

LA DOMESTICATION DU NIEBE, *VIGNA UNGUICULATA* (L.) WALP.

Pasquet R.¹, Echikh N.², Gepts³, Baudoin J.P.⁴

1 - ORSTOM, University of California, Dept. of Agronomy and range Science, USA

2 - Phytotechnie des Régions Intertropicales, Fac. des Sciences Agronomiques, Gembloux, Belgique

3 - University of California, Dept. of Agronomy and range Science, USA

RESUME

Le niébé, *Vigna unguiculata*, principale légumineuse africaine, est une espèce bien isolée au sein du genre *Vigna*, mais très diversifiée. Au sein des formes spontanées, on distingue un dizaine de sous-espèces pérennes et souvent allogames et une sous-espèce annuelle, subsp. *unguiculata*. Cette dernière est partagée entre une variété spontanée, var. *spontanea*, et les formes cultivées, var. *unguiculata*. Les formes cultivées se distinguent des formes annuelles par un certain nombre de caractères morphologiques qui constituent le syndrome de domestication : taille plus importante des organes, réduction ou perte de la déhiscence des gousses et présence éventuelle de caractères récessifs utiles. Au sein des formes cultivées, s'opposent d'une part un groupe « primitif » morphologiquement plus proche des formes sauvages et un groupe « évolué », et d'autre part un groupe photoindépendant à nombre d'ovule élevé et un groupe photosensible à nombre d'ovules faible. La variabilité isoenzymatique des formes cultivées est remarquablement faible et s'avère plutôt indépendante des groupes morphologiques, ce qui plaide pour une domestication unique chez le niébé. L'étude isoenzymatique met toutefois en relief les cultivars éthiopiens et cv. gr. Textilis.

L'étude du polymorphisme enzymatique et de l'ADN chloroplastique montre aussi les formes cultivées légèrement distinctes de var. *spontanea*, qui reste le progéniteur le plus probable, et le décalage est surtout notable en Afrique de l'Ouest et en Afrique australe. Le nord-est de l'Afrique pourrait avoir ainsi été une zone clé dans la domestication du niébé. Les données ethnobotaniques et linguistiques obtenues au Cameroun vont aussi dans ce sens. Enfin, la mise en évidence d'un complexe cultivé-adventice, au moins en Afrique de l'Ouest, autorise deux hypothèses alternatives de domestication et pourrait modifier les stratégies de conservation génétiques des formes cultivées du niébé.

INTRODUCTION

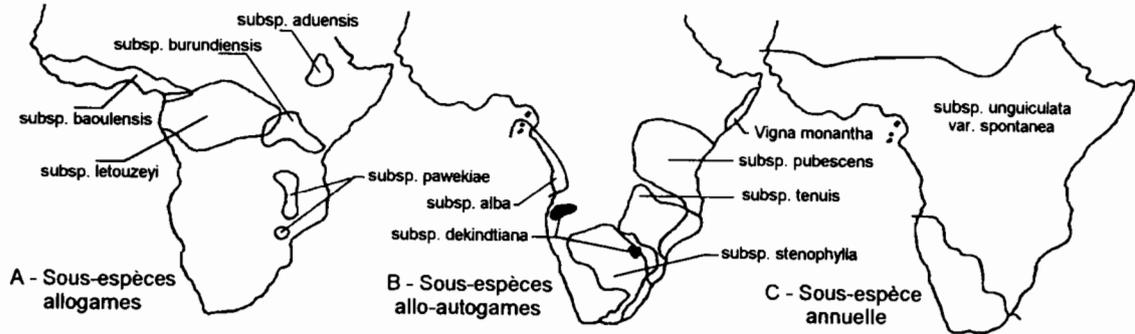
Le niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp., est la principale légumineuse alimentaire d'Afrique. C'est une espèce bien isolée au sein du genre *Vigna*, même si les récentes études biosystématiques montrent qu'elle est assez proche d'autres espèces à fleurs roses, *V. reticulata* Hook.f. et *V. vexillata* (L.) A.Rich. (Vaillancourt et Weeden, 1993 ; Vaillancourt *et al.*, 1993a). Toutes les tentatives d'hybridations entre *V. unguiculata* et d'autres espèces du genre ont échoué (Faris, 1963 ; Mithen, 1989 ; Barone *et al.*, 1992).

LES FORMES SPONTANÉES

En revanche, l'espèce *V. unguiculata* est particulièrement diversifiée. La conception de l'organisation de ce complexe a beaucoup évolué au cours des trente dernières années (Verdcourt, 1970 ; Maréchal *et al.*, 1978 ; Mithen et Kibblewhite, 1993 ; Padulosi, 1993). On distingue maintenant une dizaine de sous-espèces pérennes et souvent allogames et une sous-espèce annuelle, subsp. *unguiculata*. (Pasquet, 1993a ; Pasquet, 1993c ; Pasquet, 1997) (figure 1). Cette dernière est partagée entre une variété spontanée, var. *spontanea*, et les formes cultivées, var. *unguiculata*, ce qui était déjà suggéré par Lush en 1979.

