



Flux de gènes et évolution des ressources génétiques du mil (*Pennisetum glaucum*) dans le Bassin du Lac Tchad : rôle de la diversité socio-culturelle

Abdel Kader Naino Jika

► To cite this version:

Abdel Kader Naino Jika. Flux de gènes et évolution des ressources génétiques du mil (*Pennisetum glaucum*) dans le Bassin du Lac Tchad : rôle de la diversité socio-culturelle. Génétique des populations [q-bio.PE]. Université Paris Saclay (COMUE); Université Abdou Moumouni, 2016. Français. NNT : 2016SACLS180 . tel-01654418

HAL Id: tel-01654418

<https://theses.hal.science/tel-01654418>

Submitted on 3 Dec 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT

DE

L'UNIVERSITE ABDOU MOUMOUNI

ET DE

L'UNIVERSITE PARIS-SACLAY

PREPAREE A L'UNIVERSITE PARIS-SUD

ÉCOLE DOCTORALE N° 567

Sciences du végétal : du gène à l'écosystème

Spécialité de doctorat : Biologie

Par

M. Abdel Kader Naino Jika

Flux de gènes et évolution des ressources génétiques du mil (*Pennisetum glaucum*)
dans le Bassin du Lac Tchad : rôle de la diversité socio-culturelle

Thèse présentée et soutenue à Orsay, le 11 juillet 2016 :

Composition du Jury :

Isabelle GOLDRINGER
Ibrahim AMOUKOU
Jean Marc BOUVET
Laure KAISER
Martine GONNEAU
Toudou ADAM
Thierry ROBERT

Directrice de Recherche, INRA
Maître de Conférences, Université Abdou Moumouni
Directeur de Recherche, CIRAD
Chargée de Recherche, CNRS
Chargée de Recherche, INRA
Professeur, Université Abdou Moumouni
Maître de Conférences, UPMC

Présidente du Jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinatrice
Directeur de thèse
Directeur de thèse

Résumé:

La résilience des agricultures Subsahariennes face aux perturbations environnementales et socio-économiques repose en partie sur le maintien des diversités spécifique, variétale et génétique présentes au sein des agrosystèmes, mais aussi sur la préservation du droit pour les cultivateurs de reproduire et d'échanger librement les semences et les savoirs relatifs aux variétés. Pourtant, peu de données sont réellement disponibles sur la circulation effective des semences et les mécanismes modulant les flux de gènes et les introgressions génétiques entre variétés cultivées dans les agrosystèmes sahéliens. Chez le mil en particulier, il n'existe que des données très parcellaires sur les relations entre la diversité de la plante d'une part et la diversité socio-culturelle des agriculteurs d'autre part. Dans la première partie je me suis intéressé aux interactions entre l'organisation en groupes socio-culturels des agriculteurs et la structure génétique des populations de mil dans le bassin du lac Tchad. Les analyses de la diversité génétique suggèrent l'existence d'une barrière sociale à la diffusion des gènes sur l'ensemble de cette région. Néanmoins ces barrières ne sont pas suffisantes pour empêcher les introgressions génétiques entre populations cultivées par des agriculteurs appartenant à des groupes ethnolinguistiques différents. Dans le deuxième chapitre, je me suis intéressé au rôle des processus d'adaptation locale sur la circulation des gènes. Les résultats m'ont conduit à proposer l'hypothèse selon laquelle les flux de gènes entre types nommés précoces et tardifs sont plus importants dans les régions du nord où la pluviométrie est faible. Enfin dans le troisième chapitre j'ai quantifié la diversité biochimique des grains de mil de plusieurs variétés de mil, dont les usages culinaires varient selon les groupes ethnolinguistiques ou dont les qualités gustatives sont appréciées différemment. J'ai utilisé pour cela une approche combinée de protéomique et de métabolique. Parmi les 1072 spots protéiques quantifiés seulement 7 permettent de distinguer les types nommés photopériodiques des types nommés non ou peu photopériodiques. Les données de métabolomique suggèrent la présence de champignons, qui pourraient être des endophytes, dans certains des échantillons analysés.

Mots clefs: *Ressources génétiques ; flux de gènes ; diversité biochimique du grain ; diversité socioculturelle ; interaction génotype-environnement ; photopériodisme ; protéomique ; métabolomiques ; marqueurs microsatellites.*

Abstract:

The resilience of sub-Saharan farming systems to environmental and socioeconomic disturbances is partly based on the maintenance of agro-biodiversity, but also on preserving the right for farmers to reproduce and freely exchange seeds and related knowledge. However, few data are actually available on effective seed flow and on mechanisms modulating gene flow and genetic introgression between landraces grown in Sahelian farming systems. For pearl millet especially, there are only very few data on the relationship between diversity of this crop on the one hand and the socio-cultural diversity of farmers on the other hand. In the first part of my thesis, I was interested in assessing a potential relationship between ethnolinguistic diversity and population genetic structure of pearl millet in the Lake Chad Basin. Analysis of molecular polymorphisms suggests the existence of social barrier to seed flow among ethnolinguistic groups. However, these barriers are not sufficient to prevent genetic introgression between pearl millet populations cultivated by farmers belonging to different ethno-linguistic groups. In the second chapter, I focused on the role of local adaptation on gene flow. The results led me to propose the hypothesis that gene flow between early and late landraces are higher in the northern regions where rainfall is weak. Finally in the third part, I have quantified the biochemical compound of pearl millet seeds belonging to different varieties that show different uses or culinary preferences among farmers belonging to different ethnolinguistic groups. I used a combined approach of proteomics and metabolomics. Among the 1072 protein spots quantified only 7 distinguish the very photoperiodic non photoperiodic landrace. Metabolomics data suggest the presence of fungi, possibly endophytes, in some of the samples analyzed.

Keyword: *Genetic Ressources, gene flow ; biochemical diversity of seeds ; sociocultural diversity ; Genotype-Environnement interaction ; photoperiodism ; protéomics ; métabolomics ; microsatellite markers.*

Je dédie ce travail à mes parents:

Chers parents, je ne saurais vous remercier suffisamment pour tous ce que vous avez fait pour moi, pour nous j'allais dire en incluant mes frères et sœurs. Merci pour l'éducation que vous m'avez donnée, merci pour vos conseils qui m'ont toujours été utiles, merci pour tout. Sans votre soutien financier et moral, je n'aurais sans doute pas pu tenir toutes ces longues années d'études. En ce moment très spécial de ma vie, qui tourne la page de très longues années d'études, j'ai des larmes aux yeux et l'émotion m'étreint en pensant à ma tendre enfance, au début de mon histoire, que dis-je, au chemin que j'ai parcouru. Papa, vous m'avez inculqué l'amour du travail, ma volonté de faire une thèse de doctorat vous est due, très jeune déjà vous m'avez appris à cultiver la terre, à aimer les plantes à avoir de la compassion pour les animaux. Ma passion des plantes céréalières est née lorsque je vous suivais lors des travaux champêtres, je viens de regarder la cicatrice que je me suis faite sur ma jambe gauche avec une daba avec « sarkin loma », je me souviens encore, comme si c'était hier, lorsque vous et Maman m'obligiez à apprendre mes leçons au lieu d'aller jouer dans la mare, d'aller pêcher aux fleuves ou tout simplement de partir à la chasse aux oiseaux muni de lance pierre comme la plupart de mes autres petits camarades. Sans quoi, je n'en serai sans doute pas en thèse. Je me souviens des textes de Bernard Dadié, de Camara Laye, des fables de La Fontaine, Dodo et Nayé, dodon moli, je ne peux m'empêcher en ce moment même de chanter le poème de Jean Aicard que j'ai appris à l'école primaire et que je récitais après avoir fait des bêtises que voici :

Ma mère, que j'aime beaucoup,

M'a donné tout.

J'aimerai cette bonne mère,

Ma vie entière.

Elle m'a soigné tout petit,

On me l'a dit.

Elle a balancé ma couchette

Blanche et propre;

M'apprit à marcher pas à pas,

Tenant mon bras;

A dire un mot, puis à tout dire,

Même à sourire.

Si je pleure, elle me console

D'une parole;

Et vite son baiser charmant

Me rend content.

Je veux rendre heureuse ma mère,

Ma vie entière,

Travailler et l'aimer bien fort

Jusqu'à la mort !

Jean Aicard

Le Livre des petits

*Je suis ce que vous avez fait de moi, je vous en suis fort reconnaissant et vous garderai dans
mon cœur aujourd'hui, demain et toujours.*

Remerciements

Je remercie tout d'abord les rapporteurs de ma thèse Monsieur Amoukou Ibrahim et Monsieur Jean Marc Bouvet ainsi que les membres de mon jury Martine Gonneau, Laure Kaiser et Isabelle Goldringer, d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse.

A mes directeurs de thèse,

Thierry Robert : je savais avant mon master que je voulais faire une thèse de doctorat en génétique, mais je n'étais pas certain de vouloir faire de la génétique des populations. Avoir eu la chance de suivre tes enseignements a sans doute contribué à me fixer définitivement. Tu m'as tant appris, par ta disponibilité, ta simplicité d'approche et surtout ta passion pour les sciences, tu m'as apporté un encadrement exemplaire. Que dire de ta rigueur scientifique ? Kader, tu n'es pas assez précis dans ton texte ! Attentions aux spéculations ! Sais-tu comment le logiciel procède pour les résultats que tu me présentes là ? Pourtant après ces dures remarques, au moment où je me dis que je ne m'en sortirai jamais avec ces statistiques, tu étais là pour me montrer le contraire avec un simple crayon. Merci pour ta rigueur scientifique un peu dure mais très formatrice je l'avoue. Comment aurai-je pu tenir sans ta présence et surtout ta passion pour la science et l'enseignement qui a sans doute inspiré tant d'autres avant moi ? Tu m'as fait prendre conscience du métier de chercheur en me laissant beaucoup trop de liberté et surtout d'indépendance dans mes réflexions tout en étant toujours disponible pour discuter, pour aider. Kader, je n'ai pas le temps aujourd'hui mais dis-moi... et c'est parti pour une discussion de plusieurs heures... J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler avec toi, tu es l'exemple d'un scientifique type pour moi. Si jamais je devenais enseignant chercheur, tu seras mon modèle, merci pour tout, je t'en serai reconnaissant toute ma vie.

Toudou Adam : j'ai été impressionné par votre disponibilité malgré vos lourdes charges administratives. Vous avez toujours eu du temps pour répondre à mes questions, pour m'appuyer lors de mes démarches administratives. Je me souviens encore de notre discussion lorsque je devais visiter la bande sud du Niger. Vous m'avez prodigué des conseils qui me serviront toute ma vie. Vos conseils, et les discussions que nous avons eues autour de mes données m'ont permis d'avoir une plus large vision dans mes réflexions. Mon séjour dans votre laboratoire de Niamey, m'a fait prendre conscience des conditions de recherches de mon pays. J'ai eu beaucoup de chance d'avoir été votre étudiant. Je vous en serai toujours reconnaissant.

Chekou Koré Lawel : Cher oncle, vous m'avez soutenu depuis mon bas âge et aujourd'hui encore. Vous m'avez tout donné et je n'oublierai jamais. Sans vous, cette aventure n'aurait sans doute pas été. Vous êtes pour moi une source d'inspiration, un exemple. Retrouvez ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Sonja Yakovlev, que dire ? Tu étais toujours là, comme une mère, tu me posais beaucoup de questions sur mes travaux, tu t'inquiétais toujours pour moi, pendant ma rédaction tu as toujours été présente, je t'en suis profondément reconnaissant, merci pour tout.

Avant d'entamer la thèse, j'ai dû suivre les enseignements de plusieurs personnes que je voudrais remercier ici. Je pense aux enseignants de l'UFR-SVT de l'université de Ouagadougou au Burkina Faso, en particulier au Pr Jean Didier Zongo, au Pr Ginko Sita, au Dr Zangré Roger. Impossible de ne pas penser à remercier Mme Baguian, qui m'a accueilli chez elle durant mes quelques années au Burkina Faso, tu as été comme une mère (au passage, j'ai même eu droit à un nom local), merci pour tout.

Aux enseignants de la Faculté des sciences de l'université Abdou Moumouni de Niamey, en particulier aux professeurs Saadou Mahamane et Ali Mahamane, qui ont commencé à m'encadrer lors de mon stage de DEA en protection et restauration des écosystèmes.

Impossible d'oublier l'équipe pédagogique du master GGB de l'UPMC. Merci également à l'équipe DEEIT de l'EGCE dans laquelle j'ai véritablement commencé un stage pratique de laboratoire avec des personnes exceptionnelles. Merci à Jean François Sylvain, Claire, Bruno, Laure, Myriam, Florence, Sylvie Aulard. Comment ne pas remercier Stéphane Dupas qui m'a accompagné pendant mon Master et qui m'accompagne encore aujourd'hui.

Impossible d'oublier Catherine Monchamp-Moreau qui m'a enlevé une belle épine du pied juste avant mon inscription en thèse, retrouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Hum je viens de penser à mes maitresses d'école primaire, l'école centre de Kolo, en particulier à Mme Conseiller, Mme Natou, Mme Tchambou, Mme Abarchi, Mr Tanda Bonkano le Directeur de l'école. Vous ne lirez peut-être jamais cette thèse, mais sans vous elle n'aurait jamais eu lieu et le fait de garder en mémoire vos efforts m'interdit de ne pas vous remercier pour tout, de la lecture de la famille Boda aux tables de multiplication et aux conjugaisons. Bref, je garde encore en mémoire certains événements qui vous sont dus et qui m'ont fait grandir.

Un travail de thèse pluridisciplinaire et en cotutelle n'est possible qu'avec les contributions de plusieurs personnes, de plusieurs institutions. Bien que mon laboratoire principal était l'ESE, j'ai été amené à séjourner dans 5 autres bureaux dans des locaux différents et donc à côtoyer bon nombre de personnes qui m'ont aidé dans le cadre de cette thèse, je m'excuserai donc d'avance pour ceux que j'oublierai de citer.

Au Niger,

À l'Université Abdou Moumouni de Niamey : Je remercie la Faculté d'Agronomie ainsi que tout le personnel du laboratoire de productions végétales. Merci à tous les collègues doctorants que j'ai côtoyés, pour les discussions enrichissantes. Je remercie en particulier Issa, Issoufou et à Halima, aujourd'hui docteurs, pour leur bonne humeur et leur gentillesse.

À l'Institut National de recherche Agronomique du Niger (INRAN):

Je remercie sincèrement le directeur général de l'INRAN, Dr Ichaou Aboubacar qui m'a donné la possibilité de conduire mes essais expérimentaux dans leurs locaux. Je remercie également le responsable de l'unité semencière Mr Abdoussalam Issoufou sans l'aide de qui ces essais n'auraient sans doute pas abouti.

Ces essais agronomiques, dont les travaux d'entretien ont été financés par le CORAF (Conseil ouest et centre africain pour la recherche et le développement agricole) m'ont conduit à côtoyer et à bénéficier du soutien de plusieurs personnes. Je ne pourrais pas ne pas citer certains d'entre eux. Je remercie :

Au CORAF : Dr Abdoul-Aziz Sy et Dr Issoufou Kolo,

Au CERRA (Centre régional de recherche agronomique) de Niamey: Dr Abbas Amadou Tougiani, Mr Alhassane Mayaki, Mr Kaka Saley, Feu Dr Moutari Adamou.

Au CERRA de Maradi : Dr Ibrahim Bawa, Dr Mahaman Nouri, Mr Jada Gonda, Mr Oumarou Soumaila.

Au CERRA de Tahoua : Dr. GAZALI Chaibou, Mr Atté et Mr Hamma.

A la station expérimentale de Bengou: Mr Habou Kano, Mr Abdou Kané, Mr Amadou Tondi, Mr Zakou.

Au point d'appui de Tara: Mr Abdoulaye Maikoudi.

Je voudrais également remercier mes 3 collègues du M2 de phytotechnie de la Faculté d'Agronomie de l'université Abdou Moumouni de Niamey (Bachir, Issiakou et Basso) qui m'ont accompagné tout au long des essais agronomiques pour leur courage et leur ténacité.

Des scorpions venimeux qui se baladent dans la cour, aux cris lugubres pendant la nuit, des poussins de hibou dans le plafond sans oublier les travaux manuels auxquels vous avez su faire face... Votre courage et ténacité ont été déterminants pour la réussite de ces essais. A chaque fois que je me sens fatigué, je retrouve du tonus en pensant aux efforts que vous avez fournis pour la collecte des données. Je vous remercie beaucoup et vous souhaite une bonne continuation pour la suite de vos études.

Mes remerciements vont également aux chefs des services Régionaux et Départementaux de l'agriculture ainsi qu'aux maires de communes et Chefs des villages que j'ai visités lors de mon travail de terrain. Merci à tous mes nouveaux amis de toute la bande sud du Niger, de Wanzerbé à N'guigmi. Je voudrais particulièrement rendre hommage ici aux enseignants des écoles de brousse, avec lesquels j'ai dû cohabiter souvent pendant plusieurs jours. Je les remercie sincèrement pour leur accueil, leur aide. Je n'aurai jamais pu comprendre, ni imaginer les souffrances qui sont les leurs. Je ne peux m'empêcher par exemple de raconter que lors de mon séjour dans l'extrême est du Niger, dans les parages de N'guigmi, j'ai été hébergé par un ancien étudiant de psychologie qui devait enseigner des cours de géologie, sans documents, ni connexion internet. Il a dû fournir des efforts incroyables pour préparer son cours. Je pense également aux enseignants de brousse, qui m'ont hébergé dans plusieurs villages. Ce que vous faites pour nos jeunes frères est tout simplement admirable et c'est totalement injuste de vous mettre sur le dos le problème de la baisse de niveau scolaire.

Il est difficile pour moi de ne pas me rappeler de certains événements douloureux qui m'ont donné des larmes aux yeux. Je pense en particulier aux souffrances des populations de localités reculées que j'ai parfois côtoyées pendant plusieurs jours. Le 26 septembre 2015 par exemple, j'apprenais par les médias qu'une attaque des satanés Boko Haram a fait 15 morts civils dans le village nigérien de N'Garoua, dans la région de Diffa, village dans lequel j'ai séjourné en compagnie de plusieurs jeunes et vieux.

Je ne savais pas que la parenté à plaisanterie était si vivace et d'actualités dans les villages les plus reculés du Niger. Merci à tous les paysans des 35 villages que j'ai visités, où les Zarma-Songhay et les Maouri, mes parents à plaisanterie, mes cousins, ont su me gâter et ainsi honorer la coutume. Merci du fond du cœur, je n'oublierai jamais ce que vous avez fait pour moi.

En France,

J'ai collaboré avec plusieurs institutions. Ces collaborations m'ont apporté une plus grande ouverture dans les approches que j'ai utilisées lors de ma thèse. Il s'agit de l'INRA de Versailles, la ferme du Moulons, LOCEAN et l'EGCE.

À l'INRA de Versailles : je voudrais sincèrement remercier Martine Gonneau sans qui la partie biochimie de cette thèse n'aurait sans doute pas eu lieu. En plus de m'accueillir dans ton équipe, tu as toujours été présente, à travers des discussions fréquentes, tu m'aménais chaque matin à Versailles, toujours gentille, toujours de bonne humeur, retrouve ici ma profonde gratitude. Je remercie également mes voisins de bureau Gwendal Cueff qui m'a initié à la protéomique, Loïc Rajou pour son aide précieuse dans l'interprétation de mes résultats, ses conseils et les discussions scientifiques qui m'ont permis d'appréhender certains concepts et Marlène Bailly, toujours prête à répondre à mes questions avec bonne humeur et gentillesse.

Je voudrais également remercier toute la plateforme de métabolomique de l'INRA de Versailles. Merci à Gregory Mouille pour la collaboration et les discussions, un grand merci à Gilles Clément pour ses remarques et ses observations parfois dures mais toujours pertinentes, merci beaucoup pour ton aide très précieuse dans l'interprétation de mes résultats.

Je voudrais également remercier Michelle Zivy, Stéphane Dupas et Benjamin Sultan pour leurs collaborations et leurs conseils.

