

**INFLUENCE DES PRATIQUES CULTURALES SUR L'EVOLUTION DE LA FREQUENCE
DES HYBRIDES CHIBRA DANS UN CHAMP DE MIL,
Pennisetum glaucum (L.) R. Br., AU SAHEL**

Couturon E., Bezançon G., Renno J.F.

ORSTOM, Laboratoire de Génétique des Plantes, Niamey, Niger

RESUME

Les rendements en mil sont affectés par la proportion dans les champs de plantes chibra issues du brassage génétique entre la forme domestiquée et la forme sauvage. L'homme contrecarre ces échanges en appliquant une méthode culturale dont l'efficacité a été appréciée dans cette étude. En conditions contrôlées, des croisements entre mil cultivé et mil sauvage ont permis d'obtenir des semences de mil cultivé incluant une proportion connue d'hybrides (chibra F1). En champ paysan l'évolution du taux de survie des plantes et de la fréquence des chibras a été suivie au cours des différentes étapes de la culture : semis, germination, émergence, démariage, floraison et maturation. Le taux de germination des graines de 87% au laboratoire était de 44% au champ. La fréquence d'hybrides, corrélée au taux de survie des plantes, était de 41% dans les semences, de 30% dans la phase de germination, de 23% au stade de l'émergence. Elle chuta à 9% après le démariage des plantules par le paysan, tandis qu'elle n'était pas affectée par le démariage spontané des poquets. Des pressions de sélections naturelles et anthropiques contribuent au maintien dans l'agrosystème de l'intégrité du mil cultivé au contact du mil sauvage.

INTRODUCTION

Les paysans sahéliens différencient dans leurs champs de mil les formes déviantes des formes cultivées, les qualifiant de « chibra » en langage Haoussa au Niger, ou « N'doul » en Oualof au Sénégal. Les botanistes ont tout d'abord classé ces plantes déviantes ainsi que les formes sauvages et les formes cultivées au rang d'espèces, puis plus récemment au rang de sous-espèces (Van der Zon, 1992). Dans les régions où le mil cultivé et le mil sauvage sont en sympatrie, la fréquence des formes chibra dans les champs varie de 5% à 30% (Rey-Herme, 1992). Dans les populations de mil sauvage au contact du mil cultivé, cette fréquence a été estimée à 31% au Sénégal et à 19% au Niger (Marchais et Tostain, 1992). Des échanges géniques importants au sein de *P. glaucum* expliquent la faible différenciation isoenzymatique observée entre mil sauvage et mil cultivé qui correspond à celle observée entre des populations très proches (Tostain, 1993). Les flux de gènes entre la forme sauvage et la forme cultivée ont été mesurés dans une situation de voisinage similaire, en conditions expérimentales (Renno *et al.*, sous presse). Très dissymétriques, ils sont cinq fois plus importants dans le sens du mil sauvage vers le mil cultivé que dans l'autre sens. La distinction de trois sous-espèces chez le mil est donc peu justifiée au sens biologique. Le polymorphisme de *P. glaucum* est en grande partie le résultat du maintien en équilibre des formes extrêmes sauvages et cultivées, dû à des pressions de sélection différentielles, à des isolements à la reproduction (Renno *et al.*, 1996) et à des barrières à la reproduction prézygotiques (Sarr *et al.*, 1988 ; Robert *et al.*, 1991) ou postzygotiques (Amoukou et Marchais, 1993). Au-dessus du 14^{ème} parallèle nord, dans les zones où le mil cultivé est en contact avec le mil sauvage, les champs seraient donc rapidement envahis par les formes chibra s'il n'existait pas de fortes pressions de sélection naturelles et anthropiques contribuant à son élimination. Un retard de la germination de graines hybrides comparée à celle de graines du mil cultivé avait déjà été mis en évidence par Renno *et al.*, (1997). Le mil cultivé pourrait alors être avantagé, d'abord dans les poquets du fait de sa germination plus rapide, puis au moment du démariage quand le paysan choisit de conserver les plantes les plus vigoureuses. Dans le but de tester cette hypothèse, ainsi que de préciser la nature des pressions de sélection et de les quantifier, une expérimentation a été conduite dans un champ paysan. L'impact des principales pratiques paysannes (choix des semences, semis en poquet, démariage) sur l'évolution de la fréquence des hybrides chibra a été suivi au cours des différentes étapes culturales.

