

CHAPITRE III

EVALUATION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES MILS (*PENNISETUM GLAUCUM* (L.) R. BR.) AU MOYEN DE MARQUEURS ENZYMATIQUES ET RELATIONS ENTRE FORMES SAUVAGES ET CULTIVÉES

S. TOSTAIN et L. MARCHAIS

Laboratoire Ressources Génétiques et Amélioration des Plantes Tropicales
ORSTOM ; BP 5045 - 34032 Montpellier Cedex 1

Le mil à chandelle ou mil pénicillaire, (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., syn. *Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf & Hubb. et *Pennisetum americanum* (L.) Leeke) est une herbe annuelle (45 à 180 jours du semis à la récolte). C'est l'unique espèce diploïde avec $x = 7$ ($2n = 14$ chromosomes) de la section *Penicillaria* du genre *Pennisetum* de la famille des Gramineae, sous famille Panicoideae, tribu des Paniceae (Jauhar, 1981). Suivant la classification adoptée pour les plantes cultivées (Harlan et de Wet, 1971) le mil cultivé et le mil sauvage *P. glaucum* spp. *monodii* (Maire) Brunken (syn. *P. violaceum* (Lam.) L. Rich et *P. mollissimum* Hochst) forment le premier groupe de gènes du genre. Le mil est une plante sexuée, hermaphrodite, allogame préférentielle grâce à une protogynie prononcée et anémophile.

Le mil est devenu une plante modèle en biologie végétale dans plusieurs domaines de la recherche : l'étude de la résistance à la sécheresse (Inada *et al.*, 1992), de la stérilité mâle cytoplasmique (Anand Kumar et Andrews, 1984), de l'utilisation de gènes de nanisme (Rai et Rao, 1991), de la régénération des protoplastes de graminées (Vasil et Vasil, 1982) et par l'utilisation de l'apomixie pour fixer l'hétérosis (Dujardin et Hanna, 1989).

La forme sauvage, est largement distribuée de l'Atlantique à la Mer Rouge, dans la zone sahélienne de l'Afrique située au dessus de l'Equateur (Brunken, 1977). Les hybrides F1 entre mils sauvages et cultivés sont fertiles (Bilquez et Lecomte, 1969). Néanmoins les croisements cultivé x sauvage (F1) donnent parfois des graines mal formées (Amoukou et Marchais, 1993) et des retrocroisements par du mil cultivé (cytoplasme sauvage) ont présenté quelques plantes mâles stériles (Marchais et Pernès, 1984). Bien que morphologiquement peu différents, deux groupes de mils sauvages ont été distingués : un, situé à l'écart de toute culture et un autre "nitro-anthropophile" proche des villages (Grouzis, 1979).

Mineure pour l'ensemble de la production céréalière mondiale (2 %), la forme cultivée est pour certains pays la principale culture vivrière (80 % la production de céréales au Niger et au Tchad). En 1982, la surface cultivée en mil était d'environ 16 millions d'ha en Afrique pour une production de 10 millions de tonnes et en Inde de 12 millions d'ha pour 7,5 millions de t (Spencer et Sivakumar, 1987). 70 % de la production africaine est située en Afrique de l'Ouest, le Nigeria produisant 31 % et le

Niger 12 %. A l'aide de caractères botaniques, plusieurs races ou groupes de cultivars ont été définis. Bono (1973) crée deux groupes en Afrique de l'Ouest suivant les caractères de la chandelle tandis que Brunken *et al.* (1977) définit 4 races suivant la forme des graines. L'origine du mil cultivé a été supposée dans la zone aujourd'hui désertique de l'Afrique de l'Ouest ou d'Abyssinie (Chevalier, 1938). L'importante diversité morphologique des faux épis, à l'intérieur et entre cultivar, sont le résultat de sélections spécifiques aux différentes paysanneries d'Afrique ou de l'Inde.

Plusieurs aspects de la biochimie du mil ont été étudiés : phénolamines (Belliard *et al.*, 1979), peptides du sac embryonnaire (Chaubal et Reger, 1990), protéines liées aux chocs thermiques (Sivaramakrishnan *et al.*, 1990) et enzymes (Shekhawat *et al.*, 1984 ; Dassa *et al.*, 1985 ; Boureima *et al.*, 1986 ; Lavergne et Tostain, 1986). Des marqueurs biochimiques ont été également utilisés : c'est le cas des protéines de réserve (Lagudah et Hanna, 1990) et de plusieurs isoenzymes du sporophyte (Banuett-Bourrillon et Hague 1979 ; Sandmeier *et al.*, 1981 ; Leblanc et Pernès, 1983 ; Lefranc-Riandey, 1984 ; Tostain et Riandey, 1984 ; Sidhu *et al.*, 1984 ; Tostain et Riandey, 1985 ; Trigui *et al.*, 1986 ; Tostain et Lavergne, 1986 ; Subba Rao *et al.*, 1989 ; Pilate-André, 1992) ou des gamétophytes mâles (Le Thi *et al.*, 1992).

Le but de cet article est de synthétiser les principaux résultats obtenus sur l'importance et la structure du polymorphisme du mil révélés par quelques marqueurs enzymatiques. Le processus de la domestication, l'amélioration génétique et la conservation des ressources génétiques du mil sont ensuite discutés sur la base des hypothèses de neutralité des allozymes (Kimura, 1991).

I - MATERIEL VEGETAL

Cinq cent quarante neuf lots de graines ont été analysés, cent quatre vingt huit issus de populations de mils sauvages dont quatre vingt douze allopatriques aux mils cultivés et trois cent soixante et un de mil cultivé dont deux cent quinze de cycle court. Les variétés locales de mil cultivé de plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest proviennent des collectes IBPGR-ORSTOM (Clément *et al.*, Chapitre I du présent document, 1985). Des multiplications d'accessions de Guinée, Sierra Leone, Ghana, Nigeria, Afrique de l'Est et du Sud, ainsi que de l'Inde ont été fournies par l'ICRISAT (Hyderabad, Inde). La durée du cycle d'une partie des cultivars a été vérifiée en 1985 à la station de l'ICRISAT de Sadoré (Niger) : les mils ayant un cycle semis-floraison d'environ 72 jours (semis-récolte de 90 jours) ont été définis comme "précoces" (Tostain *et al.*, 1987).

Les populations de mils sauvages proviennent de plusieurs prospections ORSTOM - Centre Sahélien de l'ICRISAT réalisées de 1985 à 1989 : Niger en 1985, Mali en 1986 et 1989, Mauritanie-Sénégal en 1987, et Tchad-Soudan 1988 (Tostain *et al.*, 1986). La répartition des populations de mils sauvages, entre la latitude 12°N et 20°N et leur importance numérique varient suivant les saisons des pluies. De fortes densités de populations ont été observées dans certaines régions (Figure 1). Les mils sauvages se

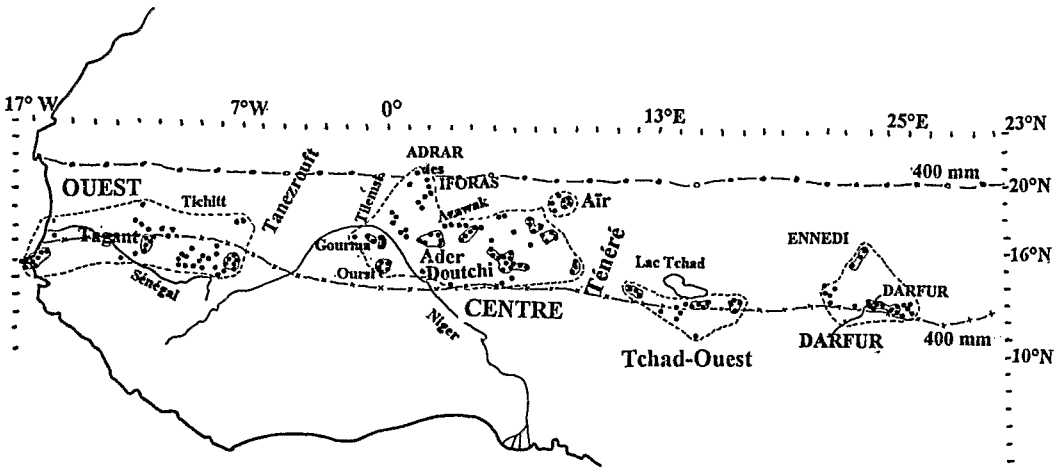


Figure 1

Répartition des échantillons de mils sauvages collectés (.), les zones de fortes densités (-) et les groupes enzymatiques mis en évidence (- -). L'isohyète 400 mm actuelle (—) et la position supposée de cette isohyète à environ 10 000 ans BP (---) ont été signalées.

répartissent actuellement dans 4 zones géographiques séparées par des déserts (Nord Mali et Ténééré) ou des terres inondables (delta intérieur du fleuve Niger, centre du Tchad) sur des sols argilo-sablonneux. Ces zones sont formées des bassins versants de fleuves (fleuve Sénégal, fleuves fossiles Tilemsi et Azawak), des bords d'étangs ou de lacs (lac Tchad) et des massifs montagneux : Tagant, Adrar des Iforas, Air et Darfur.