Je ne peux pas oublier de remercier très sincèrement mes collègues des sciences humaines, Luxereau Anne : tu étais toujours prête à répondre à mes questions, à mes inquiétudes, tu m'as accompagné tout au long de mes sorties de terrain, tu étais encore là pour discuter de mes résultats, retrouve ici l'expression de ma profonde gratitude ;

Éric Garine, Christine Raimond, sans vous le premier chapitre de cette thèse ne serait pas ce qu'il est aujourd'hui, merci pour les discussions, merci pour votre aide,

Yann, tu étais en thèse avec Thierry avant moi, lors de mes débuts, tu m'as beaucoup aidé, et aujourd'hui encore tu réponds à mes questions avec enthousiasme, merci pour tout,

Durant ma thèse, j'ai passé beaucoup plus de temps au laboratoire ESE. Très peu de gens ont eu la chance de travailler dans une telle atmosphère, si agréable, si cool.

Je remercie tous les membres de ce laboratoire, à défaut de les citer tous, parce que, pour la plupart, d'une manière ou d'une autre, m'ont aidé. Je remercie sincèrement la directrice du laboratoire Jeanne Lecomte, la secrétaire Nathalie Lecat, Sandrine Dessaint, la directrice de mon école doctorale Jaqy Shikoff, la secrétaire de l'ED Martine Fournier, la responsable de

mon équipe Sophie Nadot ; mon voisin de bureau le Pr Abou Sarr; Najat Takovorian ; Françoise Lamy ; Odile Robin ; Véronique Normand ; Alodie Snirc; Antoine Branca, Emilie, Alice, Taya, Valère, Fatima, Malika, ainsi que tous les membres de l'équipe EVA pour leur aide multiforme et leur gentillesse.

Merci également à tous les doctorants et post doctorants, en particulier à James et Alexia pour les soirées, Ricardo pour les articles inaccessibles, il comprendra. Un merci spécial à Marie Christine et Safia du département de Biologie, merci pour votre gentillesse, merci pour votre présence, merci pour tout ;

Merci à mes amis de France, du Niger, à travers le monde. Merci à tous les membres de l'association des doctorants « doc 'en herbe » pour tous les moments passés ensemble. Un merci spécial à mes amis de la Cité Internationale Universitaire de Paris en particulier Alenka, Arnaud, Rafiou, Alassane.

Merci à la famille Bellebenoit qui m'a accueilli chez elle, depuis quelques années déjà, vous m'avez pris comme votre enfant, des vacances au Chalet de Manigod aux déjeuners chez vos amis en Île de France, votre affection a sans doute contribué à l'aboutissement de ce travail, trouvez ici ma profonde gratitude.

Merci à tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à ce travail, merci à ma cousine Bassira Illa et à mon oncle Chekou Koré Mahmout, sans oublier Kader Saidou pour leur aide multiforme lors de mes premiers jours à Paris.

Je ne finirai pas sans remercier mes frères (Chaffa, Idriss, Harouna) et Sœurs (Aminatou, Saoudé, Aichatou) pour leur soutien de tous les jours, vous êtes tout pour moi.

Merci à mes oncles, mes tantes, mes cousins et cousines, qui m'ont toujours soutenu et dont les appels téléphoniques m'ont toujours encouragé.

Le meilleur pour la fin, merci à ma grand-mère chérie Indi Ebiderom.

Enfin je voudrais remercier toutes les institutions qui ont chacune, en partie financé ces recherches le LABEX BASC ; l'IDEEV ; la Coopération Française ; le CORAF ; l'ANAB ; la DRI.

Alhamdulillah.

INTRODUCTION GENERALE

I-INTRODUCTION	17
1-Histoire de la domestication des plantes	25
2- L'origine des plantes cultivées.....	25
3-Les processus dans le bassin du lac Tchad mis en jeu au cours de la domestication.....	27
4-Diffusion des plantes cultivées.....	28
5-Adoption des plantes domestiquées	32
6-Conséquences évolutives des flux de gènes	33
7-Organisation sociale et flux de semences.....	33
II-DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE	34
III-MODEL BIOLOGIQUE: LE MIL.....	40
OBJECTIFS DE LA THESE	48
REFERENCES	51

CHAPITRE I: STRUCTURE GENETIQUE DU MIL ET DIVERSITE CULTURELLE DANS LE BASSIN DU LAC TCHAD

ABSTRACT	68
INTRODUCTION.....	69
Description of the study site and sampling strategy	71
Sampling strategy and plant material	72
Molecular analysis	73
Data analysis.....	73
RESULTS.....	75
Distribution of within-population genetic diversity across the Lake Chad basin.....	75
Pattern of pearl millet population genetic structure: contribution of geographical, taxonomical and social factors	76
DISCUSSION	78

Local landrace and genetic diversity in pearl millet.....	78
Social boundaries to seed flow in pearl millet in Sahel ?	79
Ancient historical processes and population genetic structure in the Lake Chad basin	82
Rainfall gradient and pearl millet genetic diversity.....	83
ACKNOWLEDGEMENTS.....	84
REFERENCES	85
TITLES AND LEGENDS TO FIGURES	92
FIGURES	94
TABLES	97
Supporting material	106

CHAPITRE II: DIVERSITE AGRO- MORPHOLOGIQUE, FLUX DE GENES ET ADAPTATIONS LOCALES

I-INTRODUCTION	122
1-Cycle de culture et variabilité des dates de semis au sahel	129
2-Erosion ou adaptation de la durée du cycle?	130
3-Diversité du cycle-photopériodisme -flux de gènes	130
4- Photosensibilité des variétés locales cultivé au sahel.....	131
II-MATÉRIEL ET MÉTHODES	134
1-Sites d'étude	134
2-Matériel Végétal	136
3-Méthodes	138
III-RESULTATS	147
I-Diversité morphologique et phénologique de la collection	147
II- Quantification de la sensibilité à la photopériode des populations de la collection	158
III-Approche comparative des couples précoces/tardifs cultivés par le même agriculteur dans 4 localités différentes (deux villages Hausa et 2 villages Zarma-songhay)	162
IV-Relation entre la longueur du cycle et les critères de sélection de la semence au sein des différentes populations étudiés	181
V-Analyse de la stabilité des caractères mesurés	184

IV-DISCUSSION.....	202
1- Une variation des interactions populations*environnements selon les variétés ?.....	203
2-Diversité de la durée du cycle des mils des Hausa et des Zarma-Songhay.....	204
3-Structure de la diversité phénotypique des variétés cultivées, variabilité génétique et circulation des semences entre groupes ethno-linguistiques.	208
4-Patrons de diversité des variétés cultivées au sein des aires culturelles Hausa et Zarma-Songhay et circulation des semences : adaptation locale ou limites aux échanges de semences ?	210
5-Les variétés des Kanuri : une ressource génétique bien spécifique	212
6-Implications des résultats sur la conservation des ressources génétique	213
V-CONCLUSION.....	215
REFERENCES	216

CHAPITRE III: VARIABILITE BIOCHIMIQUE DES GRAINS DE MIL ET FLUX DE GENES

I-INTRODUCTION.....	229
1.Caractéristique morphologique et composition des grains	230
2.Caractéristiques biochimique des grains de mil	232
3.Présentation des approches utilisées.....	245
II-MATERIEL ET METHODES	248
2.1 Matériel végétal	248
2.2 Techniques de biochimie	251
2.3 Analyses des données	257
III- RESULTATS.....	260
A-Protéomique 1D.....	260
B-Protéomique 2D.....	263
C-Métabolomique.....	264
IV-DISCUSSION.....	269
1-De la présence des champignons.....	269
2-Que dire sur la valeur nutritive des grains de mil ?.....	271
3-De l'évolution de la qualité nutritive des mils	273
4-Du lien entre les composées biochimiques et les usages culinaires.....	275

5-Kanuri vs l'ouest du Niger	275
V-CONCLUSION.....	276
REFERENCES.....	277

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1-Organisation géographique de la variabilité génétique du mil et diversité ethnolinguistique	287
2-Rôle des processus d'adaptation locale :.....	292
3-Valeur Nutritive des grains de mil	293
REFERENCES.....	295
ANNEXE 1 : Protocole d'échantillonnage	298
ANNEXE 2 : Fiches d'enquêtes	302
ANNEXE 3 : Dispositif et protocole expérimental des essais expérimentaux pour la quantification de la diversité agro-morphologique	309
ANNEXE 4 : Moyennes et écart-types des données collectées à Tahoua.....	315
ANNEXE 5 : Moyennes, écarts types (sd)et nombre d'individus (n) mesurés par site, variété et date de semis pour chaque caractère	321
ANNEXE 6 : Analyses en Composantes Principales (ACP) sur tous les caractères par site expérimental et par date de semis	334
ANNEXE 7 : Box-plots pour tous les caractères pour les sites expérimentaux de Maradi et de Gaya.....	348
ANNEXE 8 : Article.....	361

INTRODUCTION GENERALE

I-INTRODUCTION

Dans un contexte mondial caractérisé par une croissance en intensité et en fréquence d'évènements climatiques extrêmes, la compréhension des processus impliqués dans l'adaptation et la résilience des plantes cultivées est un enjeu majeur.

Ces perturbations combinées aux bouleversements socio-économiques affectent fortement la sécurité alimentaire des populations rurales dépendante des ressources naturelles (pâturages, cultures pluviales) comme celles rencontrées dans le Sahel.

Les pays à agrosystèmes intensifs prépondérants comme ceux d'Europe de l'ouest, en plus de contrôler leur taux de natalité (figure 1) font face à ces changements en faisant appel à des stratégies mettant en œuvre des techniques culturales (irrigations, pesticides, engrais, mécanisation, monoculture etc.) et des méthodes d'amélioration variétale leur permettant d'accroître relativement rapidement et de manière significative les rendements des cultures céréalières (figure 2).

Les figures suivantes représentent l'évolution de la population et de la production céréalière de l'Europe de l'ouest et de l'Afrique de l'ouest entre 1961 et 2013.

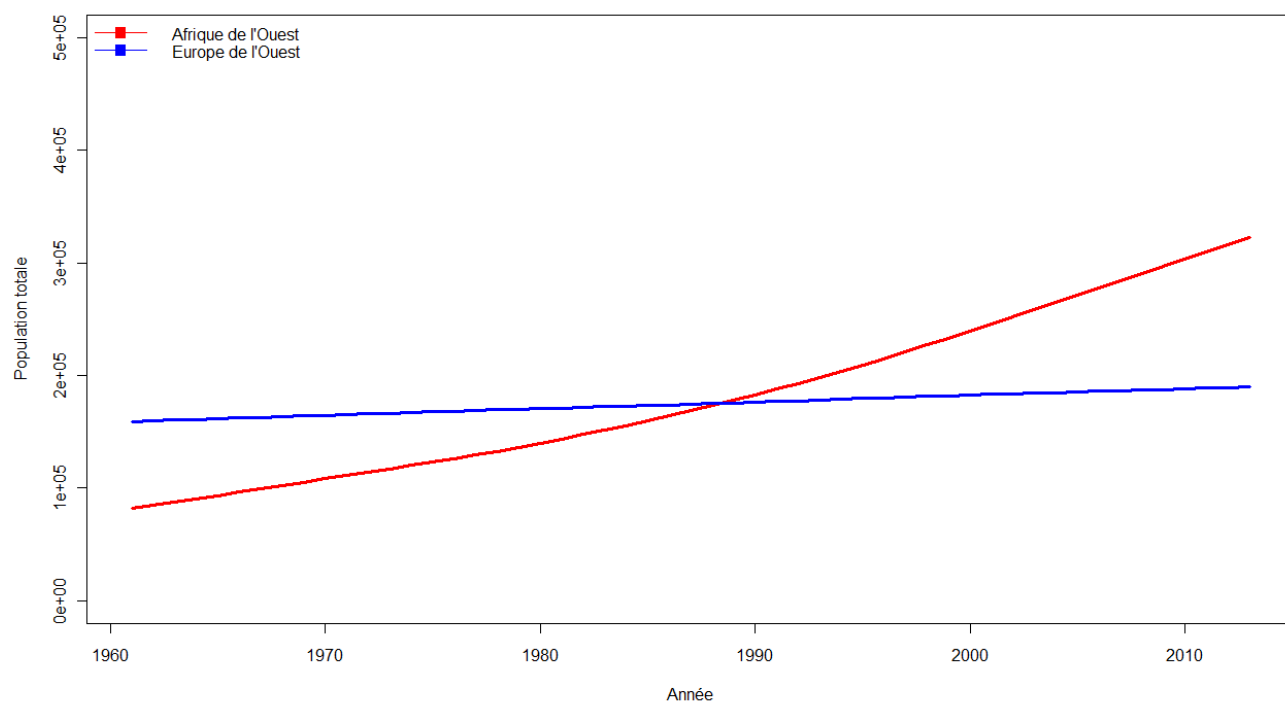


Figure 1: Evolution de la population ouest Européenne et Ouest Africaine entre 1960 et 2013 (source : FAO)

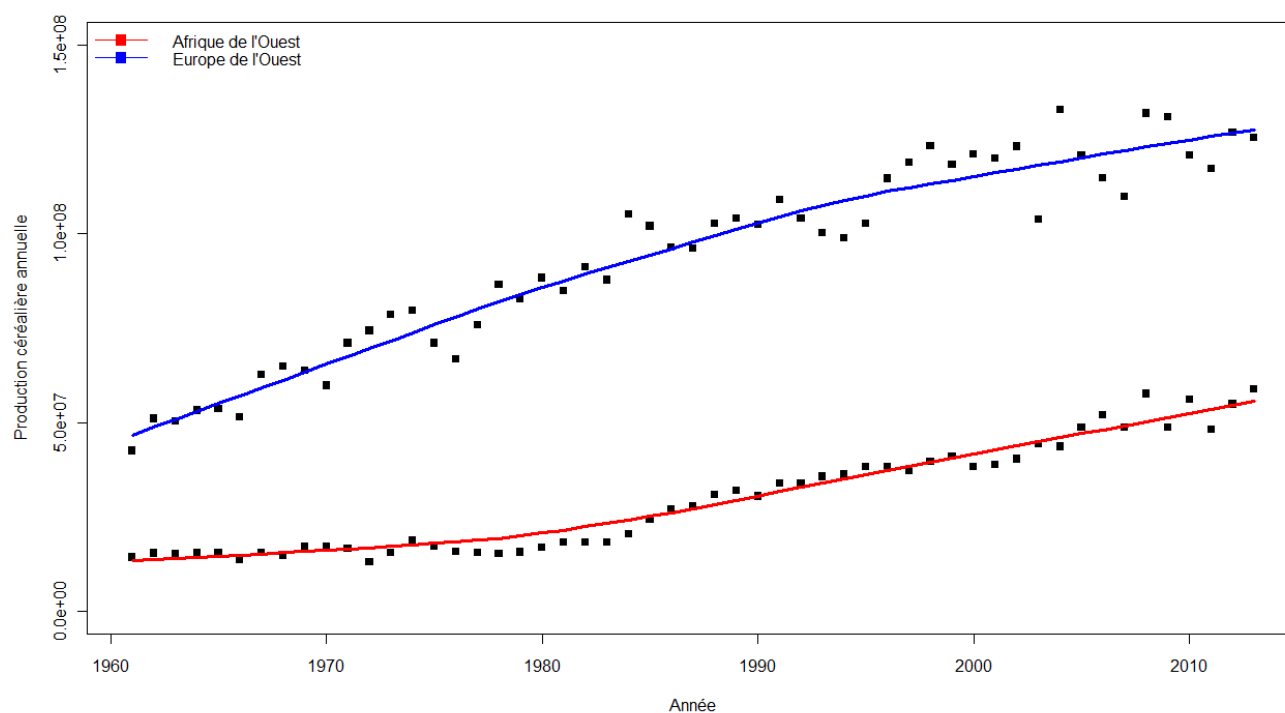


Figure 2: Evolution des productions céréalières de l'Europe de l'ouest¹ et de l'Afrique de l'ouest² entre 1960 et 2013 (FAO).

¹ Avoine, Blé, Maïs, Mils, Orge, Riz, Seigle, Sorgho, Triticale

Ces méthodes ont cependant des conséquences parfois désastreuses sur l'environnement, l'évolution des plantes cultivées, mais aussi sur l'homme. Par exemple, l'utilisation des tracteurs conduit à long terme à une réduction de la qualité des sols, et agit sur le réchauffement climatique en influençant la libération du taux de dioxyde de carbone (CO₂) séquestré dans les sols. On estime qu'environ 25 % de l'émission de CO₂ sont issus de l'utilisation des terres agricoles (Doran *et al.*, 1998; Lal *et al.*, 2007; AGRIDAPE, 2009).

L'utilisation des pesticides, en plus de causer des pollutions environnementales souvent catastrophiques, peut mener à des problèmes sérieux de santé publique (Van den Bosch, 1989 ; Neil Arya, 2005; Veillerette & Nicolino, 2007).

Les méthodes de sélection moderne conduisent aussi à une réduction de la diversité génétique des principales espèces cultivées. Cette situation rend ces espèces particulièrement vulnérables aux stress biotiques et abiotiques, et d'une manière générale aux aléas environnementaux (Tanksley 1997 ; Bruce *et al.*, 2002 ; Hossard *et al.*, 2010 Thomas *et al.*, 2012).

L'un des exemples patent est celui de la famine Irlandaise de 1846. Les paysans Irlandais cultivaient des pommes de terre à base génétique très étroite issue de très peu de clones en provenance principalement d'Angleterre et d'Europe. Les plantes étaient toutes sensibles à un champignon (*Phytophthora infestans*) qui s'est très vite répandu compromettant ainsi les récoltes.

L'un des exemples relativement récent, parmi les plus emblématiques des conséquences possibles de l'homogénéité génétique des variétés améliorées est celui du maïs aux USA dans les années 1960. L'hétérosis, ou «vigueur hybride» est la performance supérieure des organismes hybrides par rapport à leurs parents. Des semences hybrides issues de parents différents soigneusement sélectionnées pourraient avoir des rendements exceptionnels (Birchler, 2015).

Dans le passé, pour produire des hybrides, les cultivateurs de maïs castraient les plants de maïs en enlevant les panicules portant les fleurs mâles, ce qui est assez fastidieux pour une production à grande échelle. C'est dans ce contexte que des chercheurs américains ont découvert qu'il existait des souches de maïs qui naturellement, ne produisaient pas de pollen viable à cause d'une stérilité mâle cytoplasmique.

² Blé, Fonio, Maïs, Mils, Orge, Riz, Sorgho

Cette stérilité est causée par une interaction entre des gènes nucléaires et le génome mitochondrial. Elle se manifeste quand un gène de stérilité récessif est à l'état homozygote (rr) dans une lignée possédant le cytoplasme stérilisant. L'hybride est obtenu en croisant une lignée mâle stérile et une lignée restauratrice de fertilité qui apporte le gène annulant l'effet stérilisant.

Entre 1969 et 1970, 85% du maïs des USA était issu d'une seule source de stérilité cytoplasmique (génotype Texas), or les génotypes comportant cette stérilité mâle cytoplasmique du Texas étaient tous sensibles à un champignon (*Helminthosporium maydis*) dont l'épidémie décima les cultures de maïs causant des pertes évaluées à plusieurs millions de dollars US (Plucknett *et al.*, 1987 ; Hanson, 1991 ; Levings, 1996; Fu, 2015).

Toujours dans les pays à agrosystèmes intensifs correspondant le plus souvent aux pays développés, la question des organismes génétiquement modifiés (OGM) n'a cessé de défrayer la chronique (Nelkin *et al.*, 2000; Keese, 2008; Cellier *et al.*, 2010; Fagan *et al.*, 2015; Kohl *et al.*, 2015). Par exemple, en septembre 2012, les médias français annonçaient les résultats d'une étude publiée dans une revue de premier rang qui testait l'OGM NK603 et le pesticide Roundup sur des rats pendant deux ans. Cette étude soutenait que les substances en question étaient cancérigènes. Ces travaux ont très vite été rejetés par plusieurs scientifiques rendant célèbre son auteur le Pr Seralini (Demortain, 2013).

Par ailleurs, le développement des systèmes de culture très intensifs ont favorisé la prolifération d'entreprises semencières auprès desquelles, chaque année, les agriculteurs achètent des semences de variétés homogènes pour les espèces de grande culture (Bonneuil, 2008). Les encadrements juridiques des systèmes semenciers entravent la possibilité pour les agriculteurs d'échanger librement des semences dans un contexte où les débats sur les droits de propriété intellectuelle et les brevets sur le vivant ne sont pas encore clos (Pardey *et al.*, 2003; Kershen, 2004). Enfin, la croissance de l'émission des gaz à effet de serres qui ont fait suite à l'intensification de l'agriculture (adoption des engrais de synthèse, la mise au point de nouvelles variétés de cultures, grandes exploitations agricoles) remet en cause aujourd'hui, la durabilité de cet agro-business (AGRIDAPE, 2009).