METHODES EXPERIMENTALES

Principe d'étude

Les semences utilisées par le paysan avaient été produites l'année précédente en conditions expérimentales par des croisements en fécondation libre entre du mil cultivé (cultivar Ankoutess) et du mil sauvage originaires de la région de Tanout (Niger). Préalablement, les géniteurs utilisés dans les croisements avaient été triés par électrophorèse enzymatique sur gel d'amidon, avec le système PGM (phosphoglucomutase), selon deux génotypes homozygotes au même locus : *Pgm (100, 100)* pour l'échantillonnage de mil cultivé et *Pgm (104, 104)* pour celui de mil sauvage. Dans ces conditions, les graines récoltées sur les plantes de phénotype cultivé puis fournies au paysan avaient deux génotypes possibles au locus *Pgm* dont les proportions ont pu être évaluées : soit *Pgm (100, 100)* si elles étaient issues du croisement cultivé x cultivé ou d'une autofécondation, soit *Pgm (100, 104)* si elles étaient issues d'une hybridation cultivé x sauvage. Ainsi, le génotype hybride ou cultivé des plantes du champ paysan a pu être déterminé par électrophorèse enzymatique à chaque stade de la culture, du début de la germination des graines jusqu'à la maturation. De plus, le génotype *Pgm (100, 100)* s'est exprimé préférentiellement par le phénotype cultivé et le génotype *Pgm (100, 104)* par le phénotype hybride chibra F1, intermédiaire entre les deux formes parentales.

Mise en place du champ par le paysan

Une parcelle de 3 m x 35 m a été délimitée dans une zone de culture du mil située 70 km à l'est de Niamey. Les opérations culturales ont été confiées à un cultivateur de cette zone. Les semences lui ont été fournies en début de saison des pluies sous la forme de 500 lots de 50 graines destinés au semis de 500 poquets selon le mode traditionnel.

Prélèvements et observations

Aux différents stades phénologiques des plantes (pré-émergence, émergence, floraison, maturation), ainsi qu'à chaque opération culturale (semis en poquets et démariage), un ou plusieurs échantillons de poquets tirés au sort ont été étudiés. Pour chaque poquet de ces échantillons, les plantes ont été dénombrées (estimation du taux de survie), leur taille a été mesurée (comparaison des croissances) et le locus *Pgm* a été analysé (détermination du taux d'hybrides chibra F1). Préalablement au semis en champ, 450 graines mises en germination en boîtes de Pétri ont permis de déterminer le taux de germination et la fréquence initiale d'hybrides chibra F1 dans les semences. L'âge des plantes a été mesuré en jours après semis (JAS). Au total, l'ensemble de ces observations a été réalisé à 5 reprises :

- à la pré-émergence (8 JAS) : seule une fraction des plantules de chaque poquet avait émergée, 42 poquets tirés au sort ont été prélevés et observés, dont 22 ont été analysés pour le locus *Pgm* ;
- à l'émergence (23 JAS) : toutes les plantules avaient émergé, 41 poquets tirés au sort ont été prélevés et observés ;
- au stade du démariage (36 JAS) : celui-ci a été déterminé par le paysan, 3 catégories de poquets ont été constituées selon son jugement :
 - des poquets non démariables (ND) parce que l'effectif de plantes était trop faible ;
 - des poquets démariables qui ont été démariés (D) ;
 - des poquets démariables qui n'ont pas été démariés (DND).

Un tirage au sort a été réalisé dans chacune de ces catégories aboutissant à 3 échantillons, soit 27 poquets non démariables (ND), 26 poquets démariés (D), 14 poquets démariables non démariés (DND). Mises à part les observations sur les plantes éliminées par le paysan au démariage (poquets D), toutes les observations ont été réalisées *in situ* en préservant les poquets. Seul un fragment de feuille a été prélevé sur les plantes pour l'analyse enzymatique :

- à la floraison (87 JAS) : les plantes des mêmes poquets (27 ND, 26 D, 14 DND) ont été dessouchées et observées ;
- à la fin de la maturation (110 JAS) : les observations ont porté sur le reste des poquets, soit 78 poquets non démariables (ND') et 16 poquets démariés (D'). Un bilan des plantes ayant produit des graines a été établi.