Les échantillons analysés sont constitués d'un vrac de graines d'épis de différentes plantes, quelques unes dans le cas des mils cultivés, et un grand nombre dans celui des mils sauvages.

II - METHODES UTILISEES

Huit systèmes enzymatiques, codés par au moins 12 locus (testés par des croisements contrôlés entre lignées), ont été retenus pour cette étude : alcool déshydrogénases (ADH), catalases (CAT), béta-estérases carboxyliques (EST), glutamate oxaloacétate transaminases (GOT), malate déshydrogénases (MDH), 6-phosphogluconate déshydrogénases (PGD), phosphoglucoisomérases (PGI) et phosphoglucomutases (PGM) dont 6 dimères, 1 monomère (PGM) et 1 tétramère (CAT). Les migrations relatives, la numérotation des 46 allozymes retenus et les lignées servant de témoins sont schématisées dans la Figure 2. Les techniques sont dérivées de celles de Trouslot et Second (1980) pour le support amidon et Maurer (1971) pour le support de polyacrylamide. Les locus *Pgi-A-Pgm-A/Mdh-C* et *Got-A/Est-A/Mdh-A* sont liés tandis que *Adh-A*, *Cat-A*, *Got-B*, *Mdh-B*, *Pgd-A* et *Pgd-B* ségrègent indépendamment (Marchais et Tostain 1985 ; Tostain, 1985).

Des lots de 26 graines (pour l'étude des EST), 20 graines (ADH) et 12 ou 24 plantules ont été utilisés pour chaque échantillon. La matrice des variances-covariances des fréquences alléliques non standardisées a été traitée dans une analyse en composantes principales. Des groupes ont été formés à partir des nuages de points. Le classement des populations ou cultivars dans ces groupes a été ensuite vérifié par une analyse discriminante (logiciel STAT-ITCF 1987). Le nombre d'allèles par locus et le nombre de locus polymorphes (ayant au moins deux allèles et une fréquence de l'allèle le moins fréquent supérieure à 5 %) de chaque groupe ont été estimés par le logiciel Biosys 1-7 (Swofford et Selander, 1981).

Les caractéristiques génétiques des groupes ainsi formés ont été estimées pour chaque locus et pour les 12 locus (I) par les paramètres de Nei (1975) suivant un modèle hiérarchique : diversité génétique ou hétérozygotie de chaque échantillon, H_x ($H_x = \sum_i (1 - \sum_a x_{ai}^2) / I$ avec x_{ai} = fréquence de l'allèle a du locus i), diversité moyenne d'un groupe d'échantillons, H_s ($H_s = \sum_1^n H_x / nI$, avec n échantillons d'un groupe) et diversité totale de chaque groupe s, H_t ($H_t = \sum_i \sum_a (1 - \sum_1^{na} X_{ai}^2) / I$, avec na = nombre d'allèles et $X_{ai} = \sum_1^s x_{aik} / s$ et x_{aik} la fréquence de l'allèle a du locus i dans l'échantillon k). La diversité de l'ensemble des mils analysés, H_T est déterminée quelque soit le nombre s de groupes ($H_T = (\sum_1^s H_t / s) + Dst'$, avec Dst' la moyenne des distances intergroupes). Le rapport $(H_t - H_s) / H_t$ estime le coefficient de différenciation, Gst , des populations de chaque groupe. Le coefficient de différenciation entre s groupes est égal à : $Gst = Dst' / H_T$.

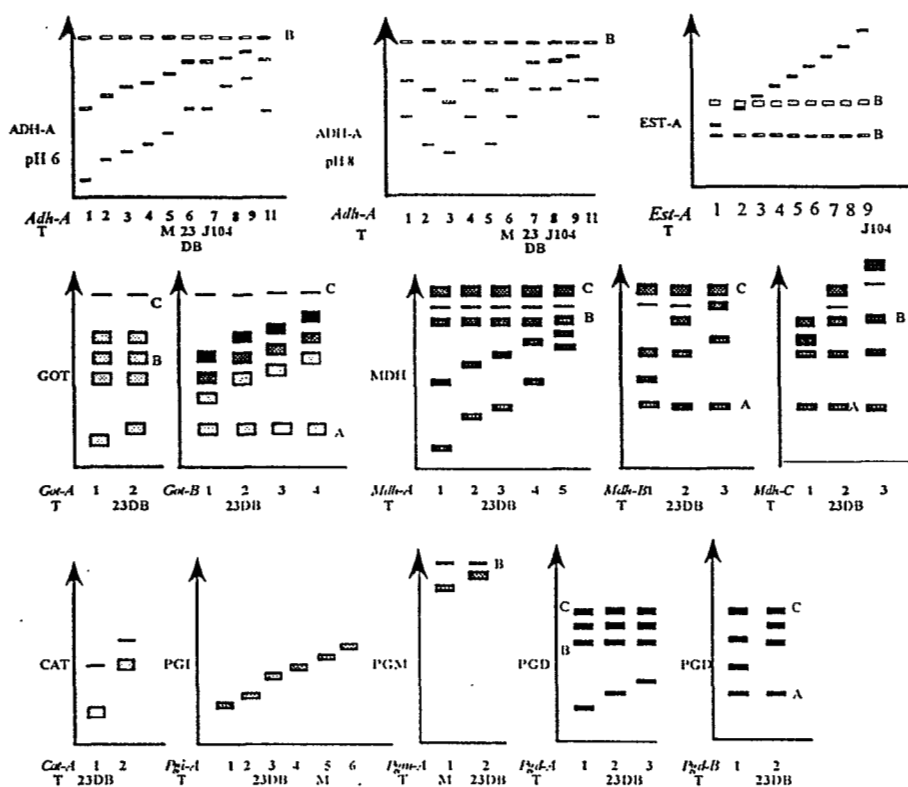


Figure 2

Migrations relatives des 46 allozymes utilisés par rapport aux isozyms de plusieurs témoins (lignées M : Massue, 23DB et J104). Les allèles rares *Est-AI*, 8, 9, 11 ont été rassemblés dans une seule classe ainsi que *Pgi-AI*, 2, 6.

La distance entre 2 groupes X et Y a été estimée par la distance minimum de Nei (1975) : $D_m(X, Y) = \sum_i \sum_a (X_{ai} - Y_{ai})^2 / 2i$. Les dendogrammes ont été établis à partir des matrices des distances minimum de Nei et de cordes de Cavalli Sforza par les méthodes UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean) et de Wagner (logiciel Biosys-1-7).

III - DIVERSITE DES MILS SAUVAGES

L'analyse multivariée des fréquences isozymiques de 188 populations de mils sauvages a permis de distinguer 5 groupes (Tostain, 1992) qui correspondent en partie aux entités géographiques déjà décrites dans la description de l'aire de répartition : Ouest (Sénégal, Mauritanie et ouest du Mali), Centre (Adrar des Iforas et Gourma au Mali, Nord-Burkina Faso, vallée de l'Azawak et Ader Doutchi au Niger), Aïr (Niger), Tchad-Ouest (Nigeria-Est et sud du lac Tchad) et Darfur (Tchad-Est et Darfur au Soudan). L'analyse discriminante confirme, pour 93 % des populations, le classement effectué suivant ce découpage.

La diversité de l'ensemble des mils sauvages est égale à 0,249 avec une diversité moyenne entre les populations de chaque groupe de 0,216. Environ 13 % de la diversité totale permettent de séparer les 5 groupes (Tableau 1). Les populations du groupe Centre et Tchad-Ouest ont la diversité la plus élevée. Ils forment le centre de diversité des populations de mils sauvages. Les échantillons des groupes Tchad-Ouest et Ouest sont les plus homogènes ($G_{st} = 0,105$ et $0,131$). Les mils sauvages du massif de l'Aïr, composés de petites populations situées dans des vallées isolées au nord-est du massif, sont les moins diversifiés avec un petit nombre d'allèles polymorphes (mais avec des fréquences élevées des allèles *Mdh-A¹* et *Mdh-B³*, rares chez les autres mils sauvages). Deux allozymes sont caractéristiques des mils sauvages : *Got-A¹* observé dans les populations du groupe Centre et *Adh-A²* dans celles du groupe Darfur.

La décomposition de la diversité totale en diversité locus par locus donne les résultats suivants (Tableau 1) : (i) le locus *Est-A* est le plus polymorphe (de 22 à 32 % de la diversité totale) suivi du locus *Adh-A* (de 10 à 19 %). (ii) Chaque groupe identifié peut être repéré par des différences de diversité à un ou plusieurs locus. Ainsi les groupes Aïr, Darfur et Centre se distinguent par les fréquences des allèles *Est-A²*, *Adh-A²* et *Got-A¹*. Les fréquences de l'allèle *Cat-A¹* permettent d'opposer les groupes : Aïr/Tchad-Ouest/Darfur aux groupes Ouest/Centre tandis que celles de l'allèle *Pgm-A¹* les groupes Tchad-Ouest/Darfur aux groupes Ouest/Centre/Aïr.