Pendant le même temps, les pays à agrosystèmes extensifs comme ceux des pays arides et semi-arides du globe, tel que le Sahel, sont caractérisés par des extrêmes climatiques qui se traduisent par une hausse de température supérieure à la moyenne mondiale, des sécheresses et des inondations dans un contexte d'agriculture essentiellement pluviale (AGRHYMET,

2010). Les modèles de projection démographique prédisent pour les pays sahéliens un accroissement régulier de la population dans le futur malgré la croissance du PIB, qui partout ailleurs s'est pourtant accompagné d'un fort ralentissement de la croissance démographique (Figure 3).

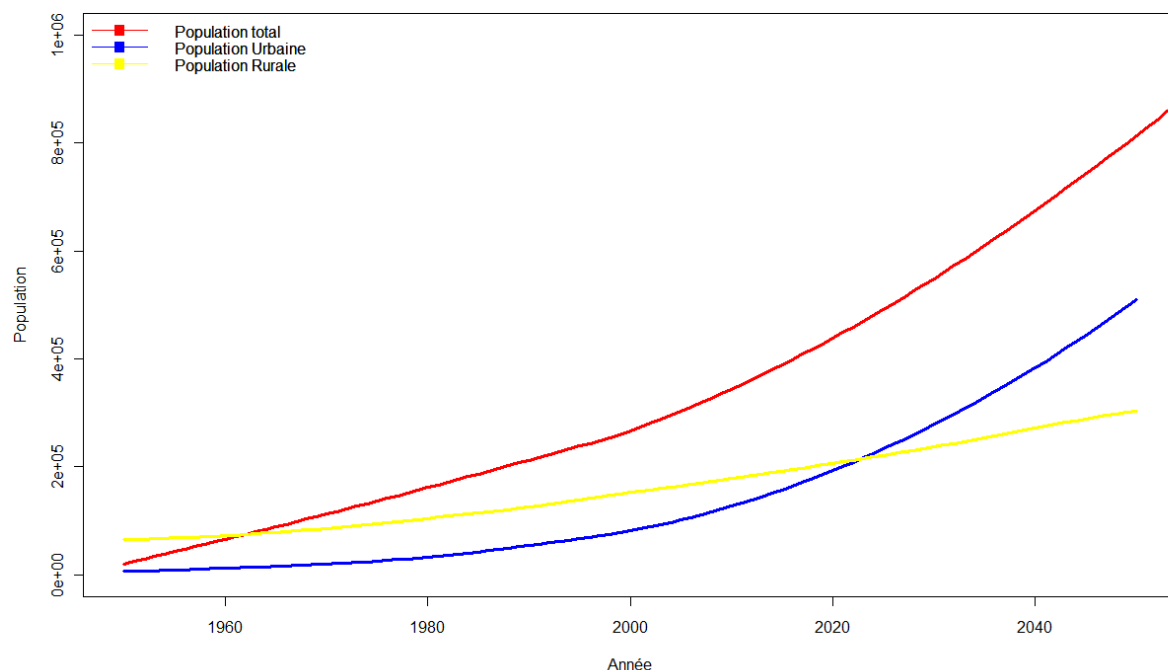


Figure 3: prévision de l'évolution de la population ouest Africaine (FAO).

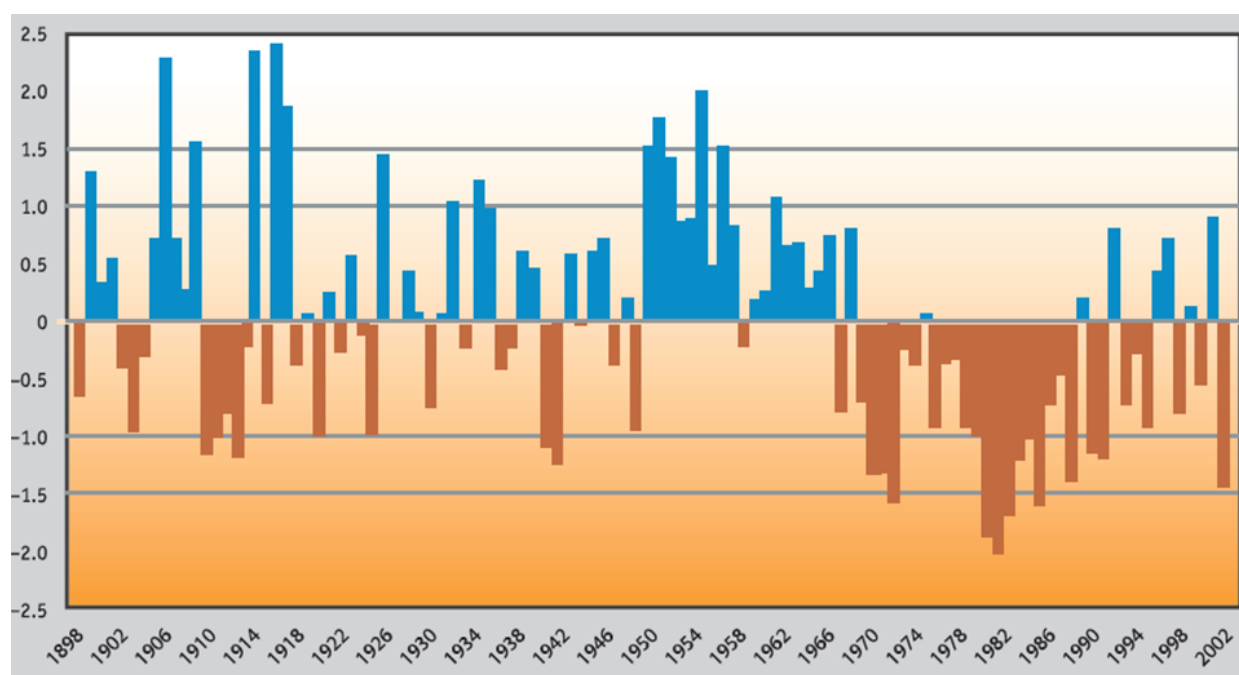


Figure 4: Variabilité climatique à partir des années 1960 (S. Nicholson, 2005).

Le Sahel a été frappé de plein fouet par de fortes sécheresses, à la fin des années 60 et durant les années 70's notamment, provoquant des famines sévères³. Au regard des données pluviométriques de ces dernières années, plusieurs auteurs ont suggéré une amélioration des niveaux de pluviométrie antérieurs. Cependant ce recouvrement de la pluviométrie est assez mitigé (S. E. Nicholson, 1993; S. E. Nicholson *et al*, 1998; L'Hôte *et al*, 2002; S. Nicholson, 2005 ; Ozer & Ozer, 2005; Prince *et al.*, 2007; Sultan *et al.*, 2014).

Les modèles de simulation prévoient à l'horizon 2031-2060 moins de précipitations dans la partie ouest du Sahel (Sénégal, Sud-est Mali), et plus dans la partie centrale (Burkina Faso, Sud-ouest Niger) en termes de quantité avec à l'horizon 2060 une hausse de températures d'environ 2,8 °C par rapport à la moyenne des années 1961-90 (voir Sultan *et al.*, 2014). On note également une variabilité de plus en plus fréquente des dates de début de saison dans certaines parties du Sahel (Adewi *et al.*, 2010), paramètres qui impactent négativement la production des cultures principales de cette région (Roudier *et al.*, 2011) (cf. chapitre II). D'ailleurs les modèles de simulations prévoient une baisse significative des rendements des cultures vivrières dans les années à venir. Le sahel est donc une région très vulnérable aux changements climatiques (Roudier *et al.*, 2011; Sultan *et al.*, 2014).

Pourtant, la survie des populations, essentiellement composées de pasteurs et d'agriculteurs, dépend presque exclusivement de la flore sauvage et cultivée ainsi que de la possibilité pour les paysans d'échanger librement les ressources génétiques (Gladwin *et al.*, 2000; Mortimore & Adams, 2001) .

La pression démographique combinée aux prévisions climatiques et aux prévisions des rendements des productions agricoles laissent penser que l'intensification des cultures vivrières est une option pour lutter contre la famine au sahel, mais cette option est-elle pertinente?

Les leçons tirées de la révolution verte en Inde et du coton génétiquement modifiés (seule culture OGM commercialisée auprès des petits exploitants en Afrique subsaharienne) apportent des éléments de réponses à cette question.

³ Il y a eu de fortes couvertures médiatiques, et plusieurs institutions de recherches internationales et nationales dans les régions arides ont vu le jour après ces sécheresses et les famines qui ont suivie. Par exemple: l'ICRISAT fut fondé en 1972, l'ICARDA en 1976, Warda en 1971 ; ILCA 1973.

Pour faire face à l'accroissement des populations asiatiques dans les années 1965 et 1970, des variétés améliorées ont été introduites dans plusieurs pays. En trois ans, le Pakistan a cessé d'être dépendant des importations de blé en provenance des États-Unis. Le Sri Lanka et les Philippines ont enregistré des productions record (Pearse, 1977). L'Inde produisit suffisamment de céréales en 5 ans pour soutenir sa population au point de ne plus en importer même après des sécheresses sévères. L'Inde était devenue autosuffisante en blé et en riz, triplant sa production de blé entre 1961 et 1980 (Glaeser, 1987; Djurfeldt *et al.*, 2005).

Cependant, malgré ces succès évidents, le développement agricole basé sur la sélection de variétés homogènes à haut rendement a induit des problèmes sérieux (Pearse, 1977). En effet, on a assisté à une érosion de la diversité génétique chez de nombreuses espèces cultivées. Par exemple, dans les pays en voie de développement à l'exception de la Chine, environ 86% de la superficie emblavée de blé de printemps panifiable sont des variétés améliorées dont l'apparement est souvent élevé (Smale *et al.*, 2002) et il a été montré qu'en France, l'augmentation du nombre de variétés de blé dur s'accompagne pourtant d'une baisse de la diversité génétique (Bonnin *et al.*, 2014).

De plus, les rendements élevés ne peuvent être obtenus que sous certaines conditions optimales, notamment l'usage intensif d'engrais; la monoculture (pour l'utilisation rationnelle des équipements agricoles); et l'utilisation de pesticides chimiques. Or, les agriculteurs des pays sahéliens ne peuvent investir dans des équipements d'irrigation coûteux, ni payer les quantités de pesticides nécessaires (Egger et Glaeser 1984 in Glaeser, 1987). Les états n'ont pas non plus les moyens économiques et technologiques pour faire face aux conséquences écologiques de telles cultures, sans compter les problèmes potentiels sur la santé humaine (la nitrification, provoquant l'eutrophisation des rivières et des lacs) (Redclift 1984 in Glaeser, 1987; Djurfeldt *et al.*, 2005 ; J. S. Kidd *et al.*, 2006; Otsuka & Larson, 2013).

En ce qui concerne les organismes génétiquement modifiés, à notre connaissance, seule une variété de coton génétiquement modifié a été commercialisée auprès des petits exploitants dans les pays du sud. Des travaux récents sur les cotons transgéniques résistants aux ravageurs remettent en question l'hypothèse populaire que les cultures transgéniques sont le meilleur moyen de réduire la pauvreté rurale en Afrique subsaharienne (Dowd-Urbe & Bingen, 2011).

Au Sahel, contrairement à ce qui se passe généralement dans les pays à agrosystèmes intensifs, la diversité variétale est gérée et maintenue par les agriculteurs dans des conditions permettant leur ajustement évolutif vis-à-vis des conditions du milieu (diversité des ravageurs, variabilité climatique) (M. Mortimore, 1989; Pautasso *et al.*, 2013).

C'est probablement pourquoi les agriculteurs sahéliens depuis des lustres ont su faire face aux variabilités climatiques qui caractérisent leurs régions. Ils ont développé des techniques culturales et des savoir-faire dans un contexte climatique très contraignant où l'échec de production est synonyme de famine ou de mort. Cependant même si les agriculteurs sahéliens sont à admirer, à la lumière de l'évolution du climat, de la désertification, de l'explosion démographique, et des prévisions des rendements futures, il est plus que jamais essentiel qu'ils soient accompagnés par les recherches. En particulier, la compréhension des dynamiques évolutives des plantes cultivées dans les agrosystèmes très extensifs qui caractérisent l'agriculture sahélienne nécessite d'étudier les relations entre la diversité des plantes et les savoirs et savoir-faire paysan, dont la transmission est sertie dans des organisations sociales, et qui façonnent les pratiques agricoles. Peu d'études se sont penchées sur les savoirs paysans et leurs pratiques pour mieux connaître leurs conséquences sur les flux de gènes et les introgressions génétiques entre variétés des principales cultures vivrières, en prenant en compte les réseaux d'échanges des semences et le rôle de la diversité sociale dans l'organisation de ces réseaux au Sahel (Coulibaly *et al.*, 2014). Cette étape est pourtant nécessaire pour une amélioration rationnelle et une valorisation optimale des ressources génétiques.

C'est dans ce contexte général que se situe mon travail de thèse qui porte sur l'organisation de la diversité des variétés locale de mil, incluant les variétés à cycles différents cultivés par différentes entités sociales dans la région du lac Tchad.

Dans la mesure où les patrons de la diversité des plantes cultivées sont le résultat d'interactions complexes entre l'environnement, la diversité des usages, ainsi que les pratiques agricoles, qui ont opéré depuis leur domestication et leur diffusion en dehors des centres d'origine jusqu'aujourd'hui, il semble nécessaire de commencer par un bref aperçu de l'histoire de la domestication, de la diffusion et de la diversification qui s'en est suivie avant de décrire le contexte géographique de nos recherches et notre modèle biologique.

1- Histoire de la domestication des plantes

Nomade (chasseur, pêcheur, cueilleur, charognard), l'homme en inventant l'agriculture a peu à peu abandonné ce mode de vie pour se sédentariser il y a 10000-12000 ans environ.

Ce changement radical dans la vie de l'humanité, connu sous l'appellation de « révolution du néolithique » a vraisemblablement conduit aux grandes civilisations (Paul Gepts, 2014).

Cette transition n'aurait probablement pas été possible sans la domestication des animaux et des végétaux. La domestication joua un rôle essentiel dans l'élaboration de la théorie de l'évolution darwinienne qui révolutionna notre compréhension du monde vivant. En effet, le premier chapitre de l'ouvrage de Charles Darwin (1809–1882) intitulé « de l'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle » (« variation sous la domestication ») lui était consacré. Mieux, quelques années plus tard, il publiera un livre entier qui traite de la question (variation des plantes et des animaux sous la domestication) .

Darwin montra que beaucoup de plantes cultivées ne pourraient survivre à l'état sauvage et que les pressions de sélection exercées par l'homme ont produit une gamme importante de variation au sein des formes domestiques. Il suggéra également que la sélection lors de la domestication était de nature inconsciente parce que les plantes domestiquées sont morphologiquement si différentes de leurs ancêtres sauvages qu'il lui est apparu peu probable que des traits spécifiques soient ciblés chez les sauvages. Il s'évertua à démontrer que la domestication a eu des effets héréditaires, c'est-à-dire qu'il y avait une transmission d'informations des parents aux descendants alors même que les lois de l'hérédité proposées par son contemporain Gregor Mendel (1822-1884) fondateur de la génétique formelle, n'ont été redécouvertes et diffusées qu'après 1900.

2- L'origine des plantes cultivées

Darwin se posa également des questions sur l'origine des plantes cultivées mais c'est surtout son contemporain Alphonse de Candolle (1806–1893), juriste de formation à qui l'on doit le code international de la nomenclature botanique, que Darwin cita d'ailleurs abondamment dans ses deux ouvrages, qui mena le premier des recherches approfondies sur la question.

Fils d'un botaniste collaborateur de Cuvier et de Lamarck, de Candolle comprit très tôt que la compréhension de la domestication des plantes passait par la détermination de leur origine géographique et des ancêtres sauvages. Cela le conduisit à publier un livre abouti en 1886 intitulé « l'origine des plantes cultivées ».

Il argua que la domestication des végétaux a eu lieu récemment en termes de temps géologique. Il examina 249 espèces de plantes cultivées aussi bien des céréales que des arbres fruitiers, dont il proposa les origines en utilisant une approche pluridisciplinaire (botanique, archéologie, paléontologie, histoire et linguistique) (De Candolle, 1886).

Le décor étant planté, c'est l'ancien stagiaire des Vilmorin (que de Candolle cita souvent dans ses ouvrages), Nikolaï Ivanovitch Vavilov (1887–1943), un académicien de l'ex-URSS, martyr de la génétique⁴, qui approfondit la réflexion en se penchant sur l'étude de la diversité des plantes cultivées. Vavilov réalisa plus de 200 missions qui lui ont permis de collecter des milliers d'espèces à travers le monde entier. Il montra grâce à sa collection que la diversité morphologique, génétique et physiologique était plus élevée dans certaines régions. Il nota que dans la plupart de ces régions de forte diversité, l'espèce sauvage apparentée était présente. Il baptisa ces régions « centres de diversité ». Il détermina ainsi huit régions dans le monde où la diversité spécifique et variétale de certaines espèces végétales était plus élevée.

Vavilov influença beaucoup de chercheurs au nombre desquels, Harlan (1917-1998) qui était le fils de son ami⁵.

Harlan identifia trois régions géographiques relativement restreintes d'un point de vue géographique qu'il appela centres de diversités⁶, et trois autres régions plutôt diffuses, qu'il appela non-centres. En remarquant que la création variétale en particulier des lignées pures conduisait à une perte drastique de la diversité, il fut parmi les premiers scientifiques à comprendre qu'il était nécessaire d'appréhender les processus évolutifs pour mieux conserver la biodiversité.

Ces dernières années, l'évolution des outils d'investigations et l'effort concerté des archéologues et des généticiens a permis de dénombrer au moins 7 centres majeurs

⁴ Vavilov est mort emprisonné parce qu'il défendait la génétique mendélienne considérée à l'époque comme une Science pseudo bourgeoise, en opposition à Lyssenko, un néo-lamarckien qui soutenaient qu'il était possible d'induire des changements héréditaires des plantes en modifiant leur environnement et qu'il fallait fonder l'avenir de l'agriculture soviétique sur cette théorie pour aller plus loin voir Kevles, 2009.

⁵ Harlan prévoyait de poursuivre ses études supérieures chez Vavilov en Russie avant que les choses ne tournent mal pour ce dernier.

⁶ Il garda le concept de « centre de diversité » défini par Vavilov et introduit la notion de non-centre qu'il définit comme étant de larges zones dans lesquelles les espèces cultivées ont une origine diffuse, car probablement domestiqués plusieurs fois dans la zone.

indépendants de domestications (Smith, 2001; Purugganan & Fuller, 2009).

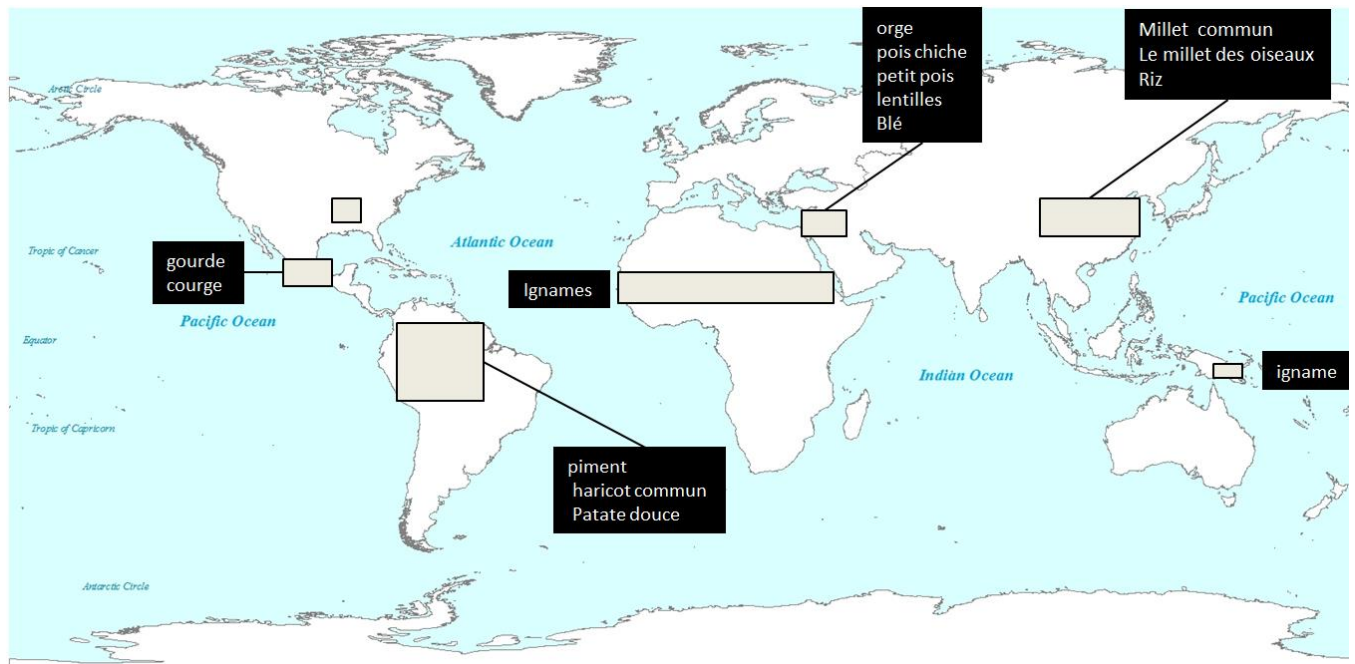


Figure 5: quelques centres de domestications connues ainsi que les premières plantes domestiquées dans le monde (13000-8000 bp).