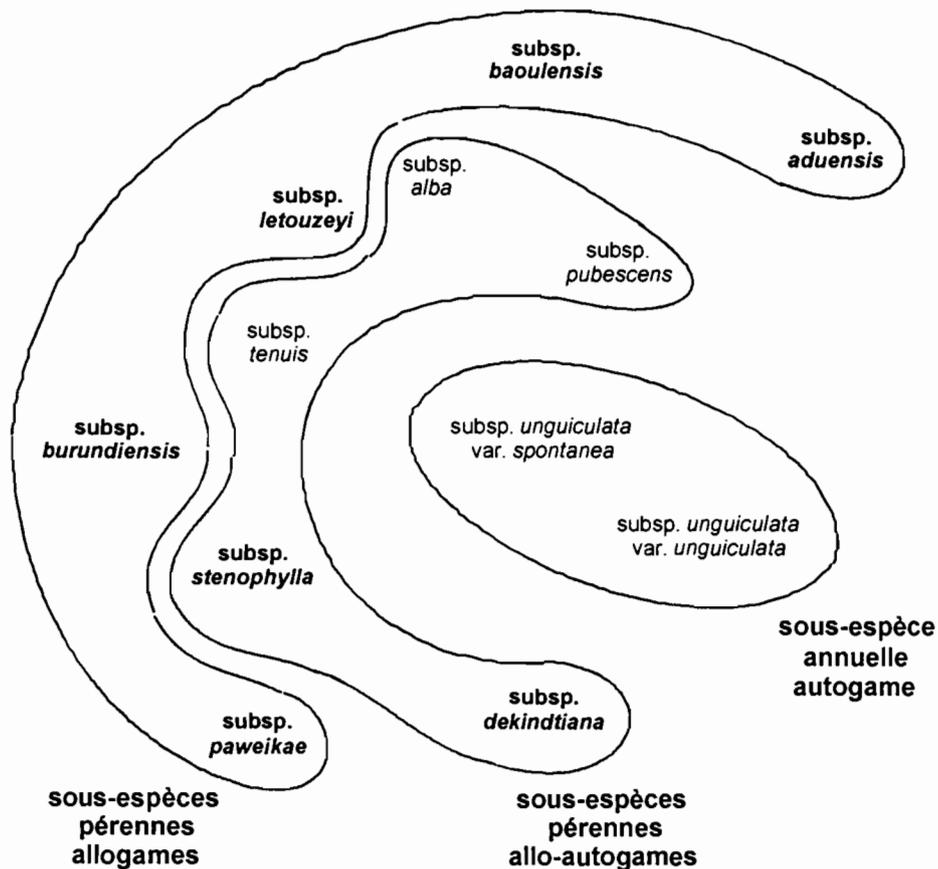
Les formes allogames se caractérisent par un syndrome floral allogame (fleurs plus grandes, plus claires, à fort arôme, susceptibles de s'ouvrir deux jours consécutifs, avec un nombre de grains de pollen plus élevé) et par une disposition particulière des anthères et du stigmate, qui empêche la remontée de l'autopollen vers le stigmate (Lush, 1979). Ce dispositif n'empêche pas les autofécondations qui peuvent être obtenues par une fécondation manuelle ou par le passage d'un insecte qui provoque un va-et-vient de la carène autour du style et des étamines.

Figure 1 : Distribution géographique des différentes sous-espèces.



On distingue alors au sein des formes pérennes un groupe de sous-espèces exclusivement allogames, d'écologie plutôt humide (marge des forêts équatoriales et des forêts d'altitude) génétiquement éloignées des formes annuelles, et un groupe de sous-espèces allo-autogames, comprenant chacune des formes allogames et des formes autogames qui occupent alors des espaces plus secs. Les sous-espèces de ce dernier groupe sont génétiquement plus proches des formes annuelles, tant par leurs profils isoenzymatiques (Panella et Gepts, 1992 ; Vaillancourt *et al.*, 1993b ; Pasquet, 1993b) que par les profils obtenus à partir de l'étude de leur ADN chloroplastique par RFLP (Vaillancourt et Weeden, 1992) (figure 2).

Figure 2 : Organisation du complexe d'espèce. La position de chaque taxon est fonction de sa distance génétique par rapport à subsp. *unguiculata* var. *spontanea*. Les taxons en gras présentent (ou sont supposés présenter) des barrières de reproduction au moins partielles avec les formes annuelles.

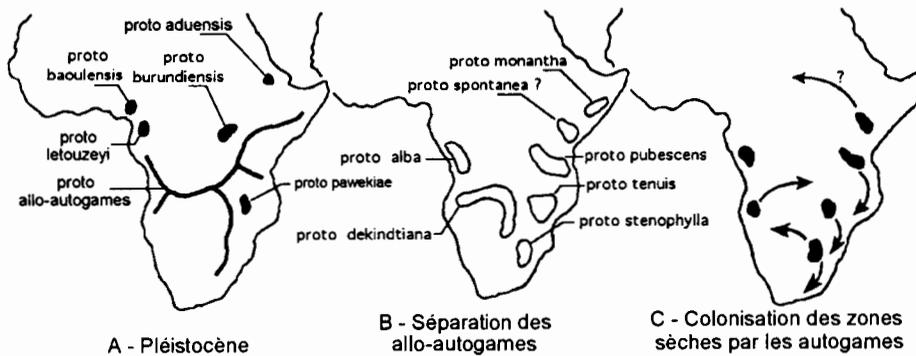


L'étude des barrières reproductives confirme cette structure. Les croisements entre sous-espèces pérennes proches ainsi qu'entre sous-espèces pérennes proches et formes annuelles conduisent à des F₁ fertiles. En revanche, les taux de réussite des croisements entre sous-espèces pérennes éloignées et sous-espèces pérennes proches sont faibles, en particulier quand le parent femelle est une forme pérenne proche. Divers phénomènes d'incompatibilité se manifestent ensuite : la gousse hybride obtenue peut ne pas contenir de graines viables (subsp. *letouzeyi* x subsp. *alba* par exemple), la jeune gousse peut avorter après une dizaine de jours (subsp. *baoulensis* x subsp. *alba*), la plante F₁ peut ne pas dépasser le stade végétatif avec un port nain (subsp. *baoulensis* x subsp. *tenuis*), la plante F₁ peut présenter un port réduit avec de nombreux boutons floraux qui avortent précocement (subsp. *baoulensis* x subsp. *tenuis*), la plante F₁ peut présenter un port normal mais les fleurs pollinisées tombent après deux ou trois jours (subsp. *baoulensis* x subsp. *letouzeyi*). Ceci plaide en faveur de l'existence d'un pool génique secondaire, constitué par les sous-espèces pérennes allogames éloignées, autour d'un pool génique primaire rassemblant les formes annuelles et les sous-espèces pérennes proches (figure 2).