La distance la plus faible, 0,013 a été observée entre les groupes Ouest et Centre (Figure 3). Les distances les plus élevées sont celles des 2 groupes les plus éloignés géographiquement (Ouest et Darfur séparés d'environ 3 500 km).

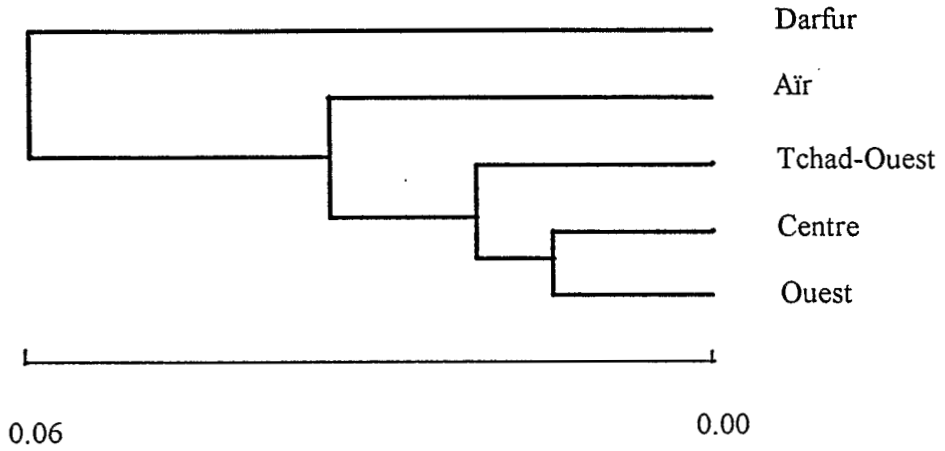


Figure 3
Dendogrammes des distances minimum de Nei entre groupes de mils sauvages (sur l'ensemble des 12 locus)

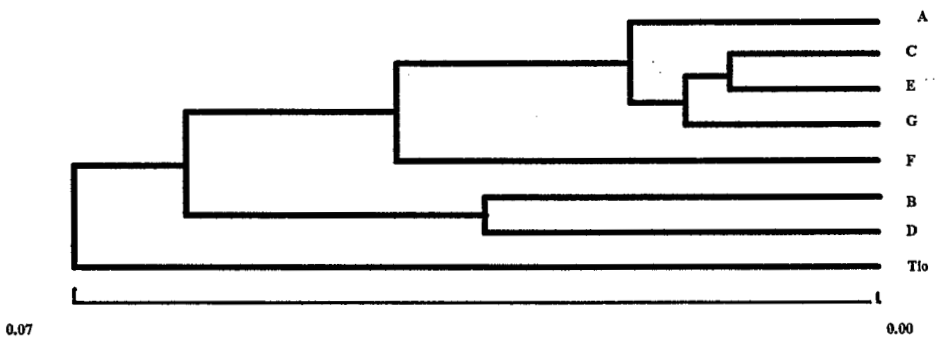


Figure 4
Dendogrammes des distances minimum de Nei entre groupes de mils cultivés (sur l'ensemble des 12 locus)

IV - DIVERSITÉ DES MILS CULTIVÉS

La diversité totale des mils cultivés est égale à 0,256 avec une diversité moyenne intra groupe de 0,214 (83 % de la diversité totale). Plusieurs études (Tostain *et al.*, 1987 ; Tostain et Marchais, 1989 ; Tostain, 1992) ont mis en évidence, dans la collection de mils cultivés, des groupes enzymatiques distincts : (i) mils précoces d'Afrique de l'Ouest (*lato sensu*), dont ceux du Sénégal, Mali-Est, nord Burkina Faso et Niger-Ouest (groupe **A**), du Mali-Ouest (**B**), du Niger-Est et du Soudan (**C**) du Togo-Ghana (**D**), (ii) mils tardifs d'Afrique de l'Ouest (**E**), (iii) mils de l'Est et d'Afrique du Sud (**F**) et (iv) de l'Inde (**G**) (Tableau 2). Certains cultivars ont été considérés comme hors types dont le cultivar Tiotandé du Nord Sénégal.

L'analyse discriminante a été réalisée sur 340 cultivars (Tableau 3). Les groupes A, C, et E ont 72 %, 74 % et 76 % de cultivars bien classés. Le nombre de mal classés indique un recouvrement important des 3 groupes.

Les cultivars du Mali-Ouest, du nord Togo-Ghana sont homogènes (Gst de 0,070 et 0,059) et ceux de l'Afrique de l'Est hétérogènes (Gst = 0,211). Le nombre d'allèles polymorphes est le plus élevé dans le groupe A (58,3 %). Parmi les grands groupes, la diversité du groupe C est la plus élevée (0,233 ± 0,001). Ce résultat permet de situer le centre de diversité des mils cultivés dans cette région. La diversité des mils d'Afrique de l'Est et du Sud est la plus faible.

Les caractéristiques génétiques des 6 locus discriminants ont été déterminées (Tableau 4) avec les cultivars bien classés par l'analyse discriminante. La décomposition des diversités totales montre, comme chez les mils sauvages, une forte diversité des locus *Est-A* (de 28 à 38 % de la diversité totale) et *Adh-A* (de 19 à 29 %).

On observe également : (i) le locus *Pgm-A* a une faible diversité dans les groupes F (Est) et B (Mali-Ouest) ; (ii) le locus *Cat-A* a une faible diversité dans les groupes E (tardifs) et G (Inde) ; (iii) le locus *Pgi-A* a une faible diversité dans les groupes F (Est) et G (Inde) ; (iv) le locus *Pgd-A* a une forte diversité dans le groupe D (précoces du Togo-Ghana). Parmi les allèles discriminants, certains sont spécifiques : *Adh-A*¹ est spécifique du groupe B, *Adh-A*⁷ du groupe E.

Pour l'ensemble des locus le dendrogramme montre une proximité entre les groupes C, E et G (Inde) (Figure 4). Les groupes A et C sont les moins différenciés et les groupes B, D et F les plus différenciés.

En conclusion, au sein des multiples cultivars rassemblés dans la collection mondiale, l'analyse multivariée de plusieurs marqueurs enzymatiques met en évidence plusieurs groupes génétiquement distincts dont deux grands groupes de cultivars précoces et un groupe de cultivars tardifs en Afrique de l'Ouest, un groupe en Afrique de l'Est (cultivars précoces et tardifs réunis) et enfin un dernier groupe en Inde (précoces et tardifs réunis). L'absence de groupe structuré chez les mils indiens a déjà été observée sur des caractères morphologiques (Mukherji *et al.*, 1981). Les mils précoces de l'Est nigérien, du Tchad et du Soudan sont proches enzymatiquement des mils tardifs d'Afrique de l'Ouest et des mils indiens.

V - RELATIONS ENTRE GROUPES ENZYMATIQUES

La comparaison entre mils sauvages et mils cultivés permet de préciser les distances qui aujourd'hui les séparent. L'exemple du Niger (52 échantillons de mils sauvages et 66 cultivés) montre une divergence fondamentale entre les 2 groupes (Fig. 5a, b).

Entre les deux groupes on observe néanmoins plusieurs allèles de fréquences identiques : *Est-A⁶*, *Est-A⁷*, *Adh-A⁴*, *Adh-A⁶*, *Pgi-A³* et *Pgd-A²*. On a par ailleurs chez les mils sauvages des fréquences élevées des allèles *Est-A⁴*, *Pgm-A²* et parmi les groupes cultivés, des fréquences élevées des allèles *Pgm-A¹*, et *Cat-A¹*.

L'analyse en composantes principales de l'ensemble des populations de mils sauvages et cultivés montre que les résultats obtenus au Niger peuvent être généralisés à toutes les régions où existent des populations de mils sauvages (Tostain, 1992). Elle met en évidence l'existence de 2 groupes distincts, "*monodii*" (sauvage) et "*glaucum*" (cultivé) ayant des diversités proches statistiquement.

Le dendrogramme des distances de Nei permet de séparer deux ensembles (Figure 6a). Un ensemble comprend les mils sauvages (à l'exception des groupes cultivés A, B et D), l'autre a majorité de mils cultivés. Ainsi les mils sauvages du Darfur et de l'Aïr sont les plus éloignés des mils cultivés tandis que les mils cultivés A, B et D sont les moins distants des mils sauvages.

Dans le dendrogramme des distances de Cavalli-Sforza déterminé par la méthode de Wagner (Figure 6b) on trouve trois ensembles : un ensemble de mils sauvages, un ensemble formé par les groupes cultivés B et D et un troisième formé par les autres groupes de mils cultivés. Cette description indique que les groupes Ouest (*monodii*) et A (*glaucum*) sont les moins différenciés, et les groupes Aïr et Darfur (*monodii*), F (Est) et Tiotandé (*glaucum*) les plus différenciés. Des analyses de caractères morphologiques entre Tiotandé et sauvages allopatriques ont mis en évidence une forte divergence entre eux (Robert et Sarr, 1992). Les mils tardifs d'Afrique de l'Ouest et les mils de l'Inde sont moins différenciés que les mils de l'Est.