Aujourd'hui, on sait que la plupart des plantes qu'on cultive ont été domestiquées au cours des 12000 dernières années (Meyer & Purugganan, 2013).

3-Les processus mis en jeu au cours de la domestication

La domestication met en jeu tous les processus évolutifs connus. Elle a eu pour conséquence d'importants changements morphologiques, physiologiques et phénologiques dont les cas les plus extrêmes aboutissent à la mise en place de barrières à la reproduction entre les formes domestiques et les formes sauvages apparentées (Gepts, 2004; Gepts, 2014). Il est d'ailleurs arrivé dans l'histoire, que les taxonomistes classent des formes domestiques et leurs géniteurs sauvages dans des espèces ou même des genres différents (Gepts, 2004).

L'ensemble des caractères morphologiques discriminant les formes sauvages et domestiques sont regroupés sous l'appellation de syndrome de domestication⁷.

⁷ Cette notion très pratique qui désigne l'ensemble des caractères favorables à la culture fut introduite par Harlan.

Ce syndrome se manifeste par une tendance générale correspondant à : 1) des fruits et des graines plus grandes ; 2) des plantes plus robustes, 3) une réduction des talles ou des branches ; 4) une perte à la fois de la dispersion et de la dormance des graines ; 5) d'autres caractéristiques importantes, comme l'évolution de la sensibilité à la photopériode.

Chez le mil par exemple ces traits concernent : la diminution de la dispersion naturelle des grains, la diminution très importante de leur dormance, une augmentation de la taille des grains, des modifications de l'architecture de la plante (réduction du tallage aérien) associées à une synchronisation de la période de floraison et de fructification des différentes inflorescences d'une même plante, des changements de certains métabolites secondaires comme les phytates (cf. chapitre II), avec une évolution probable de la sensibilité à la photopériode (Qi *et al.*, 2015).

Lors des premières étapes de la domestication, probablement peu de populations sauvages ont été recrutées dans ce processus, conduisant au goulet d'étranglement de la diversité observée au niveau génomique pour de très nombreuses espèces. Cela a été en particulier montré chez plusieurs espèces comme le mil, le maïs, le blé, le riz ou l'orge (Doebley in Hancock, 2012; Whitt *et al.*, 2002; Caldwell, 2004; Caldwell, 2005; Kilian *et al.*, 2006; Caicedo *et al.*, 2007; Haudry *et al.*, 2007).

Parmi les espèces cultivées, les céréales constituent sans doute les meilleurs modèles pour des études comparatives notamment à cause du syndrome de domestication spectaculaire (Paterson *et al.*, 1995; Frary *et al.*, 2003).

Ces similitudes des traits sélectionnés chez différentes espèces ont conduit les scientifiques à s'intéresser à la nature des gènes impliqués dans la domestication. En particulier une des questions était de savoir si les pressions de sélection lors de la domestication ont agi sur des gènes orthologues.

4-Diffusion des plantes cultivées

La diffusion fait référence à la circulation spatiale des espèces domestiquées et leur adoption par d'autres groupes humains en dehors de leurs lieux d'origine. Très tôt après la domestication, les plantes ont commencé à être diffusées comme l'attestent les restes de plantes dans des sites archéologiques préhistoriques très loin de leurs centres d'origine (Ladizinsky, 1998). Cette diffusion s'est surtout accrue après 1492 par voies maritimes et terrestres et sans doute plus dans la période contemporaine. Cependant, les modalités de

diffusion ne sont pas très bien connues. En effet, on ne sait pas très bien si les agriculteurs se sont déplacés avec leurs plantes (diffusion démique) ou encore si seul le savoir agricole, les techniques associées et les plantes se sont propagées (diffusions culturelles), ou si les deux types de scénario ont coexisté (Cavalli-Sforza, 2001).

Néanmoins, les quelques connaissances disponibles militent en faveur d'une prédominance de diffusion du type « démique » en Europe et peut-être en Afrique où elle n'a que très peu été étudiée (Ladizinsky, 1998 ;Cavalli-Sforza, 2001).

À partir des années 1492, les mouvements des plantes cultivées se sont accrus de sorte que la majeure partie des productions alimentaires des différentes régions du monde est due aux plantes introduites (tableau 1).

Tableau 1 : dépendance de diverses régions du monde vis-à-vis d'espèces végétales introduites. La dépendance est basée sur le pourcentage de la production totale (Kloppenburg, 1988 in Hancock, 2012) .

Région	Dépendance des régions en plantes introduite	plantes introduites	Origine des plantes introduites	Période d'introduction
Afrique	87%	Banane	Asie du Sud-Est	Avant 1492
		Manioc	Amérique du Sud	Après 1492
		Maïs	Meso Amérique	Après 1492
		patate douce	Amérique du Sud	Après 1492
Chine	60%	Maïs	Meso Amérique	Après 1492
		cacahuète	Amérique du Sud	Après 1492
		pomme de terre	Amérique du Sud	Après 1492
		patate douce	Amérique du Sud	Après 1492
Europe	90%	Orge	Proche orient	Avant 1492
		maïs	Meso Amérique	Après 1492
		pomme de terre	Amérique du Sud	Après 1492
		blé	Proche orient	Avant 1492
Amérique du Sud	56%	Maïs	Meso Amérique	Avant 1492
		Blé	Proche orient	Après 1492
Amérique du Nord et méso-amérique	80%	Orge	Proche orient	Après 1492
		blé	Proche orient	Après 1492
		pomme de terre	Amérique du Sud	Après 1492
		Soja	Chine	Après 1492

Malgré les goulets d'étranglements démographiques liés aux événements initiaux de la domestication, il y a eu une certaine « restauration » de la diversité soit par des événements de remises en contact et hybridation entre des pools génétiques domestiqués indépendamment, puis de sélection par les agriculteurs locaux, mais aussi grâce aux néo mutations accumulées au sein du pool domestique qui ont apporté une importante contribution à la diversité des plantes cultivées. Ces mécanismes ont sans doute contribué à l'adaptation des plantes lors de leurs diffusions hors des centres d'origine.

Par exemple, le caféier (*Coffea arabica*) originaire d'Éthiopie a été introduit au Brésil en 1780. Aujourd'hui plus de 30 mutants spontanés ont été sélectionnés et sont cultivés (Purseglove & J W., 1968).

Des processus de mutation, sélection et de dérive génétique ont également entraîné une différenciation des populations lors de leurs diffusions loin de leurs centres d'origine.

Lors d'introductions multiples dans une région donnée, des types variétaux géographiquement isolés et génétiquement différents peuvent se croiser. Les croisements produisent en général de nouvelles combinaisons de gènes comme cela a été montré chez le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*) (Paul Gepts, 1988).

Une plante introduite dans une nouvelle région peut également s'hybrider avec des plantes endémiques de cette région. Le manioc (*Manihot esculenta*) a probablement été introduit en Afrique à partir du delta du fleuve Congo et de la Guinée par les Portugais. *Manihot glaziovii* est une espèce endémique dans les régions du delta de Congo et la Guinée. Elle peut se croiser spontanément avec le manioc pour donner des hybrides à morphologie intermédiaire (Lefevre & Charrier, 1993). En Afrique tropicale le manioc est gravement infecté par la mosaïque, une maladie qui n'a pas été rapportée en Amérique latine, d'où le genre *Manihot* est originaire. En revanche, *Manihot glaziovii* est résistant à cette maladie (Ladizinsky, 1998). Il est donc possible d'utiliser cette dernière pour l'amélioration génétique du manioc.

Parmi les caractères ayant favorisé la diffusion des plantes loin de leur centre d'origine, la sensibilité à la photopériode fait sans doute partie des plus importants. La modulation de cette sensibilité, voire l'acquisition d'une insensibilité à la photopériode, a permis l'adaptation à des zones latitudinales diverses, en permettant une certaine plasticité dans la durée du cycle des plantes et son adéquation avec les conditions de pluviométrie et de température locales. Par exemple, la lentille est une plante insensible à la photopériode en Éthiopie mais fleurit

lorsque les journées sont longues dans sa région d'origine (sud-ouest de l'Asie) (Ladizinsky, 1998). Pour le soja, les pressions de sélection ont abouti à des variétés à phénologie appropriée pour chaque latitude aux États-Unis et au Canada (Ladizinsky, 1998).

5-Adoption des plantes domestiquées

Lorsqu'une plante est nouvellement introduite dans un nouveau territoire, son adoption par les populations indigènes dépend non seulement de la biologie de l'espèce introduite, mais aussi des cultures des populations humaines.

5-1 Facteurs biologiques

Une préadaptation ou la sélection rapide d'un génotype adapté aux nouvelles conditions écologiques sont essentielles pour son succès (Ladizinsky, 1998). La faible adaptation a certainement été l'un des grands obstacles à la diffusion des plantes cultivées. Par exemple, la première introduction en Espagne de l'orge (*Hordeum vulgare*) originaire du croissant fertile⁸ a échoué du fait de sa mauvaise adaptation aux conditions locales (Ladizinsky, 1998).

La première introduction de pommes de terre originaire des Andes en Europe a eu lieu aux environs de 1570. Chez la pomme de terre, le processus de tubérisation dépend essentiellement de la température et de la photopériode. Pendant près de 200 ans, elle était une plante ornementale sans grande valeur économique jusqu'à l'apparition d'un type de pomme de terre sensible à la photopériode vraisemblablement issu d'une nouvelle introduction (Van Der Plank, 1946; Ladizinsky, 1998).

5-2 Facteurs culturels

Les facteurs culturels qui interviennent dans l'adoption des plantes sont très complexes et dépendent à la fois de la plante en question et de la région concernée. Au Cameroun par exemple, les Massa et les Toupouri sont deux groupes ethnolinguistiques voisins qui cohabitent, s'allient via des mariages et vivent dans un environnement similaire (De Garine, 1988). Les Massa situé au Sud ont pour alimentation de base le sorgho rouge cultivé sous condition pluviale (*Sorghum caudatum*). Ils souffrent régulièrement de la famine notamment à

⁸ Région du proche orient qui est un important centre d'origine et premier lieu connu de la domestication de nombreuses céréales formant sur une carte un croissant s'étendant de la Mésopotamie jusqu'au Nil

cause des aléas climatiques, mais pour des raisons de croyances (punition de mort par une divinité qu'ils appellent Ngata), ils ont refusé jusqu'à récemment d'adopter le sorgho repiqué (*Sorghum durra*) cultivé en contre saison par leurs voisins Toupouri (De Garine, 1988).

Toujours sur le continent Africain, en Éthiopie, le piment (*Capsicum annum*) a été introduit par les Portugais au 16^e siècle. L'adoption relativement rapide du piment est fortement liée à son effet sur les vers de l'estomac qui étaient un véritable fléau pour les autochtones, notamment parce qu'ils consomment de la viande crue.

Pour des raisons complètement différentes, la pomme de terre est devenue l'aliment de base en Irlande pendant le 17^e siècle. Pendant que le peuple Irlandais végétait dans la misère, les autorités politiques de l'époque décidèrent d'allouer les terres arables au pastoralisme. La pomme de terre qui a commencé sa diffusion pendant cette époque était très productive sur de petites parcelles ce qui a favorisé son adoption par les paysans.

6 Conséquences évolutives des flux de gènes

Dans les agrosystèmes, les flux de gènes entre plantes domestiquées et espèces sauvages apparentées sont sans doute l'un des moteurs essentiels de l'évolution de la diversité de ces espèces.

En effet, ils peuvent conduire à la production de nouveaux génotypes qui permettraient aux agriculteurs de sélectionner des nouveaux phénotypes correspondant à leurs besoins (Jarvis & Hodgkin, 1999; Morjan & Rieseberg, 2004). Les flux de gènes peuvent également contrecarrer l'adaptation à travers l'introggression de gène à partir de génotypes non adaptés (Slatkin, 1987). Chez le mil par exemple, le flux de gènes entre mil domestique et mil sauvage conduit à la formation de plantes à phénotype intermédiaire, égrenant, contribuant à abaisser les rendements des productions en milieux paysan (Mariac *et al.*, 2006).

7 Organisation sociale et flux de semences

La plupart des sociétés rurales sont caractérisées par des organisations sociales qui influent sur les pratiques d'échanges de semences au sein de réseaux sociaux et sur la transmission des savoirs autour des plantes cultivées ou cueillies (Deletre *et al.*, 2011; Leclerc & D'Eeckenbrugge, 2012; Coomes *et al.*, 2015).

Les mécanismes par lesquels la diversité sociale façonne la diversité des plantes cultivées ont été jusqu'à une période très récente très peu étudiés. Cependant, il semble exister un lien entre la diversité ethnolinguistique et la diversité génétique de certaines céréales telles que le sorgho (Labeyrie *et al.*, 2014) ou le maïs (Orozco-Ramírez *et al.*, 2016). Chez ces plantes, les échanges de semences et vraisemblablement les savoirs associés se font principalement entre personnes de même groupe ethnique.

II-DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE

Dans ce document, nous définissons le bassin du lac Tchad comme étant la région géographique autour du lac Tchad situé à la frontière sud du désert du Sahara repartie entre le nord du Cameroun, le nord du Nigeria, le nord Bénin, le Tchad et le Niger. Les principaux royaumes qui s'y trouvaient avant la colonisation étaient : l'empire du Kanem Bornou (7eme-8eme siècle) peuplé surtout de Kanuri, les Etats Hausa (11eme-12eme siècle) et l'empire Songhay (vers le 9eme siècle)⁹, qui n'ont pas toujours entretenu des relations de bon voisinage.

Nous entendons par groupe ethnolinguistique une communauté de personnes présentant des traits spécifiques relatifs aux langues, aux traditions, à l'imaginaire collectif, aux croyances comparativement à d'autres communautés.

1-Généralités sur le bassin du Lac Tchad

Le bassin du lac Tchad est le plus vaste bassin endoréique¹⁰ du monde représentant 8 % du continent Africain (CBLT, 2015).

Il a surtout attiré l'attention de la communauté internationale après les sécheresses sévères des années 1972-73 et 1984.

⁹ Les dates indiquées sont à titre indicatifs, elles sont issues du livre de Hogben & Kirk-Greene (1966) et de l'encyclopédie en ligne universalis (<http://www.universalis.fr/>, consulté le 2 Mai 2016) . Les dates peuvent varier selon les documents, toujours est-il que lors de la colonisation, ces royaumes étaient tous présents.

¹⁰ Bassin topographique d'alimentation du lac regroupant l'Algérie, le Cameroun, le Niger, le Nigeria, la République Centrafricaine, le Soudan et le Tchad..

Les climats du nord et du sud du lac sont très différents. Par exemple, N'Guigmi est une ville de l'est du Niger, très proche du désert, avec des dunes de sable nu, sauf pendant la saison des pluies (figure 8). Dans le sud, les bords du fleuve Chari étaient couverts, jusqu'aux années 1950, d'une forêt dense similaire aux forêts guinéennes (Olivry *et al.*, 1996).

Sa position géographique¹¹ ainsi que sa géographie humaine qui connaît des remaniements fréquents en raison des déplacements des hommes¹² font de cette zone une région particulièrement adaptée à l'étude des relations entre dynamique de l'agro-biodiversité et diversité socioculturelle¹³.



Figure 6: le lac Tchad et ses environs

¹¹ Par exemple en 1954, les précipitations annuelles sur le lac étaient de 565 millimètres 30 ans après en 1984 il n'a plu que 94 millimètres.

¹² Ces déplacements sont surtout liés aux guerres, aux échanges commerciaux, aux mariages entre ethnies différentes, aux sécheresses qui provoquent des déplacements vers des zones plus hospitalières, aux frontières coloniales qui favorisent plus des circulations intra pays.

¹³ Cette région fait aussi partie des zones supposées de domestication et ou de diversification secondaire du mil et du sorgho, deux cultures vivrières qui, avec l'élevage, constituent les principaux moyens de subsistance des populations rurales.

1-1 le lac Tchad

Pour de nombreux auteurs, le lac Tchad serait ce qui reste d'une « mer paléo tchadienne » (Olivry *et al.*,1996). C'est le quatrième lac africain (environ 7 m de profondeur) après les lacs Victoria, Tanganika et Nyassa. Coincé entre le Sahara et l'Afrique tropicale humide, il présente un écosystème spectaculaire (faune, flore) dans un environnement caractérisé par l'aridité.

Son approvisionnement en eau dépend essentiellement des fleuves Chari et du Logone qui prennent leur source au Cameroun et en République Centrafricaine, respectivement.

Ces fleuves fournissent environ 95% des eaux du Lac Tchad. Les 5% restant proviennent de la Komadougou Yobé et des précipitations. Les processus déclenchés par les changements pluviométriques (précipitations très déficitaires) combinés aux activités anthropiques notamment d'irrigation et de construction des barrages, ont eu une conséquence dramatique sur le lac qui a vu sa superficie passée de 25 000 km² en 1973, à moins de 1500 km² dans les années 1990 et sans doute moins aujourd'hui (Coe & Foley, 2001;CBLT, 2016).

C'est dans ce contexte que la Commission du bassin du lac Tchad (CBLT)¹⁴ prévoit la construction de pipelines devant permettre de réhabiliter le lac en transférant les eaux du fleuve Oubangui.

Il est important de noter que le retrait du lac n'a pas eu que des effets néfastes puisqu'il a fait place à des terres fertiles favorisant d'importants mouvements humains en dépit des frontières héritées de la colonisation. Par exemple depuis les années 90, plus de 30 villages ont été créés par des Nigériens dans la partie camerounaise du lac¹⁵ et plusieurs populations du sud tchadien se sont déplacées vers le nord afin de cultiver les terres fertiles libérées par les eaux, sans compter le déplacement des populations nomades en quête de pâturage (CBLT, 2016)¹⁶

1-2 Caractéristiques écologiques

La production agricole de cette région dont les populations rurales sont fortement tributaires, est basée sur des agrosystèmes extensifs de subsistance, essentiellement dépendants de la

¹⁴ Instituée au lendemain des indépendances (en 1962)

¹⁵ Cette situation crée des conflits institutionnels très actuels entre les pays frontaliers en particulier le Nigeria et le Cameroun

¹⁶ <http://www.cbtl.org/fr/histoire> consulté le 30/04/2016

pluviométrie. Cette dernière est surtout caractérisée par une forte variabilité et imprévisibilité spatio-temporelle des précipitations.

Le climat, globalement, est de type tropical. Il présente une forte amplitude thermique et peut être subdivisé en une zone saharienne (entre 200 et 400 mm de précipitations annuelles), une zone sahélo-saharienne (entre 200 et 400 mm), une zone sahélo-soudanienne (entre 400 et 600 mm), et une zone soudano guinéenne (entre 600 et 900 mm, voire plus UICN, 2016¹⁷).

Cependant cette classification ne peut être qu'indicative. En effet, la distribution fluctuante des pluies utiles est concentrée dans un intervalle de temps très court entre juin et septembre, avec de faibles précipitations et des sécheresses intra-saisonnières (longues périodes sèches pendant la saison des pluies) fréquentes, rendant complexe la gestion des ressources naturelles telles que l'eau et les pâturages, et imposant de fortes contraintes hydriques aux cultures.