L'ensemble des données obtenues conduit à une hypothèse évolutive en trois étapes :

- 1/ diversification des taxons allogames dans les différents refuges forestiers Pléistocène, alors qu'un taxon proto allo-autogame doit occuper l'interfluve Congo-Zambèze,
- 2/ fractionnement des taxons allo-autogames,
- 3/ conquête des espaces plus secs par les formes autogames des taxons allo-autogames (figure 3).

Figure 3 : Schéma évolutif des formes spontanées.



LES FORMES CULTIVEES

Par rapport aux formes spontanées, les formes cultivées se distinguent des formes annuelles par un certain nombre de caractères morphologiques qui constituent le syndrome de domestication : taille plus importante des organes (feuilles, gousses, graines), réduction ou perte de la déhiscence des gousses, réduction de la dormance des graines et présence éventuelle de caractères récessifs utiles : longs pédoncules floraux chez les formes textiles ; longues gousses charnues chez cv. gr. Sesquipedalis ; graines et fleurs blanches, tégument des graines fin et fripé chez cv. gr. Melanophthalmus ; photoindépendance chez cv. gr. Unguiculata.

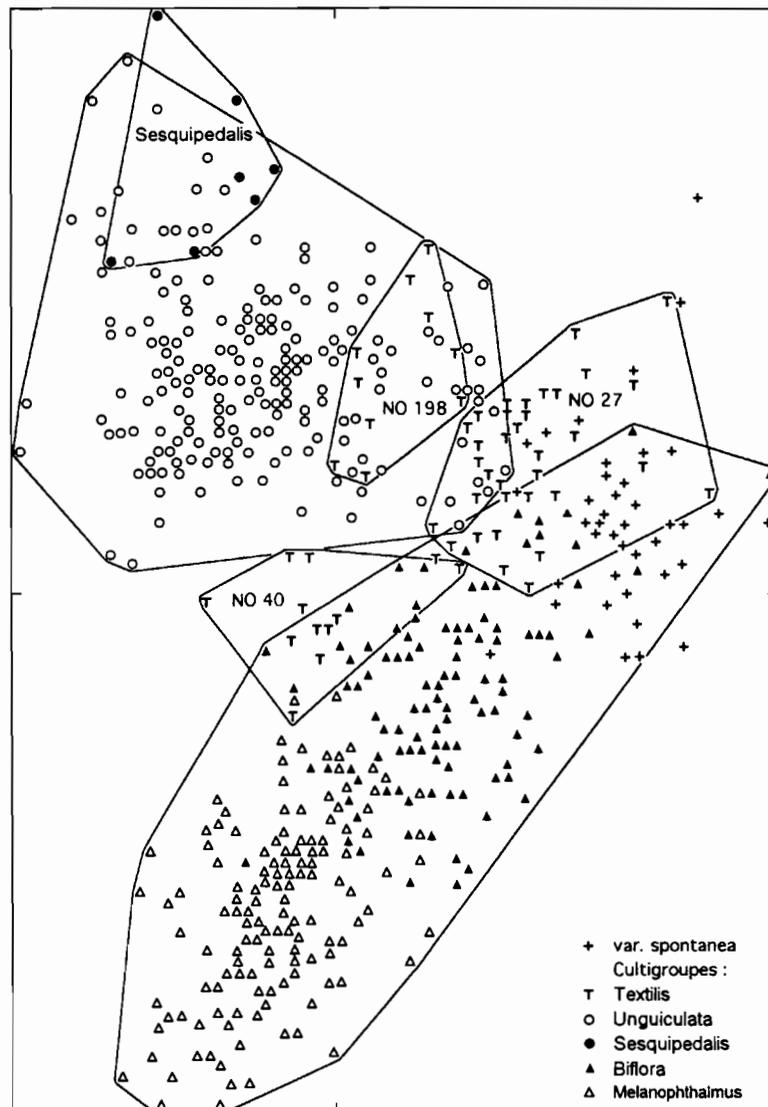
Dans le passé, deux conceptions des formes cultivées se sont plus ou moins opposées : celle des « trois groupes » de Piper (1912) qui, bien que critiquée par Steele (1972), a été suivie par la grande majorité des auteurs postérieurs (Verdcourt, 1970 ; Westphal, 1974 ; Maréchal *et al.*, 1978 ; Ng, 1990) et celle de Chevalier (1944) basée sur les seules formes africaines. En fait, c'est quatre groupes (cinq avec cv. gr. Textilis) qu'il faut considérer au sein des formes cultivées (Pasquet, 1996b) :

- Cultigroupe (cv. gr.) *Sesquipedalis* (cultivars aux longues gousses charnues et graines réniformes),
- cv. gr. *Unguiculata* (cultivars photoindépendants à nombre d'ovules élevé),
- cv. gr. *Biflora* (cultivars photosensibles à nombre d'ovules faible et tégument des graines épais),
- cv. gr. *Melanophthalmus* (cultivars photosensibles à nombre d'ovule faible et tégument des graines fin)
- et cv. gr. *Textilis* (cultivars photosensibles à longs pédoncules floraux).