VI - HYPOTHÈSES SUR LA DOMESTICATION DU MIL

L'ensemble des résultats qui précèdent permettent de formuler des hypothèses sur l'origine des mils cultivés et sur leur évolution, si au préalable on considère (i) qu'il y a eu migration des cultivars sans leur disparition des lieux d'origine, (ii) que les zones de diversité maximum des formes sauvages et cultivées ne coïncident pas automatiquement avec le ou les centres de domestication et (iii) qu'il n'y a pas d'allèles spécifiques des mils sauvages qui permettent de faire le lien entre une population de mils sauvages et un cultivar.

Les étapes de cette domestication ainsi que leurs datations approximatives à l'aide de preuves indirectes ou directes (Roset, 1983 ; Amblard et Pernès, 1989 ; Jarrige, 1977), peuvent être résumées de la manière suivante (Figure 7).

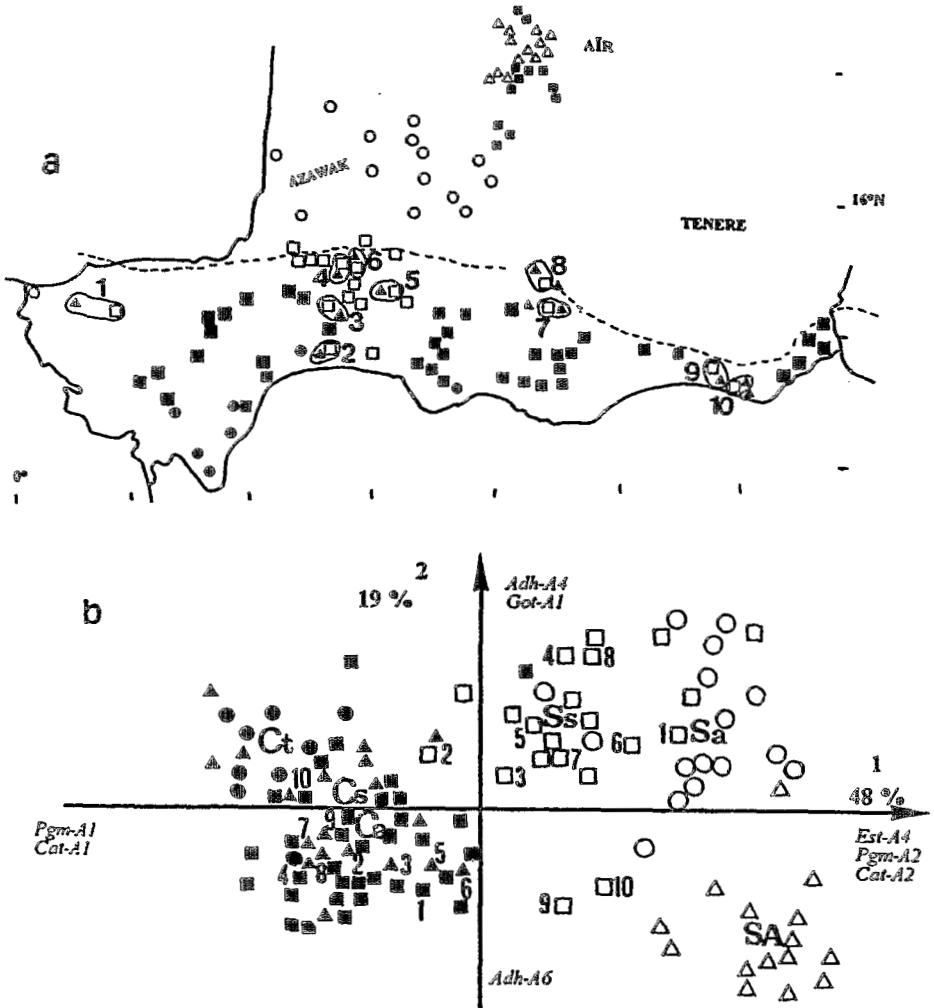


Figure 5

Distribution géographique (5a) des échantillons de mils sauvages et cultivés du Niger et leurs projections (ainsi que les centres de gravité des groupes) dans les plans (1, 2) d'une analyse en composantes principales (5b) : mils sauvages de l'Air (, Saïr), allopatriques (, Sa), sympatriques (, Ss) des mils cultivés tardifs (, Ct), allopatriques (, Ca) et sympatriques (, Cs). N° 1 à 10 : couples d'un même lieu.

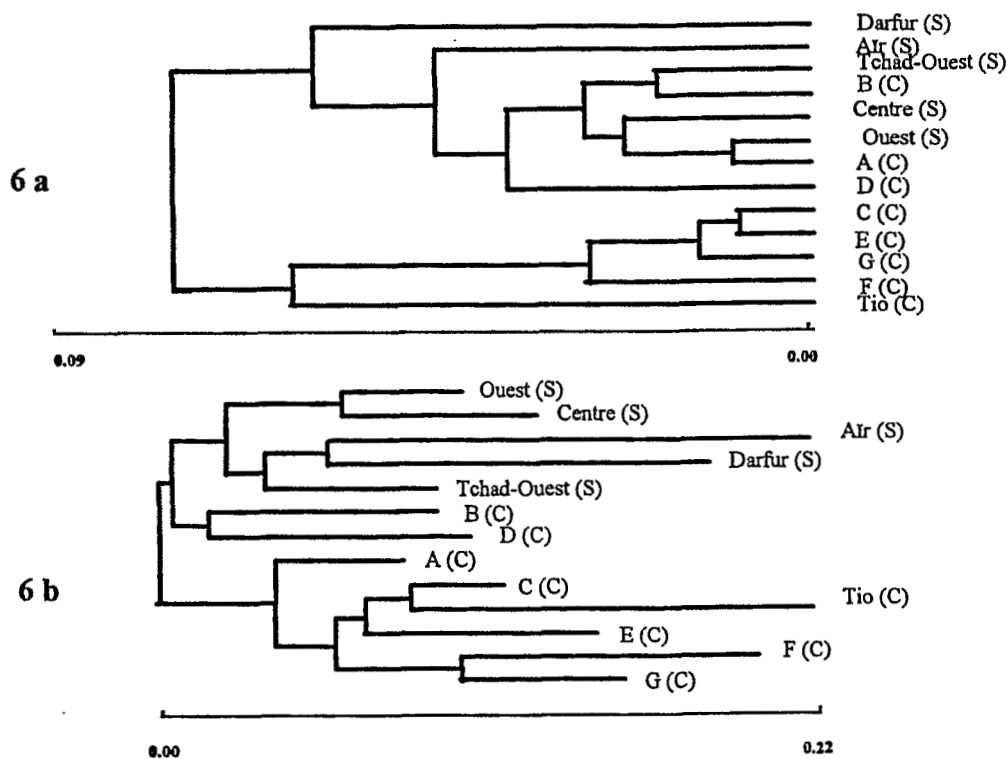


Figure 6

Dendrogrammes des distances entre groupes de mils sauvages et de mils cultivés sur l'ensemble des 12 locus. 6a : distance minimum de Nei; 6b : distance de corde de Cavalli Sforza (méthode de Wagner). Les groupes de mils sauvages sont : Ouest, Centre, Aïr, Tchad-Ouest et Darfur. Les groupes de mils cultivés sont : A : Sénégal-NigerOuest, B : Mali-Ouest, C : Niger-Est-Soudan, D : précoces du Togo-Ghana, E : tardifs d'Afrique de l'Ouest, F : Afrique de l'Est et du Sud, G : Inde, Tio : Tiotandé.

1) un foyer unique de domestication du mil est supposé à l'Ouest de l'Afrique (actuellement au nord du fleuve Sénégal et le nord-ouest du Mali)

On observe en effet dans cette zone une faible distance entre sauvages et cultivés, un nombre élevé d'allèles polymorphes chez les cultivés égal à celui des mils sauvages de cette région et des diversités multilocus ou par locus peu différentes. L'étude de ces groupes (groupes A et B chez les cultivés et groupe Ouest chez les sauvages), montre que la domestication a eu pour effet des modifications de fréquences des allozymes avec soit : (i) une augmentation de la diversité de *Pgm-A* ($0,438 \pm 0,004$ dans le groupe A versus $0,072 \pm 0,005$ dans le groupe Ouest) avec augmentation des fréquences de l'allèle *Pgm-A¹*, (ii) une baisse de la diversité des locus *Pgd-A* et *Cat-A* (Tableau 4) avec par exemple une augmentation des fréquences de l'allèle *Pgd-A²*.

Entre 10 000 et 8 000 BP l'isohyète 400 mm était située à la latitude 21° N (Lézine, 1989) (Figure 1). Cette période humide permet un accroissement de la population de chasseurs-cueilleurs autour de nombreux petits lacs ainsi que le développement du riz sauvage *O. breviligulata*. La domestication de ce riz en riz pluvial *O. glaberrima* a pu se produire avec l'aridité qui lui succède lentement et qui entraîne de fortes concentrations humaines autour de quelques grands lacs comparables à l'actuelle mare d'Oursi (Burkina Faso). Un peu plus tard la domestication du mil, fortement favorisée par l'organisation du génome de mil (Pernès, 1987), devient possible et probable par une sélection consciente.