En plus de la pluviométrie capricieuse qui lessive les sols, la faible productivité des cultures est également amputable aux sols très pauvres, aux inondations, aux ravageurs et aux maladies.

Sur le plan pédologique, les sols varient parfois fortement au sein d'un même village. On note cependant une prépondérance de formations alluvionnaires avec par endroits des argiles fines, des sables argileux, des sables dunaires (UICN, 2016).

Sur le plan floristique la région comprend des savanes (boisées, arbustives et herbeuses), des steppes et le désert (Kindler *et al.*, 1989).

L'environnement peu propice pour les cultures fait de cette région l'une des plus pauvres du monde. Au regard de l'indice du développement humain (IDH), les pays de la région sont en effet parmi les plus pauvres du monde. En 2015, le Bénin, le Cameroun, le Niger, le Nigeria et le Tchad occupaient respectivement les 166^e, 153^e, 188^e, 152^e et 185^e rangs sur les 188 pays représentés dans l'indice de développement humain (IDH) dressé par le Programme des Nations unies pour le développement (PNUD, 2016)¹⁸. Dans cette région, les groupes humains ont depuis toujours fait face à une variabilité climatique et ont développé au fil du temps des stratégies d'adaptation pour y faire face. Cependant, l'impact des changements climatique sur les systèmes socio-écologiques¹⁹ de la région est largement méconnu (Tschakert, 2007).

¹⁷ <https://portals.iucn.org/library/efiles/html/EPLP-072/section5.html> consulté le 30/04/2016

¹⁸ <http://hdr.undp.org/en/composite/HDI> , consulté le 2 Mai 2016.

¹⁹ correspondent à des systèmes intégrés couplant les sociétés et la nature, l'homme étant une composante active du système (Lagadeuc & Chenorkian, 2009 ;Liu *et al.*, 2007)

1-3 Caractéristiques ethniques et flux culturels

Situé entre des pays francophones (Niger, Tchad, Cameroun, nord Bénin) et un état anglophone (Nigeria) avec aujourd'hui trois zones monétaires distinctes (CEMAC, UEMOA, Nigeria), cette région enclavée qui est sans doute l'un des berceaux de l'humanité²⁰ est le point de convergence des trois principales phyla de langues Africaines (Nilo-sahariennes, Afro-asiatiques, Niger-Congo). Cela se traduit notamment par une forte diversité socioculturelle ayant plus ou moins subi des influences culturelles arabo-musulmanes et occidentales²¹. Cette région connaît également une croissance démographique importante²². La densité des populations a fortement augmenté ces dernières décennies. Les tensions se sont exacerbées entre agriculteurs et éleveurs, dont les parcours de transhumance sont investis par les cultures de décrues (Luntumbue, 2014). Cette situation a pour conséquence des crises à la fois géoéconomiques (contrôle du flux commercial en particulier du poisson) et géopolitiques (contrôle des migrations et de l'intégrité territoriale) entre les pays frontaliers. Pour comprendre cette situation, il est important de faire un petit rappel de l'histoire même du peuplement de la région.

La lutte pour le contrôle du lac et des circuits économiques qui s'y rattachent²³ a depuis toujours été l'objet de conflits entre populations. Les mouvements des populations²⁴ ont varié au gré des rapports de forces et n'ont jamais tenu compte des frontières linéaires qui

²⁰ Michel et ses collaborateurs ont découvert en 2002 dans le nord Tchad un hominidé « toumai » qu'ils ont décrit comme proche de l'ancêtre commun des humains et des chimpanzé avec une divergence plus ancienne que ne le proposaient les phylogénies moléculaires (Brunet *et al.*, 2002)

²¹ C'est le cas par exemple du mot portugais *cuharra* (cuillères) d'origine latine qui a été modifié en *sokali* ou *cookali* en langue peuhl, *cokali* en langue hausa et probablement dans d'autres langues ; le « jihad » de Ousman dan Fodio dans les Etats Hausas

²² La population sahélienne est passé de 16 millions dans les années 50 à 85 millions d'habitants en 2010 (données de UNPP, révision de 2010 : <http://esa.un.org/unpd/wpp/index.htm>)

²³ On peut citer entre autres le commerce transsaharien qui a toujours constitué le fondement même de l'économie politique des royaumes du soudan central, le pèlerinage à La Mecque par voies terrestres ayant permis la diffusion de certains produits végétaux comme la noix de cola

²⁴ Il est intéressant de noter au passage que selon certains auteurs, certains groupes ethniques dérivent du métissage entre d'autres groupes ethniques ; c'est le cas des Bilala issu du métissage entre les kanembus et les Arabes autochtones selon pomerol. Par ailleurs il y a intercompréhension entre le kanembu et le kanuri

n'existaient pas en Afrique précoloniale comme l'ont souligné plusieurs limologues²⁵ (Halirou, 2012).

A partir du XXème siècle, les échanges et les communications seront profondément bouleversés. En effet, les colons à travers la conférence de Berlin (1884-1885) vont délimiter des frontières fixes sur la base des latitudes et des longitudes méconnues des populations qui encore aujourd'hui se déplacent en fonction des mouvements d'expansion ou de rétraction du lac.

²⁵ Du radical « limes », la limologie est un concept développé par les géographes Paul Guichonnet et Claude Raffestin qui désigne l'ensemble des sciences qui analysent les frontières et les faits frontaliers.

III-MODELE BIOLOGIQUE: LE MIL

1-Généralités

Les mil à chandelles (photo 1) ou mil perlé, *Pennisetum glaucum* (L.)R. Br (synonyme : *Cenchrus americanum*) est une céréale beaucoup plus tolérante à la sécheresse que les autres céréales pouvant se développer dans des conditions environnementales drastiques (sols pauvres, température élevée, précipitations irrégulières). Au Sahel, aujourd'hui, plus de 38 millions de personnes dépendent du mil qui leur fournit plus de 1000 calories par jour²⁶ (Dendy, 1995 in Chittaranjan Kole, 2006; Vadez *et al.*, 2012).



Photo 1 : Champ de mil en région Hausa (sud-est du Niger, Photo Kader Naino)

²⁶ Par personne et par jour

Il est très difficile d’avoir une évaluation précise des productions mondiales de mil à chandelles (les statistiques de la FAO englobent toutes les espèces de millet²⁷). Cependant, il est majoritairement cultivé dans les régions arides et semi-arides. La figure 7 indique les plus grands producteurs de mil.

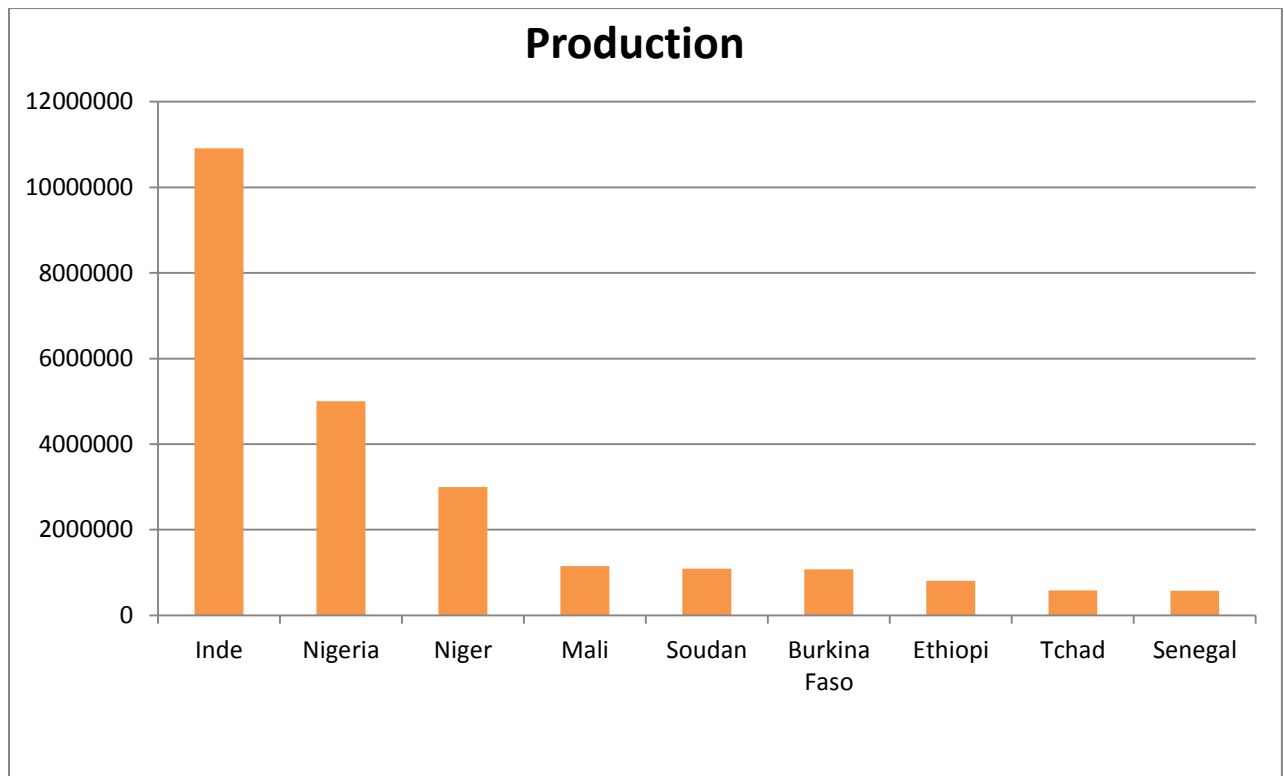


Figure 7: les 9 plus grand pays producteurs de mil dans le monde

2-Taxonomie et éléments de botaniques

Le mil est une espèce diploïde ($2n = 2x = 14$), possédant un génome haploïde d'environ 2,5 giga bases (Chemisquy et al., 2010). Le séquençage de son génome est en cours. Il appartient à la famille des *Poaceae*, groupe des *Paniceae*, à la sous-famille des *Panicoideae* et au genre *Pennisetum* qui comprend environ 140 espèces (Brunken et al., 1977).

Stapf et Hubbard (1934), ont proposé une classification du genre *Pennisetum* en cinq sections: *Penicillaria* (à laquelle appartient *P glaucum*), *Brevivalvula*, *Gymnothrix*, *Heterostachya*, et *Eu-Pennisetum*.

Sur la base des classifications proposées par Harlan et de Wet (1971), puis par Pernès (1984), on peut distinguer au sein du complexe d'espèces du mil :

²⁷ Ce terme regroupe un ensemble de graminées annuelles dont le point commun est la taille très petite de leurs graines

- un pool génétique primaire, constitué de la forme domestiquée (*P. glaucum ssp glaucum.*), des formes sauvages (*P. violaceum* et *P. mollissimum*) et des hybrides issu du croisement entre les deux connus sous le nom de « *Shibra* » ou « *Soun* » au Niger.

- un pool génétique secondaire, qui comprend l'espèce *P. purpureum* qui peut se croiser avec le mil domestiqué pour donner une descendance partiellement stérile (Jauhar 1981).

- un pool génétique tertiaire qui comprend plusieurs espèces (*P.alopecuroides*; *P.orientale*, *P.setaceum*, *P.squamulatum*, etc) qui ne peuvent pas se croiser naturellement avec les pools primaires et secondaires.

Le mil a un mode de reproduction sexué avec une fécondation principalement allogame et anémophile.

La panicule forme une inflorescence compacte (un faux-épi d'épillets) de forme cylindrique dont la longueur et le diamètre sont très variables selon les variétés, et que l'on dénomme chandelle. Chaque épillet possède 2 fleurons, l'un stérile, l'autre est bisexuel, complet et fécond.

Le stigmate de la fleur bisexuelle émerge plus tôt que les anthères, et peut conserver sa réceptivité pendant environ 3 jours. Cette protogynie bien marquée fait du mil une plante très allogame (proche de 100% chez certains écotypes), voir (Robert *et al*, 2005), mais il peut arriver que certaines fleurs soient autofécondées (le taux d'autofécondation peut varier en fonction des cultivars) (RK. Maiti and FR Bindinger, 1981).

Le mil a un système racinaire robuste et profond qui se compose de trois éléments :

- la racine séminale directement dérivée de la radicule ; les racines adventives qui se développent au niveau des nœuds à la base de la tige ; les racines du collet ou de la couronne qui proviennent de plusieurs nœuds inférieurs de la tige situés au niveau du sol ou au-dessus (RK. Maiti and FR Bindinger, 1981)

3- Phénologie du mil

Selon Belliard (1982) et Belliard & Pernes (1985), les phases du développement des plants de mil peuvent être subdivisées en 4 étapes :

- une phase juvénile durant laquelle la plante ne peut pas fleurir (ne peut être induite à la floraison) qu'elle soit sensible ou insensible à la photopériode, et ce, quelles que soient les conditions de photopériode et de température.

- la phase de latence ou phase photosensible qui n'existe que chez les mils sensibles à la longueur du jour qui sont maintenus dans un état végétatif à la fin de la phase juvénile. En

absence de condition photopériodique inductive cette phase peut être prolongée indéfiniment chez certains génotypes.

- la phase de morphogenèse florale qui intervient après l'induction florale. Le méristème se différencie et passe d'un état végétatif à un état floral (phase de transition florale)

- la phase de floraison et de maturation qui intervient quelques jours après l'épiaison (sortie de la chandelle de la gaine de la feuille drapeau). La maturation des grains nécessite généralement un mois pour être achevée.

4-Ecologie et systèmes de culture du mil

La culture du mil est essentiellement pluviale. Il est souvent cultivé en association avec le niébé (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), et souvent dans des systèmes agroforestiers, en association avec l'arachide (*Arachis hypogaea* L.), le sorgho (*Sorghum bicolor* (L.)), le maïs (*Zea mays* L.) ou en monoculture (Reddy, Visser, & Buckner, 1992), (Reij & Smaling, 2008)(Mason *et al.*, 2015).

En Afrique, le mil recouvre la vaste aire géographique comprise entre les isohyètes 200 et 1600 mm (Clément, 1985). Les zones dont la pluviométrie est comprise entre 200 et 800 mm demeurent toutefois les plus favorables à sa culture. Les zones dont la pluviométrie est supérieure présentent d'importants risques de maladies et de mauvaises herbes. Les fortes températures observées dans les régions sahéliennes en début et en fin de cycle sont fortement préjudiciables aux plants de mil, surtout pendant la période de germination, au stade plantule et durant le remplissage des grains (Charbon, Ergot, Mildiou, .. etc).

Pendant la floraison et la fructification, le mil exige un temps relativement sec sans excès de précipitations. Les pluies entraînant les pollens vers le sol, empêchent la pollinisation. Elles peuvent aussi causer l'apparition de maladies sur les grains.

5-Origine, domestication et diffusion

Le mil a été domestiqué en Afrique il y a quelques millénaires. Les mils sauvages n'existent que dans la bande sahélienne de l'Afrique, ce qui en fait la région la plus probable de domestication (Brunken *et al.*, 1977). Cependant, il y a environ 8 000 à 10 000 ans, le climat était beaucoup plus humide à la fois dans le Sahara et dans le Sahel (Adams & Faure, 1997; Gasse, 2002). Il est donc aussi probable que la distribution géographique du mil sauvage à cette époque était étendue plus au nord.

L'histoire de la domestication du mil n'est pas encore très claire. Plusieurs hypothèses ont été proposées. Les vestiges archéologiques, très rares, indiquent la présence de traces de mils domestiqués dans plusieurs pays sahéliens (Ghana, Mali, Mauritanie, Nigeria) il y a au moins 4500 à 3500 ans BP (voir Manning *et al.*, 2011)).

On ne sait pas si le mil domestiqué a connu une diffusion rapide à partir d'un centre de domestication unique, ou bien s'il a été domestiqué indépendamment à plusieurs reprises comme l'a suggéré Harlan (1971). Ce dernier a proposé l'hypothèse d'un vaste «non centre » de domestication, couvrant toute la zone de distribution du mil sauvage (Harlan, 1971). Par ailleurs, d'autres auteurs pensent qu'il y aurait eu un évènement unique de domestication soit à l'ouest du sahel (Tostain 1992, 1998) soit dans une région plus centrale incluant l'est du Mali et l'ouest du Niger (Oumar *et al.*, 2008). Cependant, l'existence de flux de gènes entre formes domestiquées et formes sauvages rend complexes les études sur l'origine de la domestication (Clotault *et al.*, 2012; Dussert *et al.*, 2015). Peu de temps après la domestication du mil, sa culture est devenue largement distribuée à travers les tropiques semi-arides de l'Afrique. L'espèce sous sa forme domestiquée aurait atteint l'Inde il y a probablement 3500-3000 ans (Pokharia *et al.*, 2014).

6-Les différents types de mils

Le mil est anémophile et présente une très grande diversité variétale, fruit de la sélection réalisée par les agriculteurs sahéliens depuis sa domestication. L'hétérosis du mil, déjà exploité en Inde depuis 1965, présente de bonnes capacités d'adaptation aux variabilités climatiques et aux stress biotiques et abiotiques (Mason *et al.*, 2015 ; Matuschke & Qaim, 2008).

Il existe en particulier une grande diversité des variétés de mil pour la durée de leur cycle.

Généralement, les producteurs sahéliens de mil cultivent deux types de variétés, correspondant d'une part à des mils précoces (70-90 jours entre le semis et la récolte), et d'autre part à des mils semi-tardifs (90-120 jours) voire tardifs (120-180 jours) (Clement, 1985).

Des études sur la base du polymorphisme iso enzymatique (Tostain & Marchais, 1988) suggèrent que les variétés tardives seraient issues des variétés précoces lors d'une diversification secondaire dans la région du lac Tchad (Tostain, 1998). Dussert *et al.* (2015) ont montré que la différenciation génétique entre mils tardifs et précoces était très faible à l'échelle continentale et que les niveaux de proximité génétique entre les deux types de mil

étaient liés à leur proximité génétique, suggérant l'existence de flux de gènes entre ces deux types de mil, à l'instar de ce que Lakis *et al.* (2012) avaient montré dans une étude menée à une échelle locale (Lakis *et al.*, 2012).

La culture de ces deux types de mil par les mêmes agriculteurs répond à une stratégie de gestion des risques climatiques et s'explique aussi par leur complémentarité fonctionnelle dans l'agrosystème (limitation de la période de soudure alimentaire versus plus forte productivité supposée, adaptation à des types de sols différents, diversité des usages culinaires, places complémentaires dans le calendrier agricole, stratégies d'évitement des troupeaux transhumants). Ces deux types de mil (précoces et tardifs) étaient naguère cultivés sur des parcelles éloignées : champs de brousse pour les tardifs, à proximité de l'habitat pour les précoces (Luxereau, com. pers). Compte tenu des transformations très rapides que connaît l'environnement sahélien depuis plusieurs décennies, et en particulier du fait de la raréfaction des terres agricoles disponibles, il arrive que ces deux types de mil coexistent dorénavant sur des parcelles adjacentes, entraînant ainsi des flux de gènes entre eux, ce qui pourrait constituer un facteur érosif de la diversité des cycles (Lakis *et al.*, 2012). Il a également été suggéré que les derniers cycles de sécheresse dans le Sahel pourraient avoir modifié la diversité du cycle des mils ces dernières décennies (Niangado *et al.*, 2001 in Cooper *et al.*, 2001; Vigouroux *et al.*, 2011).

La raréfaction éventuelle, au moins dans certaines localités, de variétés à cycles tardifs, définit clairement une urgence à évaluer précisément l'originalité que représentent ces variétés à cycle long en termes de ressources génétiques.

7- Le mil, une plante ancrée dans la culture des agriculteurs

Les réseaux d'échanges de semences, les préférences culturelles et l'adaptation aux conditions écologiques sont sans doute les facteurs essentiels dans l'adoption des variétés nouvelles (Matuschke & Qaim, 2009, Pannell *et al.*, 2014).

Contrairement à l'Inde où les variétés améliorées sont relativement bien adoptées (Vom Brocke *et al.*, 2003; ICRISAT, 1987) en Afrique de l'ouest l'adoption de variétés exogènes par les populations rurales reste faible à l'exception peut-être de la variété Toronio au Mali et de SOSSAT 88 au Nigeria (Clerget *et al.*, 2006). Les taux d'adoptions documentés varient considérablement (5% à 65%) d'une région à une autre, d'un pays à un autre.

