que les divers types morphologiques pouvaient être regroupés en grandes familles régionales et botaniques pouvant être discriminées dans une proportion globale de 67 % (Tableau 2). La discrimination est meilleure pour les mils cultivés que pour les mils sauvages ce qui est normal puisque les sauvages ont tous des valeurs très voisines pour la plupart de leurs caractères botaniques.

Elle montre aussi que les mils cultivés ouest africains sont les plus éloignés par leur morphologie des mils sauvages et qu'ils se différencient fortement en 5 grandes familles alors que les autres grandes régions géographiques comme l'Inde ou l'Afrique australe forment des groupes peu divers et homogènes. (Figure 3).

Tableau 2
Variabilité et différenciation des grandes familles morphologiques et de leurs groupements géographiques et botaniques

Familles	Effectif	% bien classés	Variabilité et taux de différenciation		(entre parenthèses)
Cultivés					
1 Sénégal	15	53	0,441		
2 Niger	43	76	0,405		
3 Saracolle	24	79	0,240	0,530(0,37)	
4 Dogon	7	71	0,122		
5 Côte Ouest	36	83	0,318		0,468(0,18)
6 Nilo Tchad	76	63	0,244	-	
7 Bantou	39	77	0,304	-	
8 Inde	27	70	0,203	-	1,00(0,60)*
Sauvages					
9 Mali ouest	20	60	0,282	-	
10 Tchad ouest	8	75	0,207	-	
11 Darfour	23	39	0,223	-	
12 Mauritanie	14	57	0,167	-	0,264
13 Niger agricole	11	64	0,103	-	
14 Sénégal	8	50	0,147	-	
15 Niger pastorale	21	52	0,132	-	
16 Sahara	13	77	0,126	-	

* La variabilité totale des mils est prise égale à 1

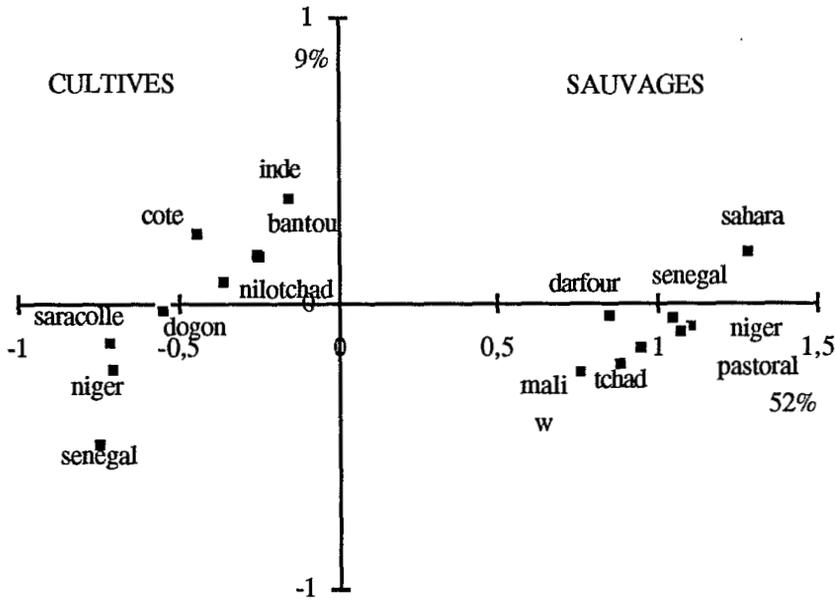


Figure 3

Position des moyennes des grandes familles morphologiques sur le plan des deux premiers axes d'une analyse en composantes principales de 14 caractères botaniques.

Ces observations signifient que l'Afrique de l'Ouest abrite les plus vieilles civilisations agraires fondées sur la culture du mil, alors qu'en Inde et en Afrique australe le mil pénicillaire n'est qu'une culture parmi d'autres. C'est en Afrique de l'Ouest que la domestication est la plus avancée. Il n'est donc pas déraisonnable d'y situer le berceau de la domestication de cette céréale.

La structure enzymatique décrite par Tostain (1987, 1989, 1992) présente la même image mais plus en détail. En Afrique de l'Ouest, les mils tardifs forment un même vaste groupe distinct des grandes familles précoces et très éloigné des mils sauvages. La domestication a donc engendré dans l'ordre les mils précoces puis les mils tardifs. De plus, le point de contact entre mils cultivés et sauvages se situe dans la région Mauritanie, Sénégal, Mali ouest. La conclusion la plus simple est qu'il n'y a eu qu'un seul berceau de la domestication et que tous les mils cultivés sont issus des mils domestiqués dans cette région.