Comme le montre l'analyse multivariée des données morphologiques (figure 4), dans cet ensemble s'opposent d'une part un groupe primitif morphologiquement plus proche des formes sauvages (cv. gr. *Biflora*) et un groupe de formes évoluées (cv. gr. *Melanophthalmus* et cv. gr. *Sesquipedalis*), d'autre part un groupe photoindépendant à nombre d'ovule élevé (cv. gr. *Unguiculata* et, dans une certaine mesure, cv. gr. *Sesquipedalis*) et un groupe photosensible à nombre d'ovules faible (cv. gr. *Biflora*, cv. gr. *Melanophthalmus* et, dans une certaine mesure, cv. gr. *Textilis*).

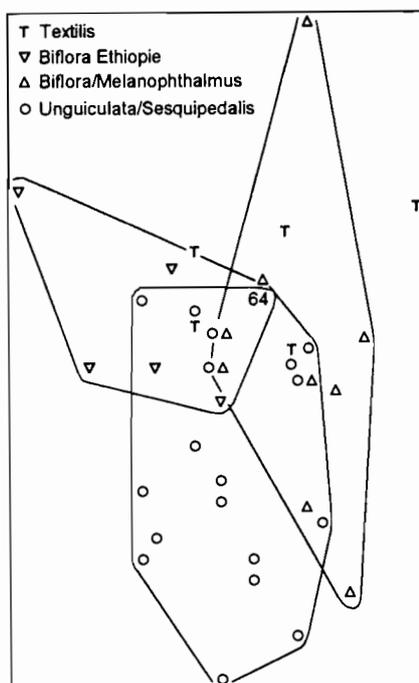
Figure 4. : Analyse en composante principale sur 13 variables morphophysiologiques (Pasquet, 1996b ; reproduit avec l'autorisation de l'éditeur). Inertie des axes et contribution relative des variables aux facteurs :

Inertie	Facteur 1	Facteur 2
Axe 1 : 27.48	Largeur éophylle 0.17	Tégument graine 0.24
Axe 2 : 19.77	Longueur gousse 0.16	Photosensibilité 0.19
Axe 3 : 9.82	Largeur étendard 0.12	Nombre d'ovules 0.16
	Déhiscence gousse 0.11	Longueur épicotyle 0.07
	Longueur foliole 0.09	



L'analyse isoenzymatique des formes cultivées ne corrobore pas vraiment l'analyse morphologique (figure 5). La diversité observée est très faible (Panella et Gepts, 1992 ; Vaillancourt *et al.*, 1993b ; Pasquet, 1996b). Elle n'est pas non plus structurée comme chez les plantes cultivées issues d'une double domestication telles le riz (Second, 1985) ou *Phaseolus vulgaris* (Singh *et al.*, 1991). Un tiers des numéros étudiés présentent le même « profil » et l'allèle le plus commun est le même chez tous les cultigrupes. Ceci est un argument important en faveur de l'unicité de la domestication chez *V. unguiculata*.

Figure 5. ACP sur distances de Nei (35 loci) entre 37 profils enzymatiques représentant 191 numéros de formes cultivées étudiés. « 64 » représente le profil le plus répandu (Pasquet, 1996b, reproduit avec l'autorisation de l'éditeur). Inertie des axes : Axe 1 : 40.11 - Axe 2 : 31.25 - Axe 3 : 22.62.



L'analyse isoenzymatique permet toutefois de distinguer trois groupes (Pasquet, 1996b) :

- cv. gr. Unguiculata avec les allèles got2-110 et fle3-104,
- cv. gr. Biflora et Melanophthalmus (d'Afrique de l'Ouest) avec amp3-103,
- cv. gr. Biflora Ethiopie avec gpd-105, enp-105 et fle3-104.

Comme dans l'analyse morphologique, cv. gr. Textilis apparaît dispersé au sein de ces trois groupes. Compte tenu des modes de reproduction différents, l'organisation des formes cultivées évoque assez celles du sorgho *Sorghum bicolor* L. (Ollitrault *et al.*, 1989) ou du mil *Pennisetum glaucum* (L.) R.Br. (Tostain et Marchais, 1989).

Cv. gr. Biflora et cv. gr. Textilis, morphologiquement plutôt primitifs, ont en commun des allèles rencontrés nulle part ailleurs chez les formes cultivées et ils constituent deux pôles importants de variabilité. Par ailleurs les cultivars d'Ethiopie montrent aussi des similitudes isoenzymatiques avec cv. gr. Unguiculata, ce qui pourrait les situer à la charnière des deux lignées.

Ceci pourrait confirmer l'antagonisme entre une première période, où le niébé fut cultivé pour ses fibres, éventuellement pour son fourrage comme le suggère Ng (1995), et une période plus récente, où le niébé a commencé à être cultivé pour ses graines et où deux voies évolutives seulement se sont développées. La faible diversité de l'ensemble n'exclut pas que le stock spontané initial soit le même ou bien que cv. gr. Biflora se soit développé à partir de cv. gr. Textilis.