Tous les poquets de la parcelle ont donc été observés.

RESULTATS

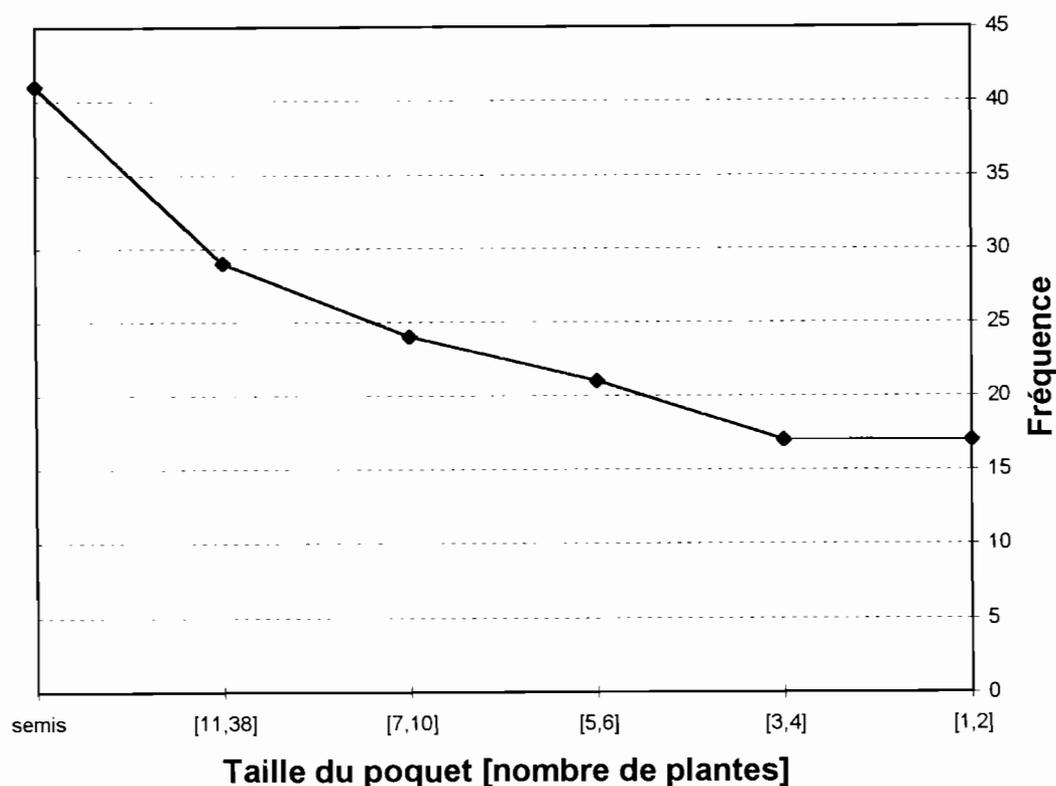
Evolution du taux de survie

Sur 500 poquets semés au champ, seulement la moitié a émergé, l'installation des plantes ayant probablement été perturbée par une absence de pluie observée entre la pré-émergence et l'émergence. Le taux de germination, de 87% en boîte de Pétri, passe à 44% (pré-émergence) dans le champ, ce qui correspond à une moyenne de 22 plantules par poquet. Cette base (22 plantes = 100% de survie) est retenue pour le calcul des taux de survie ultérieurs dans les échantillons aux différents stades culturaux. A l'émergence (23 JAS), le taux de survie est de 36% ; au stade du démariage (36 JAS), il est de 15% dans l'échantillon de poquets non demariables (ND), de 39% avant leur démariage dans l'échantillon de poquets demariés (D), de 54% dans l'échantillon de poquets demariables non demariés (DND). L'écart observé entre les deux derniers taux de survie qui correspondent à une même catégorie d'échantillon (demariables) n'est pas significatif ($P < 5\%$). Trois plantes en moyenne sont maintenues dans les poquets demariés, ce qui correspond à un taux de survie de 13% proche du taux de 15% observé dans l'échantillon de poquets demariés spontanément (ND). De nouveau mesuré à 87 JAS (ND, D, DND) puis à 110 JAS (ND', D'), le taux de survie n'a pas évolué de façon significative à l'intérieur d'une même catégorie de poquets.