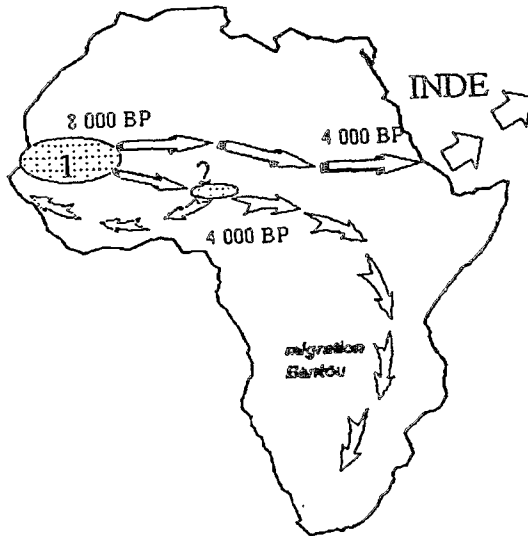


Figure 7

Hypothèses sur l'évolution des mils. (1) : centre de domestication primaire ;
(2) : centre de différenciation des mils précoces en mils tardifs

2) une lente migration s'est sans doute produite de l'Ouest vers le centre et l'Est de l'Afrique puis vers l'Inde (diversité importante des mils indiens, groupe Inde proche des mils du groupe C d'Afrique de l'Ouest). La diffusion des premiers mils cultivés vers ces régions aurait eu lieu vers 5 000 BP et l'introduction en Inde (Rajasthan) vers 4 000 BP le Soudan, l'Arabie et la vallée de l'Indus.

3) un foyer secondaire de variation ou centre de différenciation est supposé à l'Ouest du lac Tchad aboutissant à la sélection de mils tardifs photosensibles adaptés à des conditions de pluviométrie élevées.

On observe en effet une faible distance entre mils précoces et tardifs de la région Est du Niger, une baisse du nombre d'allèles polymorphes et une diversité plus faible des mils tardifs d'Afrique de l'Ouest. Leur sélection a pu se faire vers 4 000 BP, au moment où la sécheresse déplace la limite des cultures vers le sud du Sahel. Par rapport aux échantillons de mils précoces du groupe C, cette sélection a eu pour effets : une augmentation de la diversité des locus *Adh-A* et *Pgm-A* et une baisse de la diversité des locus *Cat-A* et *Pgd-A* (Tableau 4).

4) une migration de ces mils tardifs s'est effectuée d'une part vers le sud-ouest, dans la zone soudanienne (du nord-Nigéria au sud-Sénégal) et d'autre part vers les plateaux du Sud de l'Afrique grâce à la migration Bantou (de l'Ouganda à l'Afrique du sud), entraînant par dérive génétique une diminution de la diversité enzymatique des cultivars. La migration Bantou vers l'est et le sud de l'Afrique et la diffusion de cultivars tardifs dans la zone soudanienne de l'Afrique de l'Ouest auraient commencé vers 3 000 BP.

5) Remarques

- Longtemps la question a été de savoir si le mil sauvage en sympatrie était une adventice inféodée à la culture (Harlan, 1965). Les mils sauvages anthropophiles ont été classés soit dans une sous-espèce *P. americanum* spp. *stenostachyum* (Brunken, 1977) soit dans un groupe particulier (Grouzis, 1979). Kupzow (1980) indique pourtant que les formes sauvages qui ont la même écologie que les formes cultivées ont une tendance à être anthropophiles en se développant volontiers près des habitations. L'allogamie du mil permet d'absorber, grâce aux rétrocroisements, les hybrides naturels dans les groupes sauvages ou cultivés sans qu'il y ait création de plantes adventices autonomes (Pernès, 1987). L'existence de deux "compartiments" ayant de rares échanges peut constituer un mécanisme évolutif idéal (Harlan, 1965 ; Pernès, 1987). La sélection gamétique qui entraîne des distorsions de ségrégation favorise l'endogamie des deux compartiments (Robert *et al.*, 1991). Ce système a pu favoriser la domestication du mil (Sarr, 1987).

- La culture du mil sur sols sableux en zone sahélienne demande des soins succincts : le semis en poquets ne nécessite pas d'outils ni de préparation du sol et la moisson est réalisée grâce à un simple couteau. Seul le désherbage exige un outil élaboré. Dans la zone sahélienne l'activité agricole est intense mais limitée par la durée de la saison des pluies ; elle n'empêche pas les activités de chasse ou de pêche ni la cueillette de plantes sauvages (Milleville, 1991). Le passage de la cueillette à un semis en poquets a donc pu

se faire sans échanges d'idées avec le centre d'origine supposée de l'agriculture en Afrique (autour du Nil), du Moyen Orient ou d'Asie (Portères et Barrau, 1980). Différentes pratiques humaines peuvent expliquer en partie l'isolement reproductif nécessaire à la domestication du mil (Clark, 1976) :

- la cueillette tardive des mils sauvages permet de sélectionner inconsciemment les phénotypes ayant des épillets persistants ;
- autour des habitations, des plantes issues des cueillettes peuvent se développer (souvent en contre saison) et être récoltées ;
- des semis en contre saison froide sur des sols ayant conservé une humidité résiduelle ou proches de la nappe phréatique ont pu permettre également un isolement génétique.

Ce type particulier de culture, qui explique la divergence entre Tiotandé et mils précoces sénégalais, existe encore dans le sud de la Mauritanie et dans l'est du Tchad.

VII - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les nombreuses espèces décrites dans le passé (Portères, 1950) ont été remplacées par une espèce unique subdivisée en 2 sous-espèces correspondant aux formes sauvages et cultivées (Harlan, 1971 ; Brunken, 1977). Sa diversité génétique estimée par l'hétérozygotie de 12 locus d'isozymes est égale à 0,269 (0,249 chez les mils sauvages et 0,256 chez les mils cultivés). L'étude réalisée sans tenir compte de l'existence de races morphologiques et avec une technique peu précise (des mutations identiques pouvant se produire dans des génotypes d'origines différentes) met en évidence une différenciation entre les deux sous espèces, un maintien de la diversité des mils cultivés et enfin des différences entre origines géographiques au sein de chaque sous espèce. La définition des groupes enzymatiques et leur nombre pourront être précisés par l'augmentation des marqueurs enzymatiques utilisés et surtout l'analyse de nouveaux échantillons (mils précoces du Nigéria et mils tardifs du Tchad et du Soudan par exemple).

Cette étude a montré par ailleurs : (i) que le locus le plus polymorphe, *Est-A*, ne permet pas de séparer les échantillons de mils entre-eux, (ii) que 4 locus sur les 12 étudiés permettent de décrire les différences entre formes sauvages et cultivées (*Adh-A*, *Pgd-A* et *Pgm-A*) et parmi les mils cultivés, les différences entre précoces et tardifs (*Cat-A*, *Pgd-A* et *Pgm-A*), (iii) que les diversités intra-groupes sont élevées mais comparables à celles observées pour d'autres plantes allogames (Hamrick et Godt, 1990). La diversité est par exemple égale à 0,251 chez le maïs cultivé au Mexique, 0,304 et 0,311 chez les maïs sauvages, teosintes (Doebley *et al.*, 1985), (iv) que les diversités totales des mils sauvages et cultivés ne sont pas significativement différentes mais que la décomposition des diversités par locus montre dans les échantillons de mils cultivés, par rapport aux échantillons de mils sauvages soit une baisse de diversité (locus *Cat-A*, *Got-A*, *Pgd-A*), soit une augmentation de diversité (locus *Pgm-A*).

La diversité de la forme sauvage devrait être utile à l'amélioration génétique du mil (Bramel-Cox *et al.*, 1986). Les diversités enzymatiques des échantillons de mils cultivés et l'existence de groupes distincts peuvent orienter le choix des cultivars à sélectionner

(Frei *et al.*, 1986 ; Charcosset *et al.*, 1991). La liaison entre marqueurs enzymatiques et caractères morphologiques (taille des plantes ou des graines) devrait aider l'amélioration du mil (Tostain, 1985 ; Vallejos et Chase, 1991). La corrélation entre distance et hétérosis, mise en évidence dans certains croisements de mils (Marchais, 1978), devrait être vérifiée pour certains groupes distants enzymatiquement.

La mise en évidence de ces diversités enzymatiques permet d'envisager, pays par pays, une collecte plus précise des cultivars : au Sénégal, précoces du Nord et tardifs du Sud ; au Mali, précoces de l'Ouest et de l'Est et tardifs du Sud ; au Niger, précoces de l'Ouest (jusqu'à la longitude 8° Est), précoces de l'Est et tardifs du Sud, etc. La collecte de cultivars issus de sélections paysannes particulières, surtout ceux génétiquement isolés (Tiotandé, Iniadi et précoces du Togo - Ghana par exemple) devrait être poursuivie. La diversité enzymatique n'est cependant qu'une des composantes dans le choix des critères de collecte et dans les stratégies de conservation.