Il y aurait ensuite divergence entre les cv. gr. Biflora d'Afrique de l'Ouest et cv. gr. Unguiculata. Enfin, il y aurait émergence de cv. gr. Melanophthalma à partir des cv. gr. Biflora d'Afrique de l'Ouest,

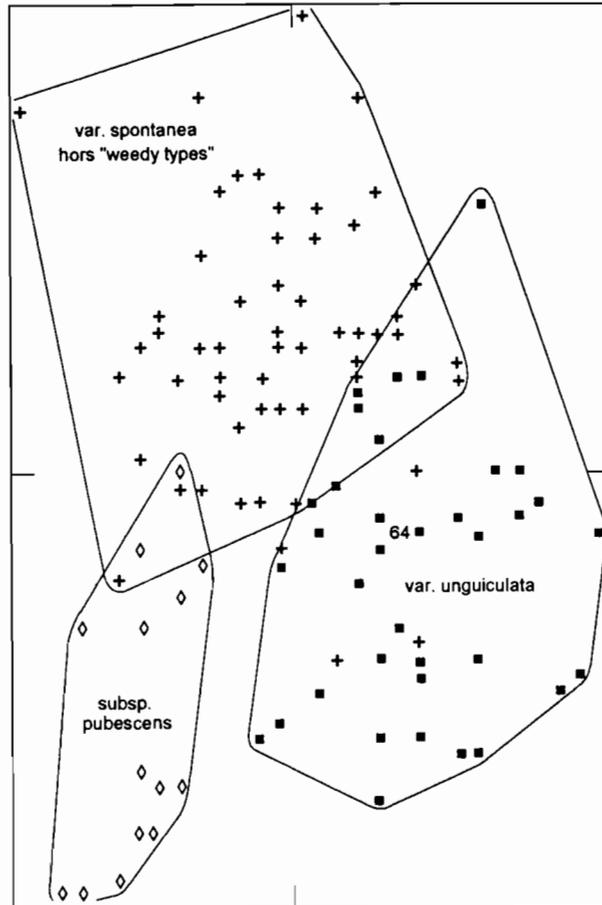
et de cv. gr. *Sesquipedalis* à partir de cv. gr. *Unguiculata*.

RELATIONS ENTRE FORMES CULTIVEES ET FORMES SPONTANEEES

Le progéniteur des formes cultivées

Dans l'ensembles, les formes cultivées sont génétiquement très éloignées des formes pérennes. Elles sont en revanche très proches des formes annuelles (la médiane des distances de Nei est de 0,154) et de subsp. *pubescens* (la médiane des distances de Nei est de 0,202), mais plusieurs allèles séparent nettement les formes cultivées de subsp. *pubescens* (Pasquet, 1996b) (figure 6).

Figure 6 : ACP sur distances de Nei (à partir de données isoenzymatiques sur 35 loci). Subsp. *pubescens*, var. *spontanea* et les 37 profils de formes cultivées (var. *unguiculata*). « 64 » désigne le profil cultivé le plus répandu (Pasquet, 1996b ; reproduit avec l'autorisation de l'éditeur). Inertie des axes : Axe 1 : 30.19 - Axe 2 : 21.28 - Axe 3 : 16.22.



Cette proximité justifie de considérer dans subsp. *unguiculata* les formes sauvages annuelles (var. *spontanea*) et les formes cultivées (var. *unguiculata*). Var *spontanea* constitue le progéniteur des formes cultivées le plus probable.

Le bottleneck

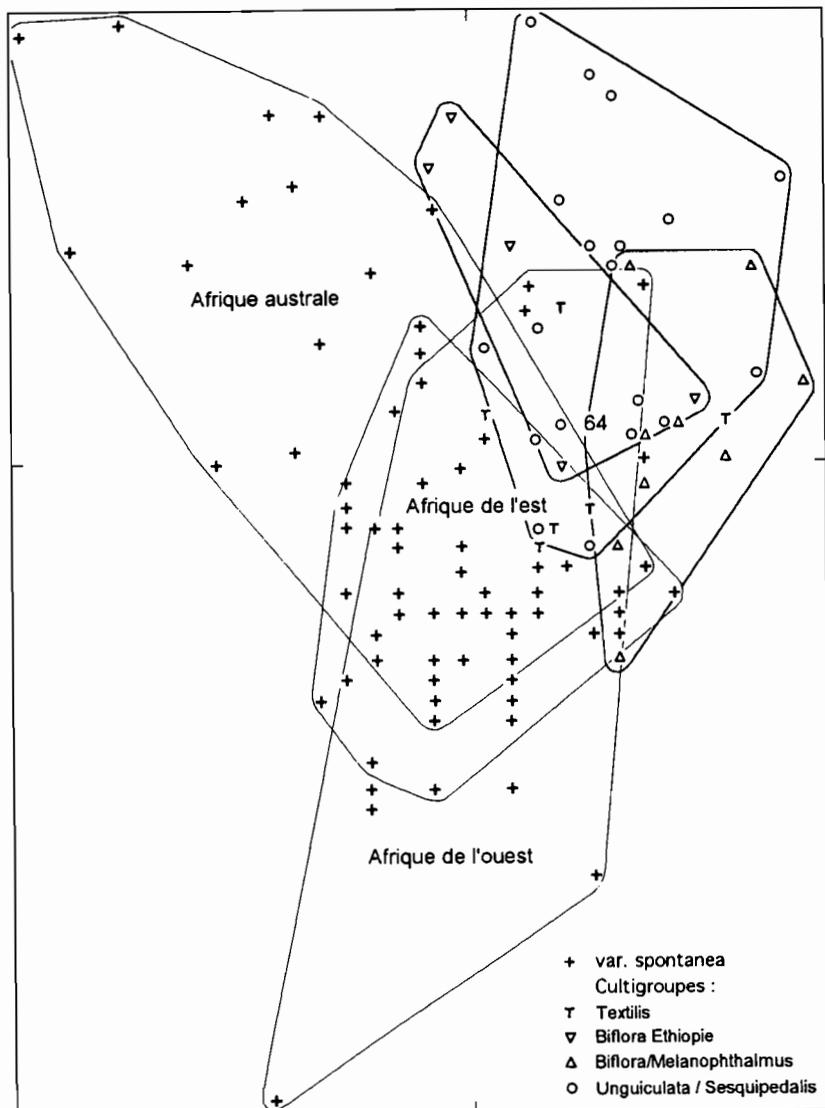
Le bottleneck entre formes spontanées et formes cultivées est très important chez *V. unguiculata* (Weeden *et al.*, 1996). Il l'est moins si on considère que les formes pérennes restent des taxons très éloignés qui pourraient être considérés comme des espèces distinctes sur la seule base des données isoenzymatiques (Crawford, 1989). Chez les légumineuses des genres voisins, la variabilité observée chez les formes sauvages (Schinkel et Gepts, 1989 ; Singh et coll., 1991 ; Kiang et coll., 1987 ; Potter et Doyle, 1992) correspond en fait à celle observée chez la seule var. *spontanea*. Si on considère seulement subsp. *unguiculata*, l'effet de bottleneck est moins impressionnant. Il reste que la variabilité des seules formes cultivées est faible comparée aux légumineuses voisines ou à l'ensembles des plantes cultivées (Doebley, 1989). Ce bottleneck, qui reste important, est un second argument pour avancer l'unicité de la domestication chez *V. unguiculata*.