Evolution de la fréquence des hybrides « Chibra » F1

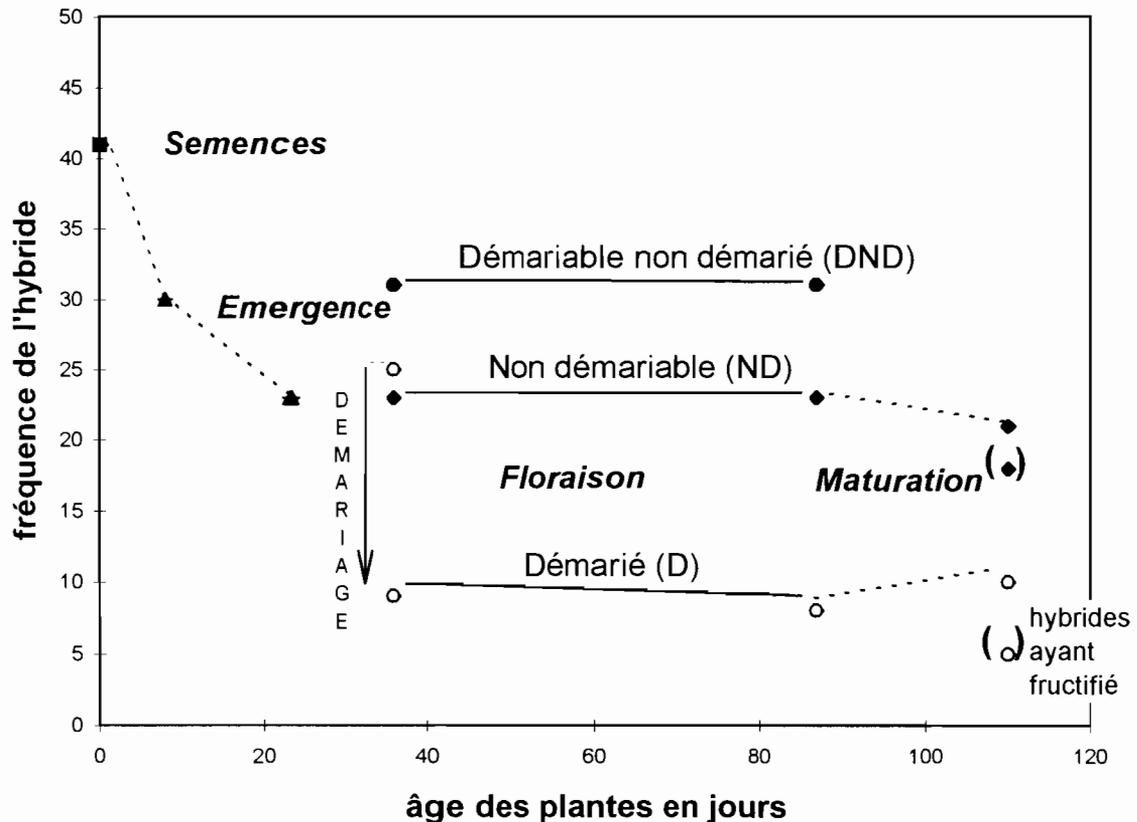
Sans l'intervention humaine du démariage, la fréquence des hybrides chibra observée dans l'ensemble des poquets, toutes catégories d'échantillons confondues, se révèle proportionnelle à la taille de ces poquets, soit au nombre de plantes ayant survécu aux pressions de sélection naturelle (figure 1). En conséquence de ces pressions de sélection naturelle, la fréquence d'hybrides chibra (figure 2), de 41% dans les semences, baisse à 30% dès la pré-émergence (8 JAS) puis à 23% lors de l'émergence (23 JAS). Au stade du démariage (36 JAS), cette fréquence est de 23% dans l'échantillon de poquets demariés spontanément (ND), de 24% avant démariage dans l'échantillon de poquets demariés (D) et de 31% dans les poquets demariables non demariés (DND). Ces trois dernières mesures ne sont pas significativement différentes à $P < 5\%$.

Figure 1 : Fréquence de l'hybride chibra selon la taille des poquets. Le nombre de plantes par poquet est distribué en 5 classes d'effectifs égaux de 40 poquets.