Nos résultats soulignent l'intérêt du mil comme plante modèle dans l'étude des relations entre formes sauvages et cultivés morphologiquement différentes, comparable au modèle maïs. Des marqueurs biochimiques plus nombreux, par exemple les fragments d'ADN issus de plusieurs digestions par des enzymes de restriction, RFLP (Gepts et Clegg, 1989 ; Pilate-André, 1992), seront nécessaires pour les confirmer.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBLARD (S.) and PERNÈS (J.), 1989. The identification of cultivated pearl millet (*Pennisetum*) amongst plant impressions on pottery from Oued Chebbi (Dhar Oualata, Mauritania). *Afr. Archeol. Rev.* 7 : 117-126.
- AMOUKOU (A.I.) and MARCHAIS (L.), 1993. Evidence of a partial reproductive barrier between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum glaucum*). *Soumis à Euphytica*.
- ANAND KUMAR (K.) and ANDREWS (D.J.), 1984. Cytoplasmic male sterility in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) : a review. *Advances in Applied Biology* 10 : 113-143.
- BANUETT-BOURRILLON (F.) and HAGUE (D.R.), 1979. Genetic analysis of alcohol dehydrogenase isozymes in pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Biochem. Genet.* 17 : 537-552.
- BELLIARD (J.), PERNÈS (J.) et SANDMEIER (M.), 1979. Les différentes phases du développement chez le mil (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubbard) et la recherche de marqueurs. *Physiol. Vég.* 17 (2) : 387-397.
- BILQUEZ (A.F.) et LECOMTE (J.), 1969. Relations entre mils sauvages et mils cultivés : étude de l'hybride *Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb. x *Pennisetum violaceum* L. (Rich.). *Agron. Trop.* 24 (3) : 249-257

- BONO (M.), 1973. Contribution à la morpho-systématique des *Pennisetum* annuels cultivés pour leur grain en Afrique occidentale francophone. *Agron. Trop.* 28 (3) : 229-356.
- BOUREIMA (S.), LAVERGNE (D.) et CHAMPIGNY (M.L.), 1986. Etude comparée de la tolérance au sel de différents mils : croissance, activités phosphoenolpyruvate carboxylase et enzyme malique à NADP. *Agronomie* 6 (7) : 675-682.
- BRAMEL-COX (P.J.), ANDREWS (D.J.) and FREY (K.J.), 1986. Exotic germplasm for improving grain yield and growth rate in pearl millet. *Crop Sci.* 26 : 687-690.
- BRUNKEN (J.N.), 1977. A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 64 (2) : 161-176.
- BRUNKEN (J.N.), DE WET (J.M.J.) and HARLAN (J.R.), 1977. The morphology and domestication of pearl millet. *Econ. Bot.* 31 : 163-174.
- CHARCOSSET (A.), LEFORT-BUSON (M.) and GALLAIS (A.), 1991. Relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci : a theoretical computation. *Theor. Appl. Genet.* 81 : 571-575.
- CHAUBAL (R.) and REGER (B.J.), 1992. Calcium in the synergid cells and other regions of pearl millet ovaries. *Sex Plant Reprod.* 5 : 34-46.
- CHEVALIER AUG., 1938. Le Sahara, centre d'origine de plantes cultivées. *Dans* : La vie dans la région désertique nord-tropicale de l'Ancien monde. Mémoires de la Société de Biogéographie VI. *Edité par* : P. Lechevalier, Paris. pp. 307-322.
- CLARK (J.D.), 1976. Prehistoric populations and pressures favoring plant domestication in Africa. *In* : Origins of African Plant Domestication : 67-105. *Edited by* : Harlan J.R., de Wet J.M.J., Stemler A.B.L. Mouton Publishers, The Hague, Paris.
- CLÉMENT (J.C.), 1985. Les mils pénicillaires de l'Afrique de l'Ouest. Prospections et collectes. ORSTOM-IBPGR, Abidjan-Rome 231 pp
- DASSA (M.), PRIEUR (P.) et LOUGUET (P.), 1985. Effets comparés de la contrainte hydrique sur l'activité de la phosphatase acide foliaire de deux variétés de Mil (*Pennisetum americanum* (L.)), *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 301, série 3 (6) : 339-342.
- DOEBLEY (J.F.), GOODMAN (M.M.) and STUBER (C.W.), 1985. Isozyme variation in the races of maize from Mexico. *Amer. J. Bot.* 72 (5) : 629-639.
- DUJARDIN (M.) et HANNA (W.W.) 1989. Crossability of pearl millet with wild *Pennisetum* species. *Crop Sci.* 29 : 77-80.
- FREI (O.M.), STUBER (C.W.) and GOODMAN (M.M.), 1986. Use of allozymes as genetic markers for predicting performance in maize single cross hybrids. *Crop Sci.* 26 : 37-42.
- GEPTS (P.) and CLEGG (M.T.), 1989. Genetic diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) at the DNA sequence level. *J. Hered.* 80 : 203-208
- GROUZIS (M.), 1979. Sur le *Pennisetum violaceum* sensu lato en Afrique de l'Ouest : formes, écologie et distribution géographique. *Bull IFAN* 41, série A (2) : 300-316.

- HAMRICK (J.L.) and GODT (J.W.), 1990. Allozyme diversity in plant species. *In* : Plant population genetics, breeding, and genetic resources, Chap. 3 : 43-63. *Edited by* : Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L., Weir B.S.. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts.
- HARLAN (J.R.), 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14 : 173-176.
- HARLAN (J.R.), 1971. Agricultural origins : centers and noncenters. *Science* 174 : 468-474.
- HARLAN (J.R.) and DE WET (J.M.J.), 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20 (4) : 509-517.
- INADA (K.), MATSUURA (A.) and YAMANE (M.), 1992. Interspecific differences in the mechanism of drought tolerance among four cereal crops. *Jpn. J. Crop Sci.* 61(1) : 87-95.
- JARRIGE (J.F.), 1977. La civilisation de l'Indus. *La Recherche* 76 : 245-252.
- JAUHAR (P.P.), 1981. Cytogenetics and breeding of pearl millet and related species. *Edited by* : Alan R. Liss. New York. 289 pp.
- KIMURA (M.), 1991. Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88 : 5969-5973.
- KUPZOW (A.J.), 1980. Theoretical basis of the plant domestication. *Theor. Appl. Genet.* 57 : 65-74.
- LAGUDAH (E.S.) and HANNA (W.W.), 1990. Patterns of variation for seed proteins in the *Pennisetum* gene pool. *J. Hered.* 81 (1) : 25-29.
- LAVERGNE (D.) et TOSTAIN (S.), 1986. Les différents isoenzymes de la glutamate oxaloacétate transaminases du mil (*Pennisetum glaucum*). II. Localisation intratissulaire et intracellulaire. *C. R. Acad. Sci. Paris t. 302, série III, n°9* : 365-368.
- LEBLANC (J.M.) and PERNÈS (J.), 1983. Enzyme polymorphism of *Pennisetum americanum* in the Ivory Coast. *Jpn. J. Genet.* 58 : 121-131.
- LEFRANC-RIANDEY (M.F.), 1984. Variabilité allélique du système alcool déshydrogénase (ADH) chez le mil (*Pennisetum americanum*). Mise en évidence de classes d'électromorphes par différentes conditions de migration. *C.R. Acad. Sci t. 299, série III, n° 8* : 321-326.
- LE THI (K.), ROBERT (T.) and SARR (A.), 1992. Gametophyte-sporophyte genetic overlapping in pearl millet (*Pennisetum typhoides*) : evidence of postmeiotic expression of isozymic loci. *J. Hered.* 83 : 26-30.
- LÉZINE (A.M.), 1989. Le Sahel : 20.000 ans d'histoire de la végétation. *Bull. Soc. géol. France* : 8, t.V, N°1 : 35-42.
- MARCHAIS (L.), 1978. Une analyse génétique chez le petit mil pénicillaire à l'aide de la distance *R* de Hanson et Casas. *Ann. Amélior. Plantes* 28 : 165-193