Le décalage entre formes cultivées et formes spontanées

Il y a un décalage isoenzymatique entre formes spontanées et cultivées. Les deux groupes sont en particulier séparés par l'allèle amp2-102, qui caractérise les formes cultivées. Var. *unguiculata* apparaît isoenzymatiquement presque aussi éloigné de var. *spontanea* que de subsp. *pubescens* (figure 6). Les distances de Nei entre formes spontanées et formes cultivées sont supérieures aux distances entre formes cultivées et aux distances entre formes spontanées. Ce décalage est d'ailleurs confirmé par les études des ADN chloroplastiques (Vaillancourt et Weeden, 1992) : à quelques exceptions près, les deux profils rencontrés chez les formes cultivées ne se rencontrent pas chez les formes spontanées. Un tel décalage est assez rare chez les plantes cultivées (Doebley, 1989) mais pas exceptionnel. On retrouve une situation similaire aussi bien avec le sorgho (Ollitrault *et al.*, 1989, Aldrich *et al.*, 1992) qu'avec le mil (Tostain, 1992).

La comparaison avec les études menées sur le sorgho est particulièrement intéressante. Comme dans notre étude, le décalage observé entre formes spontanées et cultivées est surtout le fait des zones occidentale et australe (figure 7) et les différents auteurs tirent de là leur principal argument pour formuler l'hypothèse d'une domestication du sorgho en Afrique nord-orientale. Le nord-est de l'Afrique, à l'origine du sorgho, pourrait donc être aussi à l'origine de sa légumineuse associée traditionnelle, le niébé.

Figure 7 : ACP sur distances de Nei (35 loci).
Formes cultivées (var. *unguiculata*) et formes spontanées (var. *spontanea*).
« 64 » désigne le profil cultivé le plus répandu.
Inertie des axes : Axe 1 : 35.43 - Axe 2 : 19.55 - Axe 3 : 13.33.



Récemment, Vaillancourt et Weeden (1992) ont affirmé que le centre de domestication du niébé se trouvait au Nigeria, car ils n'avaient retrouvé les profils des ADN chloroplastiques des formes cultivées que chez deux échantillons spontanés du Nigeria. La distribution de ces profils chez les formes spontanées est toutefois beaucoup plus vaste. Nous les avons observés chez des échantillons du Cameroun, mais aussi de Guinée Bissau, du Sénégal et de Tanzanie.

Le décalage observé entre formes cultivées et var. *spontanea* en Afrique de l'Ouest semblerait plutôt exclure cette région de la zone de domestication. La diversité des formes cultivées pourrait plutôt se rapprocher de celle des formes spontanées d'Afrique du Nord-Est (Erytrée, Sud Soudan) qui nous sont pour l'instant inconnues en matériel vivant et pourrait se révéler, pour cette raison, relativement différentes des formes spontanées d'Afrique de l'Ouest. Les études ethnobotaniques (Pasquet et Fotso, 1994) et linguistiques menées au Cameroun vont aussi dans ce sens. Elles montrent que le niébé est plus lié aux populations de langues tchadiques qu'aux locuteurs adamawa ou bénoué-congo.

Ainsi les populations tchadiques les plus conservatrices (dans les monts Mandara) ont conservé une grande richesse de cultivars, alors que les populations adamawa les plus conservatrices (dans les monts Alantika) ne possèdent aucun cultivar primitif.

Par ailleurs, dans les langues tchadiques, le terme désignant le niébé est très varié suivant les langues et ses variations suivent les variations de l'ensemble du vocabulaire. Le terme niébé suit en quelque sorte la classification des langues tchadiques. En revanche, dans les langues adamawa parlées dans les zones plus méridionales, les termes désignant le niébé sont moins variés, quelquefois proches de termes tchadiques, et ne suivent pas la classification des langues adamawa : un même mot peut se retrouver dans des langues très éloignées. De la même manière, cv. gr. *Textilis* semble lié aux langues nilo-sahariennes. Dans les deux cas, langues tchadiques et plus encore langues nilo-sahariennes, une origine nord-est africaine est suggérée.

LE COMPLEXE CULTIVE-ADVENTICE

Il existe, au moins en Afrique de l'Ouest, un réel complexe cultivé adventice. L'étude de quelques populations du Niger a montré que si les populations spontanées (qui se rencontrent toutes en bordure ou au milieu des champs) sont morphologiquement très homogènes, il existe un gradient nord-sud très net. Les populations spontanées septentrionales sont très proches des formes cultivées : elles possèdent l'allèle amp2-102 et présentent une faible variabilité isoenzymatique. Il y a visiblement là un complexe cultivé-adventice. En revanche, les populations spontanées méridionales présentent une variabilité importante et apparaissent distinctes des populations cultivées (elles possèdent l'allèle amp2-100) sympatriques. Les études de paternité y ont montré des pourcentages de fécondations xénogames dépassant 10%, pourcentages bien supérieurs à tous ceux publiés (Sène, 1965 ; Steele, 1972 ; Williams et Chambliss, 1980). On peut supposer qu'il en est de même pour les populations septentrionales et que le complexe cultivé-adventice est relativement dynamique.