Sous l'effet du démariage, la fréquence d'hybrides chibra chute spectaculairement de 24% avant le démariage, à 9% après le démariage (D). Aucune évolution significative du taux de survie des plantes et donc de la fréquence d'hybrides chibra n'est observée, quels que soient les échantillons, jusqu'à la fin du cycle de culture. Dans l'échantillon de poquets démariés, à la maturation, seulement 5% des plantes ayant produit des graines sont des hybrides. La fréquence d'hybrides est donc passée de 41% dans les semences, à 5% dans l'échantillon de plantes ayant atteint le stade reproducteur, soit une chute globale de 88%.

Figure 2 : Evolution de la fréquence de l'hybride chibra F1 selon l'âge des plantes et les étapes culturales.



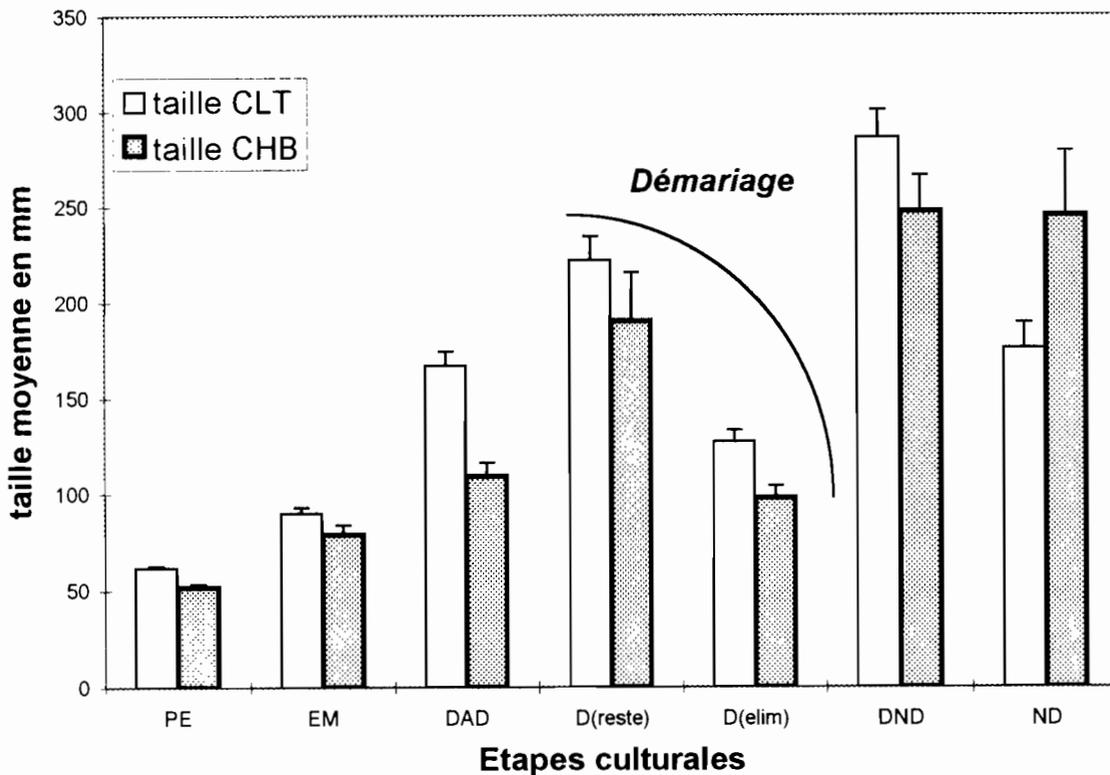
Relation entre taille des plantes et génotype

Au stade de la pré-émergence, les plantules de génotype chibra F1 (*Pgm 100, 104*) se différencient de celles de génotype cultivé (*Pgm 100, 100*) par une taille moyenne significativement plus petite ($P < 5\%$), traduisant une émergence moins rapide liée à une croissance plus faible. Cette différence de taille s'est maintenue jusqu'au stade du démariage pour les poquets démariables (D avant démariage et DND), tandis qu'elle est inversée dans l'échantillon de poquets démariés spontanément (ND). Au démariage, le paysan élimine systématiquement les plantes les plus petites (taille moyenne de 117 mm) pour ne conserver dans le poquet que les 3 à 4 plus grandes plantes (taille moyenne de 219 mm) (figure 3). Par la suite, les différences de taille entre les plantes de génotype hybride et de génotype cultivé s'estompent jusqu'à disparaître à 110 JAS.