Globalement l'Inde et la Namibie ont les plus forts taux d'adoption de variétés améliorées de mil (65 et 50%) , ce taux varie autour de 20-30% en Zambie, au Mali, au Zimbabwe, au Botswana et en Tanzanie (Evenson & Gollin, 2003 ; Es *et al.*, 2002).

Il faut cependant noter une croissance du taux d'adoption des variétés améliorées dans certaines régions ouest-africaines. Au Mali, par exemple, le taux d'adoption est passé de 12% en 1990 à 23% en 1995 (Yapi *et al.*, 1998 in M C S Bantilan & Joshi, 1998; Evenson & Gollin, 2003).

Bien que les raisons de la non-adoption soient multifactorielles, dans la plupart des régions où le mil constitue la culture de survie, l'attachement culturel et les préférences spécifiques entravent l'adoption de variétés introduites. Les agriculteurs préfèrent cultiver leurs propres variétés (De Rouw, 2004; Clerget *et al.*, 2006).

En effet, les enquêtes de terrain que j'ai menées au Niger dans le cadre de ce travail confirment d'autres études anthropologiques quant à l'ancrage culturel très fort des variétés de mils au moins dans la partie ouest du bassin du lac Tchad, en particulier la préférence pour les semences héritées des ancêtres (i.e. les variétés que l'on a toujours cultivées), qui interviennent à tous les niveaux de la vie rurale. En effet, si le grain est essentiel pour l'alimentation et la fabrication de boissons et de bière, les autres parties de la plante sont aussi utilisées. Par exemple, le son est utilisé dans certains groupes ethnolinguistiques pour l'alimentation des femmes qui veulent prendre du poids (le critère de beauté varie selon la culture, pour certaines sociétés, la femme ronde est considérée comme la plus belle femme) ; les glumes sont utilisées pour la cuisson des poteries ; les tiges sont utilisées comme combustibles ou pour la fabrication de façades ou des toits et dans l'alimentation du bétail ; les racines sont utilisées en médecine traditionnelle (cf. chapitre III).

Pourtant, les agriculteurs perdent régulièrement tout ou une partie de leurs semences à cause des aléas climatiques et des pressions parasitaires. Ils préfèrent, quand c'est possible, se réapprovisionner chez la parentèle ou les voisins. À une échelle locale (homogène sur le plan ethnolinguistique), les gènes circulent largement via les flux de semences comme l'ont montré Allinne *et al.* (2008) en zone Zarma au sud-ouest du Niger.

Les opportunités pour des circulations plus larges des grains de mil sont réelles via les échanges marchands et sans doute depuis bien longtemps.

Le mil est donc un excellent modèle d'étude de la dynamique des plantes domestiques dans un contexte d'environnement écologique et social changeant.



Photo 2 : exemple de grenier dans une région Hausa (Photo T. Robert)



Photo 3 : Exemple de grenier dans une région Zarma-Songhay (Photo T. Robert)

8- Qualités nutritionnelles

La malnutrition, due au déficit en protéines et en sources d'énergie combiné au déficit en micronutriments, affecte aujourd'hui plus de trois milliards de personnes dans le monde. Elle est responsable de plus des 2/3 de la mortalité infantile observée.

Selon la FAO, en 2014, 98% des malnutris vivaient dans les pays en voie de développement et particulièrement en Afrique subsaharienne, seule région présentant un déséquilibre patent entre l'explosion démographique et l'accroissement des productions agricoles, et également la seule région dans laquelle on n'observe pas une amélioration des indicateurs clefs de la pauvreté (santé, économie, alimentation).

Pour les consommateurs ayant de faibles revenus, le mil représente 35-50 % de l'apport total en fer, 20-30 % de l'apport en zinc, respectivement 9ème et 11ème facteurs de risque de morbidité dans un contexte où on estime à au moins 80% les femmes enceintes souffrant d'une insuffisance d'apport en zinc dans le monde (Caulfield *et al.*, 1998; Vadez *et al.*, 2012; Kanatti *et al.*, 2014).

Les résultats sur les qualités nutritionnelles du grain de mil sont très variables pour presque tous les éléments nutritifs mesurés à ce jour (la digestibilité in vitro des protéines, éléments nutritifs (protéines, lipides, cendres, fibres, éléments minéraux (phosphore, calcium, fer, zinc, cuivre, et manganèse) et également des facteurs dits antinutritionnels²⁸, essentiellement les phytates et les polyphénols. Les traitements mécaniques (décorticage des grains notamment) et d'autres processus tels que les fermentations, le traitement thermique et la germination, abaissent la teneur en éléments anti-nutritifs et amélioreraient la digestibilité des composés nutritionnels (Kindiki *et al.*, 2015).

OBJECTIFS DE LA THESE

Mon travail s'inscrit dans une approche multidisciplinaire visant à comprendre le rôle de la diversité culturelle et des pratiques paysannes sur l'organisation de la diversité génétique, phénologique et biochimique (composition biochimique du grain) du mil dans le bassin du lac Tchad.

Dans le premier chapitre, je me suis intéressé à la relation entre la diversité sociale (ici ethnolinguistique) et la diffusion des gènes sur l'ensemble du bassin tchadien. L'objet de ce

²⁸ Composés qui réduisent l'utilisation des éléments nutritifs de végétaux ou produits végétaux lorsqu'ils sont utilisés dans l'alimentation humaine (Soetan *et al.*, 2010).

travail est d'étudier l'effet potentiel de barrières sociales à la circulation des variétés et à leur adoption pérenne par les agriculteurs afin de mieux comprendre leurs conséquences sur l'organisation spatiale des ressources génétiques du mil.

Dans cet objectif, j'ai effectué un échantillonnage, dans 35 villages, de populations de mils correspondant aux variétés locales les plus répandues au Sud Niger, au Nord Bénin et au Nord Nigeria chez les trois grands groupes ethnolinguistiques de cette région : les Zarma-Songhay, les Hausa et les Kanuri. L'un des objectifs de l'échantillonnage était de collecter des couples de variétés précoces et tardives cultivées dans les mêmes villages auprès du même agriculteur. La campagne d'échantillonnage m'a donné l'opportunité de mener des enquêtes auprès des agriculteurs. Cet échantillonnage m'a enfin permis de compléter la collection de variétés déjà échantillonnées dans le cadre d'un précédent projet couvrant également le Tchad, le Nord Nigeria et le Cameroun. La variabilité génétique de la collection complète (69 populations au final collectées au sein de 10 groupes ethnolinguistiques.) a été étudiée, à l'aide de 20 marqueurs microsatellites. L'objectif était d'étudier l'organisation spatiale de la diversité génétique du mil dans cette région et de documenter les niveaux de différenciation génétique et d'admixture entre les variétés cultivées par les différentes entités socioculturelles du bassin du lac Tchad.

Dans le deuxième chapitre, en m'appuyant sur les résultats du chapitre I, j'ai sélectionné des variétés précoces et tardives de mil représentatives des groupes ethnolinguistiques du sud Niger pour évaluer leurs différenciations pour des caractéristiques du développement, de la phénologie et de la productivité, à l'aide d'un essai agronomique multi-local sur 3 sites d'expérimentation situés au Niger correspondant à un gradient pluviométrique et en utilisant 2 dates de semis. L'objectif ici était d'évaluer les interactions $G \times E$ (Génotype, Environnement) afin de mieux cerner les potentialités d'adaptation des différentes variétés de mils à des conditions de pluviométrie différentes de celles qui prévalent dans leur zone d'origine. Cette partie de mon travail contribue à l'évaluation de la variabilité inter-variétale pour la plasticité phénologique et architecturale. Elle m'a également donné l'occasion de revisiter la notion de variété locale chez le mil dans un contexte d'agriculture extensive.

Dans le troisième chapitre en me basant sur les données d'enquêtes anthropologiques que j'ai menées, et en utilisant les résultats des chapitres 1 et 2, j'ai quantifié la diversité biochimique de grains de mil en utilisant des approches combinées de protéomique et de métabolique sur un panel de variétés choisies sur la base des enquêtes, des résultats de génétique et des essais

agronomiques. L'objectif était d'apporter une première contribution à l'évaluation de la variabilité du protéome et du métabolome des grains de mil à cycles différents et cultivés par différentes entités sociales.

Une population de mil sauvage collectée dans la région de Tahoua au Niger et une population de mils adventices collectés dans la région de Maradi (Shibra) ont été incluses dans l'étude pour dégager des tendances préliminaires sur ce qu'aurait pu être l'effet de la domestication de cette céréale sur la composition biochimique du grain, et donc potentiellement de l'évolution de ses qualités nutritionnelles.

REFERENCES

- Adams, J. M., & Faure, H. (1997). Preliminary Vegetation Maps of the World since the Last Glacial Maximum: An Aid to Archaeological Understanding. *Journal of Archaeological Science*, 24, 623–647. doi:10.1006/jasc.1996.0146
- Adewi, E., Badameli, K. M. S., & Dubreuil, V. (2010). Evolution des saisons des pluies potentiellement utiles au Togo de 1950 a 2000. *Climatologie*, 7, 89–107. Retrieved from <http://hal.univ-nantes.fr/halshs-00560657/>
- AGRHYMET. (2010). Le Sahel face aux changements climatiques: Enjeux pour un développement durable. *AGRHYMET*, (Numéro spéciale), 43. Retrieved from <http://www.cilss.bf/fondsitalie/download/download/specialChC.pdf>
- AGRIDAPE. (2009). Changements climatiques, entre résilience et résistance. *Agridape*, 24(4), 40.
- Allinne, C., Mariac, C., Vigouroux, Y., Bezançon, G., Couturon, E., Moussa, D., ... Robert, T. (2008). Role of seed flow on the pattern and dynamics of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.) genetic diversity assessed by AFLP markers: A study in south-western Niger. *Genetica*, 133(2), 167–178. doi:10.1007/s10709-007-9197-7
- Alphonse De Candolle. (1886). *Origine des plantes cultivées*. Germer-Baillière (3eme édit.). Paris-France.
- Belliard, J. (1982). *Analyse génétique et physiologique du système de contrôle photopériodique de la floraison chez le mil africain*. Orsay: Université Paris-sud.
- Belliard, J., & Pernes, J. (1985). *Pennisetum typhoides*. CRC Handbook of flowering, (4), 22–37.
- Birchler, J. a. (2015). Heterosis: The genetic basis of hybrid vigour. *Nature Plants*, 1(3), 15020. doi:10.1038/nplants.2015.20
- Bonneuil, C. (2008). Producing identity, industrializing purity: Elements for a cultural history of genetics. In *A cultural history of heredity* (pp. 81–110).
- Bonnin, I., Bonneuil, C., Goffaux, R., Montalent, P., & Goldringer, I. (2014). Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agriculture*,

- Ecosystems and Environment*, 195, 183–192. doi:10.1016/j.agee.2014.06.003
- Bruce, A., McDonald, & Linde, C. (2002). pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Plant Biology*, 40(1), 349–79. doi:10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., ... Zollikofer, C. (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418(6894), 145–151. doi:10.1038/nature01005
- Brunken, J., De Wet, J. M. J., & Harlan, J. R. (1977). The Morphology and Domestication of Pearl Millet. *Economic Botany*, (June), 163–174.
- Caicedo, A. L., Williamson, S. H., Hernandez, R. D., Boyko, A., Fledel-Alon, A., York, T. L., ... Purugganan, M. D. (2007). Genome-Wide Patterns of Nucleotide Polymorphism in Domesticated Rice. *PLoS Genetics*, 3(9), e163. doi:10.1371/journal.pgen.0030163
- Caldwell, K. S. (2004). Sequence Polymorphism in Polyploid Wheat and Their D-Genome Diploid Ancestor. *Genetics*, 167(2), 941–947. doi:10.1534/genetics.103.016303
- Caldwell, K. S. (2005). Extreme Population-Dependent Linkage Disequilibrium Detected in an Inbreeding Plant Species, *Hordeum vulgare*. *Genetics*, 172(1), 557–567. doi:10.1534/genetics.104.038489
- Caulfield, L. E., Zavaleta, N., Shankar, a H., & Merialdi, M. (1998). Potential contribution of maternal zinc supplementation during pregnancy to maternal and child survival. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 68(2 Suppl), 499S–508S.
- Cellier, D., Clair, E., & Mesnage, R. (2010). Debate on GMOs Health Risks after Statistical Findings in Regulatory Tests Joël. *International Journal of Biological Sciences*, 6(6), 590–598.
- Chemisquy, M. A., Giussani, L. M., Scataglini, M. A., Kellogg, E. A., & Morrone, O. (2010). Phylogenetic studies favour the unification of Pennisetum, Cenchrus and Odontelytrum (Poaceae): a combined nuclear, plastid and morphological analysis, and nomenclatural combinations in Cenchrus. *Annals of Botany*, 106(1), 107–130. doi:10.1093/aob/mcq090
- Chittaranjan Kole. (2006). *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants: Cereals and Millets*. (Chittaranjan Kole, Ed.)Springer (Vol. 1).

- Clement, J. C. (1985). *LES MILS PENICILLAIRES DE L ' AFRIQUE DE L ' OUEST: Prospection et collectes Abidjan/Rome, ORSTOM-IBPGR.*
- Clerget, B., Rattunde, F., Weltzien, E., & Haussmann, B. (2006). *Photoperiod response and crop intensification in Sorghum and Pearl Millet.*
- Clotault, J., Thuillet, A. C., Buiron, M., De Mita, S., Couderc, M., Haussmann, B. I. G., ... Vigouroux, Y. (2012). Evolutionary history of pearl millet (*pennisetum glaucum* [L.] r. br.) and selection on flowering genes since its domestication. *Molecular Biology and Evolution*, 29(4), 1199–1212. doi:10.1093/molbev/msr287
- Coe, M. T., & Foley, J. a. (2001). Human and natural impacts on the water resources of the Lake Chad basin. *Journal of Geophysical Research*, 106(2000), 3349. doi:10.1029/2000JD900587
- Coomes, O. T., McGuire, S. J., Garine, E., Caillon, S., McKey, D., Demeulenaere, E., ... Wencélius, J. (2015). Farmer seed networks make a limited contribution to agriculture? Four common misconceptions. *Food Policy*, 56, 41–50. doi:10.1016/j.foodpol.2015.07.008
- Cooper, H., Spillane, C., & T Hodjin. (2001). *BROADENING THE GENETIC BASE OF CROP PRODUCTION. T, eds.*
- Coulibaly, H., Bazile, D., & Sidibe, A. (2014). Modelling Seed System Networks in Mali to Improve Farmers Seed Supply. *Sustainable Agriculture Research*, 3(4), 18–32. doi:10.5539/sar.v3n4p18
- De Garine, I. (1988). Anthropologie De L'Alimentation Et Pluridisciplinarite. *Ecol. Hum.*, 6(2), 21–40.
- De Rouw, A. (2004). Improving yields and reducing risks in pearl millet farming in the African Sahel. *Agricultural Systems*, 81(1), 73–93. doi:10.1016/j.agsy.2003.09.002
- Deletre, M., McKey, D. B., & Hodkinson, T. R. (2011, November 8). Marriage exchanges, seed exchanges, and the dynamics of manioc diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. doi:10.1073/pnas.1106259108
- Demortain, D. (2013). L'étude Séralini et ce qu'elle nous apprend sur la toxicologie réglementaire. *Natures Sciences Sociétés*, 21(1), 84–87. doi:10.1051/nss/2013068

- Djurfeldt, G., Holmén, H., Jirström, M., & Larsson, R. (2005). *The African Food Crisis: Lessons from the Asian Green Revolution*. CABI Publishing (Vol. 33). UK: CABI Publishing.
- Doran, J. W., Elliott, E. T., & Paustian, K. (1998). Soil microbial activity, nitrogen cycling, and long-term changes in organic carbon pools as related to fallow tillage management. *Soil and Tillage Research*, 49(1-2), 3–18. doi:10.1016/S0167-1987(98)00150-0
- Dowd-Urbe, B. M., & Bingen, J. (2011). Debating the merits of biotech crop adoption in sub-Saharan Africa: distributional impacts, climatic variability and pest dynamics. *Progress in Development Studies*, 11(1), 63–68. doi:10.1177/146499341001100104
- Dussert, Y., Snirc, A., & Robert, T. (2015). Inference of domestication history and differentiation between early- and late-flowering varieties in pearl millet. *Molecular Ecology*, (24), 1387–1402. doi:10.1111/mec.13119
- Es, M., Ngerenza, J., Ma, M., Dd, R., Hm, S., & Ngowi, P. (2002). *Adoption of Improved Sorghum and Pearl Millet Technologies in Tanzania*. (M. Es, J. Ngerenza, M. Ma, R. Dd, S. Hm, & P. Ngowi, Eds.). Bulawayo, Zimbabwe: ICRISAT International.
- Evenson, R. E., & Gollin, D. (2003). *Crop Variety Improvement and its Effect on Productivity. The Impact of International Agricultural Research*. London, UK: CABI Publishing.
- Fagan, J., Traavik, T., & Bøhn, T. (2015). The Seralini affair: degeneration of Science to Re-Science? *Environmental Sciences Europe*, 27(1), 19. doi:10.1186/s12302-015-0049-2
- Frary, A., Doganlar, S., Daunay, M. C., & Tanksley, S. D. (2003). QTL analysis of morphological traits in eggplant and implications for conservation of gene function during evolution of solanaceous species. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 107(2), 359–370. doi:10.1007/s00122-003-1257-5
- Fu, Y.-B. (2015). Understanding crop genetic diversity under modern plant breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(11), 2131–2142. doi:10.1007/s00122-015-2585-y
- Gasse, F. (2002). Diatom-inferred salinity and carbonate oxygen isotopes in Holocene waterbodies of the western Sahara and Sahel (Africa). *Quaternary Science Reviews*, 21(7), 737–767. doi:10.1016/S0277-3791(01)00125-1

- Gepts, P. (1988). A Middle American and an Andean common bean gene pool. In P. Gepts (Ed.), *Genetic Resources of Phaseolus Beans* (pp. 375–390). Springer Netherlands.
- Gepts, P. (2004). Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment. *Plant Breeding*, 24(2), 1–44. Retrieved from <http://www.plantsciences.ucdavis.edu/GEPTS/LTS.pdf>
- Gepts, P. (2014). The contribution of genetic and genomic approaches to plant domestication studies. *Current Opinion in Plant Biology*, 18(1), 51–59. doi:10.1016/j.pbi.2014.02.001
- Gepts, P., Thomas R. Famula, Bettinger, R. L., Brush, S. B., Damania, A. B., E., P., & Qualset, C. O. (2012). *Biodiversity in Agriculture Domestication, Evolution, and Sustainability*. (P. Gepts, T. R. Famula, R. L. Bettinger, S. B. Brush, A. B. Damania, P. E., & C. O. Qualset, Eds.) *Uma ética para quantos?* (Vol. XXXIII). doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Gladwin, C. H., Thomson, A. M., Peterson, J. S., & Anderson, A. S. (2000). Addressing food security in Africa via multiple livelihood strategies of women farmers. *Food Policy*, 26(2), 177–207. doi:10.1016/S0306-9192(00)00045-2
- GLAESER, B. (1987). *THE GREEN REVOLUTION REVISITED: Critique and alternatives* (Vol. 2). LONDON AND NEW YORK.
- Halirou, A. (2012). Le conflit frontalier Cameroun-Nigeria dans le lac Tchad : les enjeux de l'île de Darak, disputée et partagée. *Cultures & Conflits*, 72(Automne).
- Hancock, J. F. (2012). *Plant Evolution and the Origin of Crop Species*. doi:10.1079/9780851996851.0000
- Hanson, M. R. (1991). Plant Mitochondrial Mutations and Male-Sterility. *Annual Review of Genetics*, 25(7 1), 461–486. doi:10.1146/annurev.genet.25.1.461
- Harlan, J. R. (1971). Agricultural origins: centers and noncenters. *Science (New York, N.Y.)*. doi:10.1126/science.174.4008.468
- Haudry, A., Cenci, A., Ravel, C., Bataillon, T., Brunel, D., Poncet, C., ... David, J. (2007). Grinding up Wheat: A Massive Loss of Nucleotide Diversity Since Domestication. *Molecular Biology and Evolution*, 24(7), 1506–1517. doi:10.1093/molbev/msm077
- Herron, M. D., & Doebeili, M. (2013). Parallel evolutionary dynamics of adaptive

- diversification in *Escherichia coli*. *PLoS Biology*, 11(2), e1001490. doi:10.1371/journal.pbio.1001490
- Hogben, S. J., & Kirk-Greene, A. H. (1966). *The Emirates of Northern Nigeria: a preliminary survey of their historical traditions*. (O. U. Press., Ed.). . London (England).
- Hossard, L.; Lannou, C.; Papaix, J.; Monod, H.; Lo-pepler, E.; Souchere, V. . J. M. H. (2010). Quel déploiement spatio-temporel des variétés et des itinéraires techniques pour accroître la durabilité des résistances variétales? *Innovations Agronomiques*, 8, 15–33.
- ICRISAT. (1987). Proceedings of the International Pearl Millet Workshop 7-11.
- J. S. Kidd and Renee A. Kidd. (2006). *Agricultural versus Environmental Science : A GREEN REVOLUTION*. (Kidd J S & K. A. Renee, Eds.) (Vol. 33). USA: Plublishers, Chealsy house.
- Jarvis, D. I., & Hodgkin, T. (1999). Wild relatives and crop cultivars: detecting natural introgression and farmer selection of new genetic combinations in agroecosystems. *Molecular Ecology*, 8(s1), S159–S173. doi:10.1046/j.1365-294X.1999.00799.x
- Kanatti, A., Rai, K. N., Radhika, K., Govindaraj, M., & Sahrawat, K. L. (2014). Grain iron and zinc density in pearl millet : combining ability , heterosis and association with grain yield and grain size, 3(1), 1–12. doi:10.1186/2193-1801-3-763
- Keese, P. (2008). Risks from GMOs due to Horizontal Gene Transfer. *Environmental Biosafety Research*, 7(3), 123–149. Retrieved from <http://www.ebr-journal.org/10.1051/ebr:2008014>
- Kershen, D. (2004). Of straying crops and patent rights. *Washburn Law Journal*, 575(November), 575–610.
- Kevles, D. J. (2009). Nikolai Vavilov, martyr russe de la génétique. *La Recherche*, (428), 56.
- Kilian, B., Özkan, H., Kohl, J., von Haeseler, A., Barale, F., Deusch, O., ... Salamini, F. (2006). Haplotype structure at seven barley genes: relevance to gene pool bottlenecks, phylogeny of ear type and site of barley domestication. *Molecular Genetics and Genomics*, 276(3), 230–241. doi:10.1007/s00438-006-0136-6
- Kindiki, M. M., Onyango, A., & Kyalo, F. (2015). Effects of Processing on Nutritional and

Sensory Quality of Pearl Millet Flour, 42, 13–20.