- MARCHAIS (L.) and PERNÈS (J.), 1984. Genetic divergence between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum typhoides*). I. Male sterility. *Z. Pflanzenzüchtg.* 95 : 103-112.
- MAURER (J.R.), 1971. Methods of analytical disc electrophoresis. *In* : Disc electrophoresis and related techniques of polyacrylamide gel electrophoresis. *Edited by* : K. Fishbeck, W. de Gruyter. Berlin, New York.
- MILLEVILLE (P.), 1991. Exploitation des ressources et systèmes de production. Les systèmes de culture. *Dans* : un espace sahélien : la mare d'Oursi, Burkina Faso. *Edité par* : J. Claude, M. Grouzis, P. Milleville, ORSTOM, Paris. pp. 144-155.
- MUKHERJI (P.), DWIVEDI (S.L.), SINGH (B.D.) and SAHU (G.R.), 1981. Genetic divergence and character associations in pearl millet. *Indian J. agric. Sci.* 51 (2) : 69-72.
- NEI (M.), 1975. Molecular population genetics and evolution. *In* : Neuberger A., Tatum E.L. (eds.) *Frontiers of biology*, Vol. 40. North Holland, Amsterdam-Oxford, 288 pp
- PERNÈS (J.), 1987. Incidences du mode de reproduction (autogamie, allogamie) sur la domestication des céréales. *In* : Coll. Nat. C.N.R.S. "Biologie des Populations", Lyon, 4-6 Sept 1986 : 80-83.
- PILATE-ANDRÉ (S.), 1992. Etude de l'organisation de la diversité génétique du complexe des mils pénicillaires (*Pennisetum* spp.) par les marqueurs enzymatiques et par l'analyse moléculaire de la région Adh. Thèse Univ. Paris-Sud. 222 p.
- PORTÈRES (R.), 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale; centre d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVI^e siècle. *Agron. Trop.* 5 (9-10) : 489-507.
- PORTÈRES (R.) et BARRAU (J.), 1980. Débuts, développement et expansion des techniques agricoles. *Dans* : Histoire générale de l'Afrique. I. Méthodologie et préhistoire africaine. *Edité par* : Unesco & Nouvelles Editions Africaines (NEA), Paris. Chap. 27, pp. 725-744
- RAI (K.N.) and RAO (A.S.), 1991. Effect of *d₂* dwarfing gene on grain yield and yield components in pearl millet near-isogenic lines. *Euphytica* 52 : 25-31
- ROBERT (T.) and SARR (A.) 1992. Multivariate analysis of recombination between wild and cultivated genome within the primary gene pool of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome* 35 : 208-219
- ROBERT (T.), LESPINASSE (R.), PERNÈS (J.) and SARR (A.), 1991. Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome* 34 : 195-200.
- ROSET (J.P.), 1983. Nouvelles données sur le problème de la néolithisation du Sahara méridional : Air et Ténéré, au Niger. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.* 13 (2) : 119-142

- SANDMEIER (M.), BENINGA (M.) et PERNÈS (J.), 1981. Analyse des relations entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelles. III. Etude de l'hérédité des estérases et des peroxydases anodiques. *Agronomie* 1 (6) : 487-494.
- SARR (A.), 1987. Analyse génétique de l'organisation reproductive du mil (*P. typhoides*). Implications pour son amélioration et la gestion des ressources génétiques. Thèse Univ. Paris XI-Orsay. 182 p.
- SHEKHAWAT (N.S.), PURHODIT (S.D.) and ARYA (H.C.), 1984. Changes in isoenzymes of peroxydases in green ear of pearl millet. *Current Science* 53 (21) : 1157-1158.
- SIDHU (J.S.), RAVI and MINOCHA (J.L.), 1984. Peroxidase isozyme patterns in primary trisomics of pearl millet. *Theor. Appl. Genet.* 68 : 179-182.
- SIVARAMAKRISHNAN (S.), PATELL (V.Z.) and SOMAN (P), 1990. Heat shock proteins of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) and pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) cultivars with differing heat tolerance at seedling establishment stage. *J. Exp. Bot.* 41 (223) : 249-254
- SPENCER (D.S.C.) and SIVAKUMAR (M.V.K.), 1987. Pearl millet in African agriculture. *In* : Proceedings of the International Pearl Millet Workshop, 7-11 april 1986, ICRISAT Center, India. Edited by : J.R. Witcombe, S.R. Beckerman. Patancheru, A.P. 502 324, India : ICRISAT. pp. 19-31.
- SUBBA RAO (M.V.), SAIDESWARA RAO (Y.) and MANGA (V.), 1989. Genetics of five seed esterase isozymes in pearl millet. *Plant Breeding* 102 : 133-139.
- SWOFFORD (D.L.) and SELANDER (R.B.), 1981. Biosys-1 : a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72 : 281-283.
- TOSTAIN (S.), 1985. Mise en évidence d'une liaison génétique entre un gène de nanisme et des marqueurs enzymatiques chez le mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum* L.). *Can. J. Genet. and Cytol.* 27 (6) : 751-758.
- TOSTAIN (S.), 1992. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). 3. Wild millet. *Theor. Appl. Genet.* 83 : 733-742.
- TOSTAIN (S.) et LAVERGNE (D.), 1986. Les différents isoenzymes de la glutamate oxaloacétate transaminase du mil (*Pennisetum glaucum* L.). Polymorphisme et déterminisme génétique. *C. R. Acad. Sci t. 302 série III n°6* : 181-184.
- TOSTAIN (S.) and MARCHAIS (L.) 1989. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). 2. Africa and India. *Theor. Appl. Genet.* 77 (5) : 634-640.
- TOSTAIN (S.) et RIANDEY (M.F.), 1984. Polymorphisme et déterminisme génétique des enzymes de mil (*Pennisetum glaucum* L.). Etude des alcool déshydrogénases, catalases, endopeptidases et estérases. *Agron. Trop.* 39 (4) : 335-345.

- TOSTAIN (S.) et RIANDEY (M.F.) 1985. Polymorphisme génétique des enzymes de mil pénicillaire (*Pennisetum glaucum*). Etude des malates déshydrogénases. *Agronomie* 5 (3) : 227-238.
- TOSTAIN (S.), RIANDEY (M.F.) and MARCHAIS (L.), 1987. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). 1. West Africa. *Theor. Appl. Genet.* 74 : 188-193.
- TOSTAIN (S.), HAMON (S.), BERNUS (E.) and INGRAM (G.B.), 1986. Collection of wild millets in Burkina Faso and Niger. *FAO, Plant Genetic Resources Newsletter* 68 : 11-15.
- TRIGUI (N.), SANDMEIER (M.), SALANOUBÁT (M.) et PERNÈS (J.), 1986. Utilisation des données enzymatiques et morphologiques pour l'étude des populations et de la domestication des plantes : I. Séparation et identification génétique d'isozymes chez le Mil (*P. typhoides*). *Agronomie* 6 (9) : 779-788.
- TROUSLOT (P.) et SECOND (G.), 1980. Techniques d'électrophorèse en gel d'amidon appliquées au riz. *Dans : Electrophorèse d'enzymes de riz (Oryza spp.)*. Travaux et Documents ORSTOM n° 120 : 1-47
- VALLEJOS (C.E.) and CHASE (D.E.), 1991. Linkage between isozyme markers and a locus affecting seed size in *Phaseolus vulgaris* L. *Theor. Appl. Genet.* 81 : 413-419.
- VASIL (V.) and VASIL (I.K.), 1982. The ontogeny of somatic embryos of *Pennisetum americanum* (L.) K. Schum. I. in cultured immature embryos. *Bot. Gaz.* 143 (4) : 454-465.

Tableau 1

Décomposition de la diversité des différents groupes de mil sauvage locus par locus

| Locus | Diversités | Ouest (53) | Centre (80) | Air (15) | Tchad-Ouest (17) | Darfur (22) |
|-------------------------|------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| PLP (%)* | | 58,3 | 66,7 | 50,0 | 58,3 | 58,3 |
| Multilocus (moyenne) | H | 0,206 ± 0,001 | 0,243 ± 0,001 | 0,161 ± 0,005 | 0,239 ± 0,005 | 0,233 ± 0,004 |
| | Gst | 13,1 | 14,8 | 15,5 | 10,5 | 17,6 |
| <i>Est-A</i> | H | 0,795 ± 0,002 (32 % ***) | 0,767 ± 0,002 (26 %) | 0,477 ± 0,017 (22 %) | 0,797 ± 0,007 (28 %) | 0,805 ± 0,004 (29 %) |
| (7)** | Gst | 9,9 | 12,4 | 14,4 | 4,9 | 6,9 |
| <i>Adh-A</i> | H | 0,483 ± 0,004 (19 %) | 0,489 ± 0,003 (17 %) | 0,347 ± 0,025 (18 %) | 0,551 ± 0,022 (19 %) | 0,291 ± 0,020 (10 %) |
| (8) | Gst | 19,1 | 15,5 | 15,2 | 18,4 | 18,4 |
| <i>Cat-A</i> | H | 0,461 ± 0,004 (19 %) | 0,497 ± 0,000 (17 %) | 0,193 ± 0,026 (10 %) | 0,444 ± 0,015 (15 %) | 0,377 ± 0,015 (13 %) |
| (2) | Gst | 15,0 | 14,5 | 22,7 | 8,3 | 18,3 |
| <i>Pgd-A</i> | H | 0,214 ± 0,007 (9 %) | 0,361 ± 0,005 (12 %) | 0,368 ± 0,024 (19 %) | 0,409 ± 0,018 (14 %) | 0,199 ± 0,018 (7 %) |
| (3) | Gst | 12,0 | 14,7 | 16,7 | 6,6 | 10,8 |
| <i>Pgm-A</i> | H | 0,072 ± 0,004 (3 %) | 0,114 ± 0,004 (4 %) | 0,008 ± 0,007 (0 %) | 0,276 ± 0,023 (10 %) | 0,404 ± 0,014 (14 %) |
| (2) | Gst | 8,1 | 31,8 | 5,6 | 12,6 | 14,0 |
| <i>Pgi-A</i> | H | 0,224 ± 0,007 (9 %) | 0,121 ± 0,004 (4 %) | 0,057 ± 0,017 (3 %) | 0,232 ± 0,025 (8 %) | 0,181 ± 0,018 (6 %) |
| (4) | Gst | 12,0 | 18,6 | 20,0 | 11,3 | 11,0 |
| <i>Got-A</i> | H | 0,153 ± 0,006 (6 %) | 0,416 ± 0,003 (14 %) | 0,035 ± 0,014 (2 %) | 0,093 ± 0,018 (3 %) | 0,004 ± 0,003 (0 %) |
| (2) | Gst | 15,3 | 14,3 | 6,4 | 23,7 | 1,9 |
| <i>Mdh-B</i> | H | 0,012 ± 0,002 (0,0 %) | 0,012 ± 0,001 (0 %) | 0,190 ± 0,028 (10 %) | 0 (0 %) | 0,007 ± 0,004 (0 %) |
| (3) | Gst | 7,1 | 1,5 | 11,5 | | 1,8 |
| <i>Mdh-A</i> | H | 0,021 ± 0,003 (1 %) | 0,012 ± 0,001 (0 %) | 0,177 ± 0,026 (9 %) | 0,028 ± 0,011 (1 %) | 0,279 ± 0,020 (10 %) |
| (5) | Gst | 14,6 | 10,0 | 10,0 | 4,6 | 16,6 |