DISCUSSION

Les introgressions par des échanges de gènes entre plantes cultivées et leurs apparentées sauvages ont été étudiées dans des groupes taxonomiques très différents tant par leur position phylogénétique, que par leur écologie : *Oryza* (Second, 1982 ; Bezaçon, 1994), *Zea* (Doebly et al., 1987 ; Doebly, 1990), *Citrullus* (Zamir et al., 1984). Le mil, *Pennisetum glaucum*, est cependant un cas extrême où, sur une vaste aire de répartition, une forme supposée ancestrale et une forme cultivée évoluent en situation coadaptée.

Figure 3 : Taille des plantes cultivées (CLT) et chibra (CHB) selon leur âge et les étapes culturales. PE = pré-émergence ; EM = émergence ; DAD = avant démariage ; D (reste) = plantes maintenues dans le poquet après démariage ; D (elim) = plantes éliminées au démariage ; DND = démariables non démariés ; ND = non démariables.



Par le choix de semences issues de mil cultivé, le semis en poquet et la contre-sélection des plantes les moins vigoureuses lors du démariage, le paysan sahélien s'oppose aux flux de gènes en provenance des populations de mil sauvage et améliore ainsi sa production. Il agit dans le même sens lorsqu'il élimine les adventices par un ou deux sarclages au cours de la culture. Dans nos conditions expérimentales, l'effet moyen de l'action du paysan ne peut cependant pas être généralisé à partir des observations concernant un seul individu en raison de la diversité potentielle des comportements. Il ressort toutefois de cette étude que l'effet conjoint des pratiques très simples que sont le semis en poquet et le démariage limite très efficacement l'introduction de gènes du mil sauvage dans le génome cultivé. Conjuguées aux pressions de sélection naturelle, les pressions anthropiques font chuter le taux d'hybrides chibra de 88% : soit sur la totalité du cycle, un passage de 41% dans les semences à 5% de plantes ayant atteint le stade reproducteur à la maturation. Le semis en poquets a pour effet de mettre les plantules en situation de compétition dès la germination. En raison d'un retard de croissance du génotype chibra comparé au génotype cultivé et, probablement à cause d'un déficit en réserve de l'albumen des graines hybrides (Amoukou et Marchais, 1993), la compétition dans le poquet est en faveur du mil cultivé. Le retard de croissance du mil chibra le désigne au paysan pour être éliminé au moment du démariage. En fin de cycle cultural, au moment du choix des semences pour le prochain cycle, le paysan sélectionnera les épis les plus typés pour maintenir son cultivar. En raison de l'origine cultivée de ces épis et parce que les graines seront en partie le produit d'une reproduction autogame (Sandmeier, 1993), les allèles du mil sauvage seront une fois de plus contre-sélectionnés.

Le démariage spontané empêche l'élimination des plantes par le paysan, donc toute action de sélection sur ces plantes. Dans nos conditions, la fréquence d'hybrides chibra dans les poquets non démariables (ND) se révèle beaucoup plus élevée (23%) qu'après le démariage par le paysan (9%). De plus, à l'inverse des deux autres catégories de poquets (D et DND), les hybrides se montrent plus vigoureux que les génotypes cultivés. Ceci semble être dû à la sélection naturelle d'un nombre limité de plantules (3, en moyenne) dès la pré-émergence, modifiant l'effet de compétition dans le poquet. En conséquence, plus les conditions pédo-climatiques de culture sont difficiles, notamment en raison

d'une pluviométrie déficiente, plus la proportion de poquets démariables par le paysan diminue au profit des poquets démariés spontanément et plus sera élevée la proportion d'hybrides chibra.

En définitive, une proportion non négligeable de chibra, très variable selon les conditions pédo-climatiques et la qualité de l'action menée par le paysan, se maintient d'un cycle cultural à l'autre. Ces hybrides présentent des caractéristiques de dédomestication (graines de petite taille, caducité, dormance) ayant une incidence néfaste sur la production. Néanmoins, ils sont le résultat de flux géniques entre formes sauvages, adaptées à des conditions écologiques extrêmes, et formes cultivées qui permettent des recombinaisons pouvant augmenter la valeur adaptative du mil cultivé. Le maintien d'une proportion optimale de chibra dans le champ pourrait donc être bénéfique au paysan sahélien, face aux aléas.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés grâce à un financement de la CEE dans le cadre du contrat N° TS3*-CT94-0280 (DG 12 HSMU).