Chez le niébé, les pollinisateurs ont toutefois plutôt tendance à voler de fleur à fleur de même couleur (Leleji, 1973 ; Rawal *et al.*, 1978). Au Niger, où l'on cultive essentiellement des niébés à graines (et fleurs) blanches, alors que les formes spontanées présentent des fleurs colorées, les flux de gènes doivent être préférentiellement entre formes cultivées d'une part, entre formes spontanées d'autre part. En revanche, dans les zones où l'on cultive des niébés à graines colorées, comme dans les monts Mandara au Cameroun, les flux entre formes cultivées et formes spontanées doivent être importants.

CONCLUSION

Les données, tant moléculaires qu'ethnobotaniques laissent supposer que les formes cultivées du niébé trouvent leur origine dans des formes sauvages du nord-est de l'Afrique. Toutefois, le manque de matériel végétal spontané en provenance de cette zone ne permet pas encore d'aller au delà de la formulation d'une hypothèse.

Par ailleurs, la mise en évidence d'un complexe cultivé-adventice relance la question d'une origine très locale ou d'une origine plus diffuse, d'un centre ou d'un non centre (Harlan, 1971), d'une domestication primaire ou d'une domestication secondaire (Blumler, 1992). Si l'origine des formes cultivées se trouve dans un stock de formes sauvages du nord-est de l'Afrique, deux hypothèses sont ensuite possible :

- la domestication a pu avoir lieu à l'est, avant la migration du complexe cultivé-adventice vers l'ouest (domestication primaire),
- ou la domestication a pu se faire plus à l'ouest, à partir d'un stock adventice ou fourrager (originaire du nord-est de l'Afrique) véhiculé vers l'ouest par l'activité humaine, céréaliculture ou élevage (domestication secondaire).

Les données moléculaires suggèrent actuellement une domestication primaire, mais l'autre hypothèse, formulée par Chevalier dès 1944, n'est pas à écarter totalement. En effet, les paysans ne considèrent pas ces niébés adventices comme des mauvaises herbes mais comme un fourrage très apprécié. La mise en évidence de ce complexe cultivé-adventice peut aussi modifier les stratégies de conservation génétique. Les formes cultivées étaient jusqu'à présent considérées comme extrêmement autogames et parfaitement conservées *ex situ*. L'existence d'un complexe cultivé-adventice relativement dynamique montre que le niébé peut aussi faire l'objet de conservation *in situ*. Les zones à privilégier devraient être celles où l'on cultive des cultivars à graines (et fleurs) colorées, comme le nord des monts Mandara au Cameroun, le bassin du lac Victoria, le sud-est éthiopien ou l'Erythrée, et où les flux entre formes cultivées et formes spontanées sont susceptibles d'être importants.

BIBLIOGRAPHIE

- Aldrich P.R., Doebley J., Schertz K.F., Stec A., 1992. Patterns of allozyme variation in cultivated and wild *Sorghum bicolor*. *Theor. Appl. Genet.* 85: 451-460.
- Barone A., Del Giudice A., Ng N.Q., 1992. Barriers to interspecific hybridization between *Vigna unguiculata* and *Vigna vexillata*. *Sex. Plant Reprod.* 5-3: 195-200.
- Blumler M.A., 1992. Independent inventionism and recent genetic evidence on plant domestication. *Econ. Bot.* 46-1: 98-111.
- Chevalier A., 1944. La Dolique de Chine en Afrique. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* 24: 128-152.
- Crawford D.J., 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In: Soltis, D.E., Soltis, P.S., eds, *Isozymes in plant biology*: 146-164. Chapman and Hall, London.
- Doebley J., 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. In: Soltis, D.E., Soltis, P.S., eds, *Isozymes in plant biology*: 165-191. Chapman and Hall, London.
- Faris D.G., 1963. Evidence for the west african origin of *Vigna sinensis* (L.) Savi. Ph.D. Dissertation, University of California.
- Harlan J.R., 1971. Agricultural origins: centers and non centers. *Science* 174: 468-474.
- Kiang Y.T., Chiang Y.C., Doong J.Y.H., Gorman M.B., 1987. Genetic variation of soybean germplasm. In: *Crop exploration and genetic resources* : 93-99. Taichung District Agricultural Improvement Station, Taiwan.
- Leleji O.I., 1973. Apparent preference by bees for different flower colours in cowpeas (*Vigna sinensis* (L.) Savi ex Hassk.). *Euphytica* 22: 150-153.
- Lush W.M., 1979. Floral morphology of wild and cultivated cowpeas. *Econ. Bot.*, 33-4: 442-447.
- Maréchal R., Masherpa J.M., Stainier F., 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (*Papilionaceae*) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.
- Mithen R., 1989. The african genepool of *Vigna*. I. *V. nervosa* and *V. unguiculata* from Zimbabwe. *Pl. Genet. Resources Newsletters* 70: 13-19.
- Mithen R., Kibblewhite H., 1993. Taxonomy and ecology of *Vigna unguiculata* (*Leguminosae, Papilionoideae*) in South-Central Africa. *Kirkia* 14-1: 100-113.
- Ng N.Q., 1990. Recent developments in cowpea germplasm collection, conservation, evaluation and research at the genetic resources unit, IITA. In: *Cowpea genetic resources*, eds. Ng N.Q. and Monti L.M., Ibadan, pp. 13-28.
- Ng N.Q., 1995. Cowpea, *Vigna unguiculata* (*Leguminosae-Papilionoideae*). In : Smartt, J., N.W. Simmonds, eds, *Evolution of crop plants* ed. 2. Longmans : 326-332.
- Ollitrault P., Arnaud M., Chanterau J., 1989. Polymorphisme enzymatique des sorghos. II. Organisation génétique et évolutive des sorghos cultivés. *Agron. Trop.* 44-3: 211-222.
- Padulosi S., 1993. Genetic diversity, taxonomy and ecogeographic survey of the wild relatives of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walpers. PhD Thesis, Université catholique, Louvain la Neuve,