*PLP : nombre de locus polymorphes en % (ayant une fréquence d'au moins 5 % par échantillons) ; ** : nombre d'allèles ; *** : rapport diversité de chaque locus sur diversité totale multilocus (en %). Gst, coefficient de différenciation, est exprimé en % de la diversité totale (la diversité intra groupe est égale à : $H_s = H_t - Gst$)

Tableau 2

Répartition des échantillons de mils cultivés dans les groupes mis en évidence par l'analyse en composantes principales et pour chaque groupe la diversité de Nei et sa décomposition

| Groupes | Pays ou "cultivars" | PLP* | Ht | Hs | Gst |
|------------------|--|------|---------|------|------|
| Précoces | | | | | |
| Ouest | | | | | |
| (190**) | | | | | |
| A | Sénégal-Nord, Mauritanie, Algérie, Mali-Est | 58,3 | 0,217 ± | 88,9 | 11,1 |
| (91) | Burkina Faso-Nord, Niger-Ouest, Tunisie | | 0,001 | | |
| H.T. | "Tiotandé" | 75,0 | 0,220 ± | 89,5 | 10,4 |
| (3) | | | 0,044 | | |
| B | Mali-Ouest | 41,7 | 0,216 | 93,0 | 7,0 |
| (19) | | | ±0,003 | | |
| C | Niger-Est, Tchad, Soudan | 50,0 | 0,233 ± | 87,5 | 12,5 |
| (61) | | | 0,001 | | |
| D | Ghana-P, Togo-P, "Iniadi " | 50,0 | 0,237 ± | 94,1 | 5,9 |
| (10) | | | 0,008 | | |
| Tardifs | | | | | |
| Ouest : E | Sénégal-Sud, Côte d'Ivoire, Burkina Faso- | | | | |
| (79) | Sud, Mali-Sud, Ghana-T, Togo-T, Bénin, Nigéria, Niger-T, Cameroun, Centrafrique | 41,7 | 0,218 ± | 86,7 | 13,3 |
| | | | 0,000 | | |
| F | Ouganda, Somalie, Kenya, Tanzanie, | | | | |
| (49) | Mozambique, Zambie, Zimbabwe, Malawi, Botswana, Afrique du Sud | 41,7 | 0,180 ± | 78,9 | 21,1 |
| | | | 0,002 | | |
| G | Inde : Andhra Pradesh, Gujarat, Haryana, | | | | |
| (31) | Madhya Pradesh, Maharashtra, Mysore, Rajasthan, Tamil Nadu, Uttar Pradesh | 41,7 | 0,191 ± | 84,8 | 15,2 |
| | | | 0,002 | | |

* PLP : % de locus polymorphes (ayant au moins une fréquence de 5 % par échantillons de l'allèle le moins fréquent)

** : nombre d'échantillons (total 361). H.T. ; : hors types. Hs : diversité intra groupe (en % de la diversité totale). Gst : coefficient de différenciation (diversité inter échantillons en % de la diversité totale)

Les hors types du groupe E (de Guinée, Burkina Faso et Sierra Leone) n'ont pas été notés.

Ghana-P, Togo-P désignent des cultivars précoces du Ghana et du Togo; Ghana-T, Togo-T, Niger-T désignent des cultivars tardifs du Ghana, Togo et Niger.

"Tioandé" : cultivar du Nord Sénégal, "Iniadi" : cultivar du Sud Burkina Faso.

Tableau 3
Analyse discriminante des échantillons de mils cultivés (sans les hors types)

| Groupes de classement | A | B | C | D | E | F | G | Total |
|------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------|
| Groupes d'origine | | | | | | | | |
| A | 66 (72 %) | 2 | 11 | 0 | 9 | 0 | 3 | 91 |
| B | 2 | 17 (89 %) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19 |
| C | 9 | 0 | 49 (74 %) | 1 | 4 | 0 | 3 | 66 |
| D | 0 | 0 | 1 | 9 (94 %) | 0 | 0 | 0 | 10 |
| E | 2 | 0 | 13 | 1 | 62 (76 %) | 3 | 0 | 81 |
| F | 0 | 1 | 4 | 0 | 1 | 35 (83 %) | 1 | 42 |
| G | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 27 (87 %) | 31 |
| Total | 80 | 20 | 79 | 11 | 78 | 38 | 34 | 340 |

Tableau 4
 Décomposition de la diversité de Nei de 6 locus pour chaque groupe de mil cultivé

| Groupes | Précoces d'Afrique de l'ouest | | | | Tardifs d'Afrique de l'Ouest | Afrique de l'Est et du Sud | Inde |
|--------------|-------------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------------------|-------------------------------|-------------------------|
| | A | B | C | D | E | F | |
| Locus | | | | | | | |
| <i>Est-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,816 ± 0,001 (31,3*) | 0,797 ± 0,006 (30,7) | 0,815 ± 0,001 (29,0) | 0,810 ± 0,012 (28,5) | 0,803 ± 0,001 (31,4) | 0,821 ± 0,002 (38,0) | 0,773 ± 0,005 (33,7) |
| Gst | 9 | 6 | 9 | 4 | 15 | 23 | 18 |
| <i>Adh-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,494 ± 0,003 (19,0) | 0,662 ± 0,012 (25,5) | 0,637 ± 0,004 (22,8) | 0,644 ± 0,026 (22,6) | 0,735 ± 0,001 (28,7) | 0,567 ± 0,007 (26,2) | 0,644 ± 0,005 (28,1) |
| Gst | 16 | 8 | 17 | 4 | 20 | 34 | 13 |
| <i>Pgm-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,438 ± 0,003 (16,8) | 0,244 ± 0,021 (9,4) | 0,357 ± 0,006 (12,8) | 0,469 ± 0,023 (16,5) | 0,471 ± 0,002 (18,4) | 0,177 ± 0,008 (8,2) | 0,482 ± 0,005 (21,0) |
| Gst | 13 | 7 | 11 | 7 | 24 | 16 | 15 |
| <i>Car-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,343 ± 0,004 (11,7) | 0,397 ± 0,017 (15,3) | 0,345 ± 0,006 (15,3) | 0,284 ± 0,047 (10,0) | 0,089 ± 0,003 (3,4) | 0,338 ± 0,007 (15,6) | 0,159 ± 0,011 (6,9) |
| Gst | 11 | 7 | 17 | 5 | 14 | 21 | 12 |
| <i>Pgi-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,267 ± 0,005 (10,2) | 0,460 ± 0,013 (17,7) | 0,282 ± 0,007 (10,1) | 0,220 ± 0,048 (7,7) | 0,300 ± 0,004 (11,7) | 0,091 ± 0,005 (4,2) | 0,043 ± 0,007 (1,8) |
| Gst | 8 | 7 | 8 | 5 | 12 | 9 | 19 |
| <i>Pgd-A</i> | | | | | | | |
| Ht | 0,107 ± 0,004 (4,1) | 0,022 ± 0,009 (1,0) | 0,232 ± 0,007 (8,3) | 0,338 ± 0,050 (11,9) | 0,113 ± 0,003 (4,4) | 0,135 ± 0,007 (6,2) | 0,050 ± 0,007 (2,2) |
| Gst | 9 | 14 | 10 | 12 | 18 | 22 | 20 |

* % de la diversité totale multilocus. Gst (coefficient de différenciation ou diversité inter groupes) est exprimée en % de la diversité totale