Nous remercions le Dr. A. De Rouw, UR « Bases de la gestion durable des agrosystèmes tropicaux », ORSTOM, Niamey, qui nous a fait bénéficier de son expérience du milieu paysan, ainsi que le Dr. R.D. Stern, International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), pour ses conseils en statistique et le Dr. T. Winkel (ORSTOM) pour ses remarques avisées.

BIBLIOGRAPHIE

- Amoukou A.I., Marchais L. 1993. Evidence of a partial reproductive barrier between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum glaucum*). *Euphytica* 67 : 19-26.
- Bezançon G. 1994. Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud. et les formes sauvages et adventices apparentées : diversité, relations génétiques et domestication. Thèse de Doctrat d'Etat, TDM n°105, ORSTOM ed., Université Paris XI, Orsay, France.
- Doebley J.F., Goodman M.M., Stuber C.W. 1987. Patterns of isozyme variations between maize and Mexican annual teosinte. *Economic Botany* 41, 234-246.
- Doebley J.F. 1990. Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *BioScience* 40, 443-448.
- Marchais L., Tostain S. 1992. Bimodal phenotypic structure of two wild pearl millet samples collected in agricultural area. *Biodiv. Conserv.* 1 : 170-178.
- Renno J.-F., Winkel T. 1996. Phenology and reproductive effort of cultivated and wild forms of *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. under experimental conditions in the Sahel: implications for the maintenance of polymorphism in the species. *Can. J. Bot.* 74: 959- 964.
- Renno J.-F., Winkel T., Bonnefous F., Bezançon G. 1997. Flux de gènes entre formes domestiquée et sauvage du mil *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. en conditions expérimentales au Sahel. Gestion des ressources génétiques des plantes en Afrique des savanes, rencontre internationale Bamako, (Mali).
- Renno J.-F., Winkel T., Bonnefous F., Bezançon G. (sous presse). Quantitative study of gene flow between wild and cultivated *Pennisetum glaucum* : relation to the phenology of flowering and implications for the germination of the progeny. *Can. J. Bot.*
- Rey-Herme C. 1982. Les relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le mil (*Pennisetum* sp.). Thèse de 3ème cycle, Université Paris XI, Orsay, France.
- Robert T., Lespinasse R., Pemès J., Sarr A. 1991. Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome* 34 : 195-200.
- Sandmeier M. 1993. Selfing rates of pearl millet (*Pennisetum typhoides* Stapf and Hubb.) under natural conditions. *Theor. Appl. Genet.* 86 : 513-517.
- Sarr A., Sandmeier M., Pemès J. 1988. Gametophytic competition in pearl millet *Pennisetum typhoides* (Stapf and Hubb.). *Genome* 30: 924-929.
- Second G. 1982. Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Japanese Journal of Genetics* 57, 25-57.

- Tostain S. 1993. Evaluation de la diversité des mils pénicillaires diploïdes (*Pennisetum glaucum* (L. R. Br.)) au moyen de marqueurs enzymatiques. Etudes des relations entre formes sauvages et cultivées. Thèse de Doctorat, Université Paris XI, Orsay, France.
- Van der Zon A.P.M. 1992. Graminées du Cameroun. Volume II, Flore. Wageningen Agric. Univ. Papers N° 92-1, Wageningen, Netherlands.
- Zamir D., Navot N., Rudich J. 1984. Enzyme polymorphism in *Citrullus lanatus* and *C. colocynthis* in Israel and Sinai. Plant Syst. Evol. 146 : 163-170.

Couturon Emmanuel, Bezançon Gilles, Renno Jean-François.

Influence des pratiques culturelles sur l'évolution de la fréquence des hybrides chibra dans un champ de mil, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., au Sahel.

In : Actes du colloque : gestion des ressources génétiques des plantes en Afrique des savanes.

Bamako (MLI), Paris (FRA), Montpellier : IER, BRG, Solagral, 1997, p. 221-227.

Gestion des Ressources Génétiques des Plantes en Afrique des Savanes : Colloque, 1997/02/24-28, Bamako