pp. 477.

- Panella L., Gepts P., 1992. Genetic relationships within *Vigna unguiculata* (L.) Walp. based on isozyme analyses. *Genet. Resources Crop Evol.* 39: 71-88.
- Pasquet R.S., 1993a. Classification infraspécifique des formes spontanées de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. à partir de données morphologiques. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 62-1/4: 127-173.
- Pasquet R.S., 1993b. Variation at isozyme loci in wild *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (*Fabaceae*, *Phaseoleae*). *Plant System. Evol.* 186-3/4: 157-173.
- Pasquet R.S., 1993c. Two new subspecies of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (*Leguminosae*, *Papilionoideae*). *Kew Bull.* 48-4: 805-806.
- Pasquet R.S., Fotso M., 1994. Répartition des cultivars de niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) du Cameroun : influence du milieu et des facteurs humains. *J. Agr. Trad. Bot. Appl.* 36-2: 93-143.
- Pasquet R.S., 1996b. Cultivated cowpea (*Vigna unguiculata*) evolution. In Pickersgill, B., Lock, J.M., eds, *Advances in Legume Systematics 8 : Legumes of economic importance* : 101-108. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pasquet R.S., 1997. A new subspecies of *Vigna unguiculata* (*Leguminosae*, *Papilionoideae*). *Kew Bulletin* 52 (sous presse).
- Piper C.V., 1912. Agricultural varieties of the cowpea and immediately related species. USDA. Bureau of Plant Industry, Bulletin No. 229. Washington, Government Printing Office: 1-160.
- Potter D., Doyle J.J., 1992. Origins of the african yam bean (*Sphenostylis stenocarpa*, *Leguminosae*): evidence from morphology, isozymes, chloroplast DNA, and linguistics. *Econ. Bot.* 46-3: 276-292.
- Rawal K.M., 1975. Natural hybridization among wild, weedy and cultivated *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Euphytica* 24: 699-707.
- Rawal K.M., Bryant P., Rachie K.O., Porter W.M., 1978. Cross pollination studies of male-sterile genotypes of cowpeas. *Crop Sci.* 18-2: 283-285.
- Schinkel C., Gepts P., 1989. Allozyme variability in the Tepary Bean, *Phaseolus acutifolius* A. Gray. *Plant Breed.* 102: 182-195.
- Second G., 1985. Evolutionary relationships in the *Sativa* group of *Oryza* based on isozyme data. *Génét. Sél. Evol.* 17-1: 89-114
- Sène D., 1965. Détermination du taux d'allogamie du niébé (*Vigna sinensis* Savi). First FAO Technical meeting on the improvement of vegetable and grain legume production in Africa, Dakar.
- Singh S.P., Nodari R., Gepts P., 1991. Genetic diversity in cultivated common bean: 1. Allozymes. *Crop Sci.* 31-1: 19-23.
- Steele W.M., 1972. Cowpeas in Nigeria. Ph. D. Thesis. University of Reading. UK.
- Tostain S., Marchais L., 1989. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). 2. 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.
- Vaillancourt R.E., Weeden N.F., 1992. Chloroplast DNA polymorphism suggests nigerian center of domestication for the cowpea, *Vigna unguiculata*, *Leguminosae*. *Am. J. Bot.* 79: 1194-1199.
- Vaillancourt R.E., Weeden N.F., 1993. Lack of isozyme similarity between *Vigna unguiculata* and other species of subgenus *Vigna* (*Leguminosae*). *Can. J. Bot.* 71-4: 586-591.
- Vaillancourt R.E., Weeden N.F., Bruneau A., Doyle J.J., 1993a. Chloroplast DNA phylogeny of old world *Vigna* (*Leguminosae*). *Syst. Bot.* 18-4: 642-651.
- Vaillancourt R.E., Weeden N.F., Barnard J., 1993b. Isozyme diversity in the cowpea species complex. *Crop Sci.* 33-3: 606-613.
- Verdcourt B., 1970. Studies in the *Leguminosae*, *Papilionoideae* for the Flora of Tropical East Africa. IV. *Kew Bull.* 24: 507-569.
- Weeden N.F., Wolko B., Vaillancourt R., 1996. Contrasting patterns of partitioning genetic diversity in cultivated legumes. In Pickersgill, B., Lock, J.M., eds, *Advances in legume systematics 8: legumes of economic importance* : 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Westphal E., 1974. Pulses in Ethiopia, their taxonomy and agricultural significance. *Agricultural Research Reports* 815. Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen.
- Williams C.B., Chambliss O.L., 1980. Outcrossing in southernpea. *Hortscience* 15-2: 179.

Pasquet Rémy, Echikh N., Gepts, Baudoin J.P.

La domestication du niébé, *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

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

Bamako (MLI), Paris (FRA), Montpellier : IER, BRG, Solagral, 1997, p. 261-270.

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