Kindler, J., Warshall, P., Arnould, E. J., & Charles F Hutchinson. (1989). *Le bassin du lac Tchad: une Etude Diagnostique de la Degradation de l ' Environnement*.

Kohl, C., Frampton, G., Sweet, J., Spök, A., Haddaway, N. R., Wilhelm, R., ... Schiemann, J. (2015). Can systematic reviews inform GMo risk assessment and risk management? *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 3(August). doi:10.3389/fbioe.2015.00113

L'Hôte, Y., Mahé, G., Somé, B., & Triboulet, J. P. (2002). Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues. *Hydrological Sciences Journal*, 47(4), 563–572. doi:10.1080/02626660209492960

Labeyrie, V., Deu, M., Barnaud, A., Calatayud, C., Buiron, M., Wambugu, P., ... Leclerc, C. (2014). Influence of ethnolinguistic diversity on the sorghum genetic patterns in subsistence farming systems in Eastern Kenya. *PLoS ONE*, 9(3), e92178. doi:10.1371/journal.pone.0092178

Ladizinsky, G. (1998). *Plant Evolution under Domestication*. Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-94-011-4429-2

Lagadeuc, Y., & Chenorkian, R. (2009). Les systèmes socio-écologiques : vers une approche spatiale et temporelle. *Natures Sciences Sociétés*, 17(2), 194–196. doi:10.1051/nss/2009032

Lakis, G. (2012). *Dynamique évolutive de la durée du cycle de mil: effet des flux de gènes et des pratiques paysannes*.

Lakis, G., Navascués, M., Rekima, S., Simon, M., Remigereau, M. S., Leveugle, M., ... Robert, T. (2012). Evolution of neutral and flowering genes along pearl millet (*pennisetum glaucum*) domestication. *PLoS ONE*, 7(5). doi:10.1371/journal.pone.0036642

Lal, R., Reicosky, D. C., & Hanson, J. D. (2007). Evolution of the plow over 10,000 years and the rationale for no-till farming. *Soil and Tillage Research*, 93(1), 1–12. doi:10.1016/j.still.2006.11.004

Leclerc, C., & D'Eeckenbrugge, G. C. (2012, December 21). Social Organization of Crop

- Genetic Diversity. The $G \times E \times S$ Interaction Model. *Diversity*. doi:10.3390/d4010001
- Lefevre, F., & Charrier, A. (1993). Isozyme diversity within African Manihot germplasm. *Euphytica*, 66, 73–80.
- Levings, C. S. (1996). Infertility treatment: A nuclear restorer gene in maize. *Science*, 272, 1279–1280.
- Liu, J., Dietz, T., Carpenter, S. R., Alberti, M., Folke, C., Moran, E., ... Taylor, W. W. (2007). Complexity of coupled human and natural systems. *Science (New York, N.Y.)*, 317(5844), 1513–1516. doi:10.1126/science.1144004
- Luntumbue, M. (2014). La cblt et les défis sécuritaires du bassin du lac tchad. *Groupe de Recherche et D'information Sur La Paix et La Sécurité (GRIP)*, 14, 1–13.
- M C S Bantilan, & Joshi, P. K. (1998). Assessing Joint Research Impacts Proceedings of an International Workshop on Joint Impact Assessment of NARS/ICRISAT Technologies for the Semi-Arid Tropics 2-4. In M C S Bantilan P K Joshi (Ed.), *Workshop on Joint Impact Assessment of NARS/ICRISAT Technologies for the Semi-Arid Tropics 2-4* (p. 283). ICRISAT, Patancheru, India: ICRISAT International. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15003161>
- Manning, K., Pelling, R., Higham, T., Schwenniger, J. L., & Fuller, D. Q. (2011). 4500-Year old domesticated pearl millet (*Pennisetum glaucum*) from the Tilemsi Valley, Mali: New insights into an alternative cereal domestication pathway. *Journal of Archaeological Science*, 38(2), 312–322. doi:10.1016/j.jas.2010.09.007
- Mariac, C., Robert, T., Allinne, C., Remigereau, M. S., Luxereau, A., Tidjani, M., ... Sarr, A. (2006). Genetic diversity and gene flow among pearl millet crop/weed complex: A case study. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(6), 1003–1014. doi:10.1007/s00122-006-0360-9
- Mason, S. C., Manman, N., & Palé, S. (2015). Pearl Millet Production Practices in Semi-Arid West Africa: a Review. *Experimental Agriculture*, 51(04), 501–521. doi:10.1017/S0014479714000441
- Matuschke, I., & Qaim, M. (2008). Seed Market Privatisation and Farmers' Access to Crop Technologies: The Case of Hybrid Pearl Millet Adoption in India. *Journal of*

- Agricultural Economics*, 59(3), 498–515. doi:10.1111/j.1477-9552.2008.00159.x
- Matuschke, I., & Qaim, M. (2009). The impact of social networks on hybrid seed adoption in India. *Agricultural Economics*, 40(5), 493–505. doi:10.1111/j.1574-0862.2009.00393.x
- Meyer, R. S., & Purugganan, M. D. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14(12), 840–852. doi:10.1038/nrg3605
- Morjan, C. L., & Rieseberg, L. H. (2004). How species evolve collectively: Implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles. *Molecular Ecology*, 13(6), 1341–1356. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02164.x
- Mortimore, M. (1989). *Adapting to Drought: Farmers, Famines and Desertification in West Africa*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Mortimore, M. J., & Adams, W. M. (2001). Farmer adaptation, change and “crisis” in the Sahel. *Global Environmental Change*, 11(1), 49–57. doi:10.1016/S0959-3780(00)00044-3
- Neil Arya. (n.d.). Pesticides and human health. *Canadian Journal of Public Health*, 89, 81–82. Retrieved from <http://oem.bmj.com/cgi/doi/10.1136/oemed-2014-102454>
- Nelkin, D., Sands, P., & Stewart, R. B. (2000). The International Challenge of Genetically Modified Organism Regulation. *New York University Environmental Law Journal*, 8, 523–529.
- Nicholson, S. (2005). On the question of the “recovery” of the rains in the West African Sahel. *Journal of Arid Environments*, 63(3), 615–641. doi:10.1016/j.jaridenv.2005.03.004
- Nicholson, S. E. (1993). An overview of African rainfall fluctuations of the last decade. *Journal of Climate*, 6(7), 1463–1466.
- Nicholson, S. E., Tucker, C. J., & Ba, M. B. (1998). Desertification, Drought, and Surface Vegetation: An Example from the West African Sahel. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 79(5), 815–829. doi:10.1175/1520-0477
- Olivry, J., Chouret, A., Lemoalle, J., & Bricquet, J. (1996). *Hydrologie du lac Tchad*.

- ORSTOM, *Monogr. Hydrol., Paris, France* (Vol. 12). Retrieved from http://www.hydrosociences.fr/sierem/produits/biblio/Hydrologie_lac_tchad.pdf
- Orozco-Ramírez, Q., Ross-Ibarra, J., Santacruz-Varela, A., & Brush, S. (2016). Maize diversity associated with social origin and environmental variation in Southern Mexico. *Heredity*, (June 2015), 1–8. doi:10.1038/hdy.2016.10
- Otsuka, K., & Larson, D. F. (2013). *An African Green Revolution: Finding ways to Boost Productivity on Small Farms*. doi:10.1007/978-94-007-5760-8
- Oumar, I., Mariac, C., Pham, J. L., & Vigouroux, Y. (2008). Phylogeny and origin of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 117(4), 489–497. doi:10.1007/s00122-008-0793-4
- Ozer, A., & Ozer, P. (2005). Désertification au Sahel: Crise climatique ou anthropique? *Bulletin Des Séances de l'Académie Royale Des ...*, 51, 395–423. Retrieved from <http://orbi.ulg.ac.be/handle/2268/16053>
- Pannell, D. J., Llewellyn, R. S., & Corbeels, M. (2014). The farm-level economics of conservation agriculture for resource-poor farmers. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 187, 52–64. doi:10.1016/j.agee.2013.10.014
- Pardey, P. G., Koo, B., & Nottenburg, C. (2003). Creating, Protecting, and Using Crop Biotechnologies Worldwide in an Era of Intellectual Property. *MINN. J.L. Science and Technology*, 6(1), 213–254.
- Paterson, a H., Lin, Y. R., Li, Z., Schertz, K. F., Doebley, J. F., Pinson, S. R., ... Irvine, J. E. (1995). Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic Loci. *Science (New York, N.Y.)*, 269(5231), 1714–8. doi:10.1126/science.269.5231.1714
- Pautasso, M., Aistara, G., Barnaud, A., Caillon, S., Clouvel, P., Coomes, O. T., ... Tramontini, S. (2013). Seed exchange networks for agrobiodiversity conservation. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(1), 151–175. doi:10.1007/s13593-012-0089-6
- Pearse, A. (1977). Technology and Peasant Production: Reflections on a Global Study. *Development and Change*, 8(2), 125–159. doi:10.1111/j.1467-7660.1977.tb00734.x

- Perales, H. R., Benz, B. F., & Brush, S. B. (2005). Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(3), 949–954. doi:10.1073/pnas.0408701102
- Plucknett, D. L., Smith, N. J. H., Williams, J. T., & Anishetty, N. M. (1987). *Gene banks and the world's food*. (P. U. Press, Ed.). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Pokharia, A. K., Kharakwal, J. S., & Srivastava, A. (2014). Archaeobotanical evidence of millets in the Indian subcontinent with some observations on their role in the Indus civilization. *Journal of Archaeological Science*, 42(1), 442–455. doi:10.1016/j.jas.2013.11.029
- Prince, S. D., Wessels, K. J., Tucker, C. J., & Nicholson, S. E. (2007). Desertification in the Sahel: a reinterpretation of a reinterpretation. *Global Change Biology*, 13(7), 1308–1313. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01356.x
- Purugganan, M. D., & Fuller, D. Q. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 457(February), 843–848. doi:10.1038/nature07895
- Qi, X., Liu, Y., Vigueira, C. C., Young, N. D., Caicedo, A. L., Jia, Y., ... Olsen, K. M. (2015). More than one way to evolve a weed: parallel evolution of US weedy rice through independent genetic mechanisms. *Molecular Ecology*, 24(13), 3329–3344. doi:10.1111/mec.13256
- R Van den Bosch. (1989). *The pesticide conspiracy*. (U. of C. Press., Ed.).
- Reddy, K. C., Visser, P., & Buckner, P. (1992). Pearl millet and cowpea yields in sole and intercrop systems, and their after-effects on soil and crop productivity. *Field Crops Research*, 28(4), 315–326. doi:10.1016/0378-4290(92)90017-4
- Reij, C. P., & Smaling, E. M. A. (2008). Analyzing successes in agriculture and land management in Sub-Saharan Africa: Is macro-level gloom obscuring positive micro-level change? *Land Use Policy*, 25(3), 410–420. doi:10.1016/j.landusepol.2007.10.001
- Remigereau, M.-S., Lakis, G., Rekima, S., Leveugle, M., Fontaine, M. C., Langin, T., ... Robert, T. (2011). Cereal Domestication and Evolution of Branching: Evidence for Soft Selection in the Tb1 Orthologue of Pearl Millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.). *PLoS ONE*, 6(7), e22404. doi:10.1371/journal.pone.0022404

- RK. Maiti and FR Binding. (1981). Growth and developpement of pearl millet plant. *ICRISAT,Rech. Bulletin, Num 6*.
- Robert, T., Mariac, C., Allinne, C., & et al. (2005). Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* spp. *glaucum*) au Sud-Niger. In *Colloque National du BRG: Un Dialogue pour la Diversité Génétique*. Lyon.
- Robinson, R. W., McCreight, J. D., & Ryder, E. J. (1983). The Genes of Lettuce and Closely Related Species. In *Plant Breeding Reviews* (pp. 267–293). Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4684-8896-8_9
- Roudier, P., Sultan, B., Quirion, P., & Berg, A. (2011). The impact of future climate change on West African crop yields: What does the recent literature say? *Global Environmental Change*, 21(3), 1073–1083. doi:10.1016/j.gloenvcha.2011.04.007
- Smale, M., Reynolds, M. P., Warburton, M., Skovmand, B., Trethowan, R., Singh, R. P., ... Crossa, J. (2002). Dimensions of diversity in modern spring bread wheat in developing countries from 1965. *Crop Science*, 42(6), 1766–1779. doi:10.2135/cropsci2002.1766
- Smith, B. D. (2001). Documenting plant domestication: the consilience of biological and archaeological approaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(4), 1324–1326. doi:10.1073/pnas.98.4.1324
- Soetan, K. O., Olaiya, C. O., & Oyewole, O. E. (2010). The importance of mineral elements for humans , domestic animals and plants : A review. *African Journal of Food Science*, 4(May), 200–222.
- Sultan, B., Guan, K., Kouressy, M., Biasutti, M., Piani, C., Hammer, G. L., ... Lobell, D. B. (2014). Robust features of future climate change impacts on sorghum yields in West Africa. *Environmental Research Letters*, 9(10), 104006. doi:10.1088/1748-9326/9/10/104006
- Tanksley, S. D. (1997). Seed Banks and Molecular Maps: Unlocking Genetic Potential from the Wild. *Science*, 277(5329), 1063–1066. doi:10.1126/science.277.5329.1063
- Thomas, M., Demeulenaere, E., Dawson, J. C., Khan, A. R., Galic, N., Jouanne-Pin, S., ... Goldringer, I. (2012). On-farm dynamic management of genetic diversity: The impact of

- seed diffusions and seed saving practices on a population-variety of bread wheat. *Evolutionary Applications*, 5(8), 779–795. doi:10.1111/j.1752-4571.2012.00257.x
- Tostain, S. (1992). Enzyme diversity in Wild pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 83(6-7), 733–742. doi:10.1007/BF00226692
- Tostain, S. (1998). Le mil, une longue histoire: hypothèses sur sa domestication et ses migrations. In Karthala (Ed.), *In Plantes et Paysages D'Afrique* (Chastenet .). Paris-France.
- Tostain, S., & Marchais, L. (1988). Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) : Africa and India. *Theoretical and Applied Genetics*, 77(5), 634–640. doi:10.1007/BF00261235
- Vadez, V., Hash, T., Bidinger, F. R., & Kholova, J. (2012). II.1.5 Phenotyping pearl millet for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 3 OCT. doi:10.3389/fphys.2012.00386
- Van Der Plank, J. E. (1946). Origin of the First European Potatoes and Their Reaction to Length of Day. *Nature*, 157(3990), 503–505. doi:10.1038/157503a0
- Veillerette, F., & Nicolino, F. (2007). *Pesticides, révélation sur un scandale français*. (F. Editions., Ed.). Fayard Editions.
- Vigouroux, Y., Mariac, C., de Mita, S., Pham, J. L., Gérard, B., Kapran, I., ... Bezançon, G. (2011). Selection for earlier flowering crop associated with climatic variations in the Sahel. *PLoS ONE*, 6(5), e19563. doi:10.1371/journal.pone.0019563
- Vom Brocke, K., Weltzien, E., Christinck, A., Presterl, T., & Geiger, H. H. (2003). Effects of farmers' seed management on performance and adaptation of pearl millet in Rajasthan, India. *Euphytica*, 130(2), 267–280. doi:10.1023/A:1022830925717
- Whitt, S. R., Wilson, L. M., Tenaillon, M. I., Gaut, B. S., & Buckler, E. S. (2002). Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20), 12959–12962. doi:10.1073/pnas.202476999
- Widmer, A., Lexer, C., & Cozzolino, S. (2009). Evolution of reproductive isolation in plants. *Heredity*, 102(1), 31–38. doi:10.1038/hdy.2008.69

CHAPITRE I

**Structure génétique du mil et
diversité culturelle dans le
bassin du lac Tchad (article
soumis à Heredity le 22 avril
2016)**

Unexpected pattern of pearl millet genetic diversity among ethno-linguistic groups in the Lake Chad basin

Naino Jika A K^{1,2*}, Dussert Y^{1,3}, Raimond C⁴, Garine E⁵, Luxereau A⁶, Takvorian N^{1,7}, Sidikou Djermakoye R⁸, Adam T², Robert T^{1,7}

¹ Ecologie, Systématique et Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400, Orsay, France

² Faculté d'agronomie, Université Abdou Moumouni, Niamey, Niger

³ Current address: SAVE, Bordeaux Sciences Agro, INRA, 33140 Villenave d'Ornon, France

⁴ CNRS, UMR 8586 Prodig, 75005 Paris

⁵ Département d'Anthropologie, Université de Paris Ouest, 92000, Nanterre

⁶ UMR 7206 CNRS-Paris Diderot, MNHN, 75005, Paris

⁷ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris06, IFD, 75252 Paris Cedex 05, France

⁸ Faculté des Sciences, Université Abdou Moumouni, Niamey, Niger

* : corresponding author Ecologie, Systématique et Evolution, Université Paris-Sud, Bâtiment 360, 91405, Orsay, France ; kader.naino@u-psud.fr

Running title: Pearl millet genetic structure and ethno-linguistic diversity

RESUME :

ABSTRACT

INTRODUCTION

Description of the study site and sampling strategy

Sampling strategy and plant material

Molecular analysis

Data analysis

RESULTS

Distribution of within-population genetic diversity across the Lake Chad basin

Pattern of pearl millet population genetic structure: contribution of geographical, taxonomical and social factors

DISCUSSION

Local landrace and genetic diversity in pearl millet

Social boundaries to seed flow in pearl millet in Sahel ?

Ancient historical processes and population genetic structure in the Lake Chad basin

Rainfall gradient and pearl millet genetic diversity

ACKNOWLEDGEMENTS

REFERENCES

TITLES AND LEGENDS TO FIGURES

FIGURES

TABLES

Supporting material

RESUME :

Nous avons testé l'hypothèse d'un lien entre la structure génétique des populations de mil dans le bassin du lac Tchad et l'organisation socio-culturelle (groupes ethnolinguistiques) des agriculteurs qui le cultivent.