IV - CONCLUSION

Les mils pénicillaires apparaissent en définitive structurés principalement par la domestication. Une structuration secondaire existe au sein de chacune des deux sous-espèces causée par la divergence géographique, les effets de fondation et de dérive, les idéotypes propres à chaque civilisation agraire mais elle ne semble pas avoir modifié la physiologie soit des mils sauvages soit des mils cultivés autant que la phase de passage du mil sauvage au mil cultivé. Seule cette phase a été facteur de spéciation.

L'analyse physiologique comparée des deux sous-espèces serait d'un grand intérêt pour confirmer la structure observée avec les caractères botaniques et enzymatiques mais aussi pour identifier éventuellement des caractères sauvages intéressants pour l'amélioration du mil cultivé. Force est, en effet, de constater jusqu'ici l'inutilité des études de structure d'espèce pour améliorer le mil.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUKOU (A.I.), and MARCHAIS (L.), 1993. Evidence of a partial reproductive barrier between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum glaucum*). *Euphytica*. (soumis)
- BILQUEZ (A.F.) et LECOMTE (J.), 1969. Relations entre mils sauvages et mils cultivés. Etude de l'hybride *Pennisetum typhoides*, Stapf et Hubb x *Pennisetum violaceum* L. (Rich). *Agron. Trop.* 24 : 249-257.
- BONO (M.) 1973. Contribution à la morphosystématique des *Pennisetum* annuels cultivés pour leur grain en Afrique occidentale francophone. *Agron. Trop.* (28) : 229- 329.
- BRUNKEN (J.N.), 1977. A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (gramineae). *Am. J. Bot.* 64 (2) : 161-176.
- BRUNKEN (J.), De WET (J.M.J.), and HARLAN (J.R.), 1977. The morphology and domestication of pearl millet. *Econom. Bot.* 1 : 163-174.
- CLAYTON (W.D.), and RENVOIZE (S.A), 1982. In Bolhill, R.M. (ed.) *Flora of Tropical East-Africa. Gramineae* (Part 3) Rotterdam.
- HARLAN (J.R.), 1971. Agricultural origins : Centres and non centres *Science* 174 468-477.

- HUTCHINSON (J.) and Dalziel (J.M.), 1936. Flora of West Tropical Africa London, first ed., vol. II, part. 2.
- JAUHAR (P.P.), 1981. Cytogenetics and breeding of pearl millet and related species. Progress and Topics in Cytogenetics. Editor Sandberg. Alan Liss, New York, 289 pp.
- MARCHAIS (L.) and TOSTAIN (S.), (1992). Bimodal phenotypic structure of two wild pearl millet samples collected in an agricultural area. *Biodiversity and Conservation* 1:170-178.
- MURDOCK (G.P.), 1959. Africa-Its people and their cultural history. Mc Graw Hill, New York.
- PORTERES (R.), 1976. The problem of the origin of candle millet (*Pennisetum*) In *Origins of African plant domestication* (Harlan J.R., de Wet J.M.J. and Stemler A. eds). The Hague, Mouton Press 433-441.
- ROBERT (T.), LESPINASSE (R.), PERNÈS (J.), SARR (A.), 1991. Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome* 34:195-200.
- STAPF (O.) and HUBBARD (C.E.), 1934 - *Pennisetum* pp. 954-1070. In the flora of tropical Africa (Prain D. Ed.) Vol. 9 Part. 6. London.
- TOSTAIN (S.), RIANDEY (M.F.), and MARCHAIS (L.), 1987. Enzyme diversity in pearl millet *Pennisetum glaucum* I. West Africa. *T.A.G.* 74 : 188-193.
- TOSTAIN (S.), and MARCHAIS (L.), 1989 - Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). L. Africa and India. *Theor. Appl. Genet.* 77 : 634-640.
- TOSTAIN (S.), 1992. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) 3. Wild millet *Theor. Appl. Genet.* 83 : 733-742
- UPADHYAY (M.K.), MURTY (R.), 1970. Genetic divergence in relation to geographical distribution in pearl millet Indian. *J. Genet. Pl. Breed.* 30: 704-715.
- VAVILOV (N.I.), 1950. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants *Chronica Botanica* 13:1-366.