La variabilité génétique du mil a été évaluée avec 17 marqueurs microsatellites dans 69 populations représentant 27 variétés locales échantillonnées au sein de dix groupes ethnolinguistiques différents.

Les résultats montrent que la classification, par les agriculteurs, des populations de mil en variétés locales nommées et reconnues, ne peut pas généralement être utilisée comme proxy pour la différenciation génétique confirmant à une échelle régionale ce qui a été précédemment montré à une échelle plus restreinte. En outre, la diversité ethnolinguistique des agriculteurs, plutôt que la distance spatiale, est clairement associée à la différenciation génétique des populations de mil, au moins dans la partie ouest du lac Tchad.

Ce résultat suggère que les préférences des agriculteurs pour leurs propres variétés (variétés locales qu'ils disent avoir héritées de leurs ancêtres), limitent les échanges de semences entre groupes ethnolinguistiques dans la partie ouest du lac Tchad. Les patrons différents que nous observons à l'ouest du lac Tchad d'une part, et à l'est d'autre part Tchad, suggèrent une plus grande circulation des semences de mil entre les groupes ethnolinguistiques qui sont plus nombreux, spatialement entremêlés et, pour certains d'entre eux, plus enclins à l'exogamie à l'est du lac. Ces résultats permettent de poser l'hypothèse selon laquelle la dimension des aires matrimoniales serait un facteur majeur dans la dispersion « efficace » des semences de mil au sein des territoires ruraux.

Enfin, d'autres facteurs historiques et socio-culturels qui peuvent contribuer à l'organisation spatiale de la diversité génétique, en particulier la valeur symbolique du mil dans les sociétés des deux côtés du lac Tchad, sont discutés.

Mots clés: mil; flux de gènes; échanges de semences; ressources génétiques; diversité ethnolinguistique; Bassin du Lac Tchad.

ABSTRACT

We investigated the relationship between the genetic structure of pearl millet landraces in the Lake Chad basin and the ethno-linguistic groups to which farmers belong. Pearl millet genetic diversity was assessed with 17 microsatellite markers on 69 populations representing overall 27 landraces collected in ten different ethno-linguistic groups.

Our data confirmed at a regional scale what was previously shown at smaller scales, i.e. the classification by local farmers of pearl millet populations into named and recognized landraces could not be used, in general, as a proxy for population genetic differentiation in this species. Also, ethno-linguistic diversity of farmers, rather than spatial distance, is clearly associated with genetic differentiation of pearl millet populations, at least in the western side of the Lake Chad.

This result suggests that preferences claimed by farmers for their own landraces (i.e. landraces that are presented to have been grown by their ancestors), may limit seed exchanges between ethno-linguistic groups in the western side of the Lake Chad, and thus genetic admixture. The different pattern found in the eastern side of the Lake Chad could be explained by a larger circulation of pearl millet seeds between ethno-linguistic groups which are less numerous, spatially intermixed and, for some of them, more prone to exogamy. Other historical and socio-cultural factors which may contribute to the observed patterns of diversity, especially the symbolic value of pearl millet in societies in both sides of the Lake Chad, are discussed.

Key words: *pearl millet; gene flow; seeds exchanges; genetic resources; ethnolinguistic diversity; Lake Chad Basin.*

INTRODUCTION

Small-holder farming systems have long been recognized as crop genetic resource diversity hot spots, where crop evolution and varietal innovations have regularly occurred since the beginning of domestication, a few millennia ago. Genetic resources are still very efficiently maintained in these farming systems for many crop species (Jarvis *et al.*, 2008), despite the claim that they are threatened in many developing areas including crop diversity centres (Dhillon *et al* 2004).

Local landraces still contribute strongly to food security of rural populations and to the resilience of farming systems (Jarvis *et al.*, 2008; Sahri *et al.*, 2014). Species and varietal diversities in small-holder farming systems are valuable for coping with environmental variability and for specific usages (Altieri, 2004). Farmers also maintain diversity in their fields because of aesthetic or cultural preferences (Bunting, 1990). Consequently, the role of farmers in developing and maintaining genetic resources and the huge importance of on-farm conservation have been widely acknowledged and the role of farmers' social organization for *in situ* conservation strategies has already been emphasized (Altieri and Merrick, 1987). However, there are as yet no general guidelines for designing concrete strategies for on-farm conservation of genetic resources. One reason is a general lack of knowledge concerning the biogeography of genetic resources and of the processes that underlie it at different geographical scales. Moreover, the current patterns of genetic diversity across agricultural landscapes are the product of past and more recent evolutionary processes, the effects of which are difficult to untangle.

Among these processes, seed flow has a major effect on the dynamics of genetic diversity and agro-biodiversity conservation (Pressoir and Berthaud, 2004; Samberg *et al.*, 2013; Sahri *et al.*, 2014). Seed exchanges are of major importance for the resilience of farming systems which may rely on the ability of farmers to obtain seeds during shortage periods (Almekinders *et al.*, 1994). Leclerc and Coppens (2012) have suggested that crop population genetic structures could reflect farmers' social organizations. Indeed, social organizations strongly influence the transmission of knowledge and uses about landraces and the way seeds are inherited between generations and seed exchange networks are embedded in social relationships (McGuire, 2008 ; Wencélius and Garine, 2014). The typology of seed exchange networks also strongly influences the structure of intra-varietal genetic variability and may impact the distribution and maintenance of varieties in farmer communities (Barbillon *et al.*,

2015). Thus, social boundaries can limit the circulation of landraces, and therefore gene flow, between farmers belonging to different social entities.

A few recent studies have focused on the effect of social factors, and in particular ethno-linguistic differentiation, on the genetic diversity in several crops, and have brought concrete arguments in favour of the proposal of Leclerc and Coppens (2012). Delêtre *et al.* (2011) have shown a strong coincidence between ethno-linguistic boundaries and genetic discontinuities for cassava at the regional scale in Gabon. Westegen *et al.* (2014) have shown that, at the African continental scale, the population genetic structure of sorghum landraces coincided with the main languages families. Labeyrie *et al.* (2014), in a study within a small-scaled contact zone between three ethno-linguistic groups on the slope of Mount Kenya, suggested that sorghum seed exchanges are limited for local landraces but not for improved varieties. However, comparing the results of these studies is not straightforward as they deal with very different geographical scales, time span and definitions of social groups. In addition, these studies have examined mainly selfing or vegetatively propagated crops, for which the contribution of pollen flow to gene dispersal among populations is expected to play a much smaller role than seed or propagule exchanges. To our knowledge, only a very few convincing examples of correspondence between genetic structure of outcrossing crops and ethno-linguistic diversity has been reported. Peralès *et al.* (2005) have shown that maize landraces grown by two adjacent ethno-linguistic groups in southern Mexico were differentiated for some morpho-phenological traits but not for isoenzyme polymorphism, emphasizing the role of farmers' local selection influenced by differences in cultural traits. However, Orozco-Ramírez *et al.* (2016) have shown in four villages of southern-Mexico, that maize landraces genetic structure is primarily determined by differentiation between ethno-linguistic groups rather than environmental factors. This observation was in agreement with the fact that most seed exchanges between villages involved partners of the same group. More in-depth studies are therefore needed to test for relationship between population genetic structure and social boundaries to seed flow in outcrossing crops.

Pearl millet, a strongly outcrossing cereal mostly cultivated in Africa and India, is the staple crop for several ethno-linguistic groups, especially in the semi-arid areas of Sahel where it was probably domesticated (see Dussert *et al.* 2015, for a short review on pearl millet domestication). Pearl millet is grown during the rainy seasons, often under harsh conditions. Dussert *et al.* (2015) have recently shown that the genetic diversity of domesticated populations is mainly structured along a west/east axis in the Sahelian region. However, their

sampling did not allow them to test whether geographical limits of genetic clusters corresponded to boundaries between ethno-linguistic areas. In this study, we investigated the genetic diversity of local landrace populations of pearl millet grown by several ethno-linguistic groups using an ad hoc and much denser sampling in a restricted area, the Lake Chad basin in Africa. We discuss why social factors may explain the observed population genetic structure.

MATERIAL AND METHODS

Description of the study site and sampling strategy

We studied pearl millet landrace populations sampled in the Lake Chad basin (Figure 1), a region which can be divided in three climatic areas, from Sahelian and Sahelo-sudanian (between 200 mm and 700 mm of annual rainfall) to Sudanian area (between 700 and 1 200 mm). This area displays a high landrace diversity and has been proposed to be a secondary diversification centre of domesticated pearl millet, and a putative area of origin for late-flowering landraces (Tostain, 1998). Small-holder subsistence farming, using mainly local landraces, is the dominant mode of production in this region. Pearl millet is the main crop in the western side of the lake as well as in the Sahelian part of Chad, whereas sorghum is nowadays the most important cereal in northern Cameroon and in the Sudanian part of Chad.

Ethnic diversity is high in this area, being the convergence zone of three main phyla of African languages (Nilo-Saharan, Afro-Asiatic and Niger-Congo). In the western part of the Lake Chad three main ethno-linguistic groups are found: the Zarma-Songhay-speaking people around the Niger River in Niger and northern Benin, the Hausa-speaking people in southern central Niger and northern Nigeria, the Kanuri-speaking people in eastern Niger and north-eastern Nigeria. These three groups are distributed along a longitudinal west-east axis, nearly orthogonal to the isohyets distribution. Zarma-Songhay and Kanuri languages belong to the Nilo-Saharan family, and Hausa people speak an Afro-Asiatic language. In farms where we sampled, all farmers belonged to the ethno-linguistic group which predominates in the corresponding socio-cultural area (Figure 1 and Table 1). However, we also sampled in villages along the contact zone between the Zarma-Songhay and the Hausa ethno-linguistic areas. In this zone fields of Zarma-Songhay and Hausa farmers are often located close to each other. In the remainder of the paper, we will refer to this zone as the social mixing area. We also sampled in one Hausa village (Kilakina) located in the mixing area between Hausa and Kanuri people (Table 1).

In the eastern part of the lake, our sampling area included five different ethno-linguistic groups (cf. figure 1) which are only a subsample of the huge ethno-linguistic diversity of this region. Our sample includes: Kotoko, Massa and Arab people speaking Afro-Asiatic languages, Tupuri people speaking a Niger-Congo language, Bilala (or Boulala), Ngambaye and Sara people, whose languages belong to the Nilo-Saharan family. It is important to consider that ethno-linguistic groups living in this eastern part of the lake consist of only a few hundreds of thousands people while in the other side, Zarma-Songhay, Hausa and Kanuri are each several millions or dozens of millions (www.ethnologue.com). These ethno-linguistic groups form local states which were often made up of local people and other people that have immigrated at different times. Until now, families or lineage segments can move to join established villages, even out of their own linguistic group.

Sampling strategy and plant material

Our sampling strategy only included local landraces. Landrace identification was based on information given by farmers, who recognize varieties on the basis of inflorescence shape and seed size and colour. For each landrace, seed sampling was carried out on inflorescences identified by farmers as potential seed sources for the following year sowing. Seeds were collected by removing an apical fragment (about 15 cm long) from each of 15 inflorescences selected by farmers. However, in some cases, it was possible to collect only bulk seed samples. We will refer to each seed sample as a population (a landrace cultivated by a specific farmer in a given village) in the rest of the article.

In each village, anthropological inquiries were conducted on farmers' practices, on criteria used for landrace recognition and on landrace characteristics (origin of seeds, agronomic qualities, cycle length, culinary uses and preferences).

In most Zarma-Songhay and Hausa villages, farmers grow both early and late-flowering landraces for agronomical reasons (De Rouw, 2004), but also for culinary purposes as shown by our inquiries. In general, farmers say that these two types of landraces are harvested at least one month apart. Late and early-flowering landraces were therefore sampled from farmers growing both types and when seeds were available (Table 1).

Overall, our sample comprised 69 populations (40 early- and 29 late-flowering types), representing 27 landraces collected in 48 villages (Table 1). Our sample was not totally exhaustive but included the most common landraces grown by each ethno-linguistic group.

Most farmers prefer to grow their own landraces, considering them to be well adapted to their soils and climate. The landraces grown by the different ethno-linguistic groups bear different names (Table 1).

Molecular analysis

Microsatellite genotyping

Seedlings were grown in a greenhouse. DNA extractions were performed on young leaves using the Nucleo Spin 96 Plant II kit (Macherey–Nagel).

We used 20 microsatellite markers well distributed on the pearl millet genetic map (Table 2), using an average of 24 individuals per population. PCR multiplexes and conditions used for genotyping are described in Dussert *et al.* (2015), and in Lakis *et al.* (2012) respectively. We also used available data for eight populations already genotyped by Dussert *et al.* (2015). Precise sizing of the PCR products was performed on an ABI 3130xl Genetic Analyzer sequencer at the INRA Research Unit Génétique, Diversité et Ecophysiologie des Céréales (UMR 1095), Gentyane platform, at Clermont-Ferrand. Alleles were scored using GENEMAPPER software (Version 4.0). The genotype scoring was checked visually for every individual and corrected when necessary. Three markers that gave ambiguous results (ctm08, PSMP 2248, PSMP2249) were removed, leaving 17 microsatellite markers for our study. Genetic diversity analyses were based on a total sample of 1689 individuals.

Data analysis

Genetic diversity

Population polymorphism was assessed by estimating the allelic richness (A_r) using the FSTAT v2.9.3 software (Goudet, 2001), and the observed (H_o) and unbiased expected heterozygosity (H_e), for each locus in each population using the software GENETIX v4.05.2 (Belkhir *et al.* 2004). F_{IS} values for each population were estimated using GENETIX. The 95% confidence interval (95% CI) was computed on the basis of 1 000 bootstraps, and departure from Hardy–Weinberg expectations was tested by 1 000 permutations for each locus. Pairwise F_{ST} values between all pairs of populations and overall F_{ST} values were also estimated using GENETIX, and their significance was tested by 10 000 permutations of individuals among populations using GENETIX.

Differences of genetic diversity indices among pearl millet populations were tested using Kruskal-Wallis non-parametric analysis of variance and a *post-hoc* multiple comparison using Wilcoxon rank sum test adjusted by a sequential Bonferroni correction (Holm 1979) implemented in the R software (R Development Core Team, 2010). The correlation between each diversity indice and the latitudinal coordinate of each sample location was tested by using the non-parametric Spearman correlation coefficient.

Genetic structure of pearl millet populations

Population genetic distances were assessed on the basis of the Cavalli-Sforza and Edwards genetic distance (Cavalli-Sforza and Edwards, 1967) and was represented by a neighbour-joining tree built using the POWERMAKER software (Liu and Muse, 2005). Robustness of nodes were assessed on the basis of 10 000 bootstraps.

Analyses of molecular variance (AMOVA), carried out with the software ARLEQUIN v3.5.1.2 (Excoffier and Lischer, 2010), were used to estimate population differentiation at different hierarchical classification levels (among ethno-linguistic groups, among landraces, and between early and late-flowering landraces). Groups with only one population (Kotoko, Bilala, Tupuri and Ngambay) were excluded from these analyses. Significance of F-statistics estimators was assessed using 10 000 permutations.

Isolation by distance was tested in the whole sample and separately for the samples from the western and eastern sides of the Lake Chad. A simple linear regression of $F_{ST} / (1-F_{ST})$ values by the logarithm of geographical distances was carried out, as proposed by Rousset (1997). The statistical relationship between the genetic distance matrix and the geographical distance matrix was tested using the Spearman rank correlation coefficient (10 000 permutations) using the software GENEPOP v4.0.1 (Raymond and Rousset, 1995).

The population genetic structure was further characterized using the Bayesian clustering method implemented in the software TESS v2.3.1 (Durand *et al.*, 2009). The algorithm of TESS partitions individual multi-locus genotypes into K clusters that minimize departure from Hardy–Weinberg proportions and linkage disequilibrium within each cluster while taking into account possible isolation by distance or clines (Durand *et al.* 2009). Two analyses, one carried out on the whole data set and the second on populations from the Hausa and Zarma-Songhay areas only, were done as following: we used the conditional autoregressive (CAR) admixture model (linear trend surface, spatial parameter initially set to

the default value 0.6 and subsequently updated), with K ranging from 2 to 10 (10 replicates of 3.10^4 burn-in iterations followed by 7.10^4 iterations for each value of K). Results obtained with the different K values were compared using the deviation information criterion (DIC). For the optimal number of K found in the analysis carried out on the whole data set, 100 additional replicates were carried out, to assess if there were multiple solutions. We used the CLUMPP v1.1.2 software (Jakobsson and Rosenberg, 2007) to compute a symmetrical similarity coefficient between the different replicates (*greedy* algorithm, 100 random input sequences, G' statistic), to identify the existence of distinct solutions across replicates. Graphical displays of the individual assignment probabilities were generated using the software DISTRUCT v1.1 (Rosenberg, 2004).

RESULTS

Distribution of within-population genetic diversity across the Lake Chad basin

Allelic richness (A_r) and expected heterozygosity ranged from 2.6 to 4 (mean of 3.4) and from 0.4 to 0.6 (mean of 0.5), respectively (Supplementary Table 1). The mean intra-population expected heterozygosity was very similar to values found by Lakis *et al.* (2012) in four villages of south-west Niger and by Dussert *et al.* (2015) at a continental scale. Most populations displayed a mean heterozygosity deficit which has already been noticed by several authors (Lakis *et al.*, 2012; Dussert *et al.*, 2013). However, the mean deviation from Hardy-Weinberg expectations was very variable among populations, with a mean F_{IS} varying from -0.21 to 0.24 (mean of 0.08). All the within population genetic diversity indices were very similar among the ethno-linguistic groups (Supplementary Table 2).

Because isohyets in this region roughly follow the latitude, we tested for a correlation between genetic diversity indices and latitude at the population level. Indeed, water availability is a strong constraint for agriculture in the northern Sahel, leading to recurrent seed shortages. This may have consequences on effective population sizes and thus on the genetic diversity of populations from the northern less rainy areas. No significant correlations were found between latitudes and allelic richness ($\rho = 0.1$, $n = 69$, $P = 0.3999$) or expected heterozygosity ($\rho = 0.078$, $n = 69$, $P = 0.52$).

Local landraces were highly polymorphic, with very high within-populations genetic diversity and significant genetic differentiation among populations of the same landraces. This is demonstrated by both the distribution of populations belonging to the same landraces on the genetic distance-based tree (Figure 2) and by the results of the AMOVA (Table 3). The

varieties Moro and Buduma from Kanuri farmers, which were grouped together, were exceptions to this trend.

The within-population genetic diversities of early versus late-flowering landraces could be compared in the Zarma-Songhay and Hausa groups where both types of pearl millet are cultivated. In the Hausa group, early populations displayed significantly higher values of allelic richness (mean of 3.44 versus 3.12 ; Kruskal-Wallis chi-square = 9.5965, $n=37$, $P = 0.0019$) and expected heterozygosity (mean of 0.54 versus 0.50 ; Kruskal-Wallis chi-square = 6.3203, $n=37$, $P = 0.0119$) than did late populations, though the differences were small. No significant differences of genetic diversity were found between the two varietal types in the Zarma-Songhay group.

Pattern of pearl millet population genetic structure: contribution of geographical, taxonomical and social factors

The genetic diversity in the Lake Chad basin did not show a significant isolation by distance pattern (IBD) either for the whole sample ($P = 0.531$) or for the late-flowering landraces ($P = 0.198$) from the western side of the lake. The genetic distance based tree (Figure 2) showed a clear separation between populations sampled in the eastern and western sides of the lake (bootstrap value = 0.684). This differentiation level between pearl millet populations collected from the two sides of the Lake Chad was confirmed by the significant F_{ST} between the two groups of populations ($F_{ST} = 0.057$, 95% CI= [0.027-0.091]) and by the Bayesian clustering analysis (Figure 3). This analysis provided a more comprehensive view of the pattern of pearl millet genetic diversity and admixture in the Lake Chad basin (Figure 3). Though the DIC curve did not strictly reach a plateau, it showed only small decreases in DIC value when increasing K (number of genetic clusters) above six (Supplementary Figure 1). In addition, when K was greater than six, solutions proposed by TESS systematically included empty clusters, so that the observed genetic structure was very similar to solutions obtained for $K=6$. We therefore focused on solutions obtained for $K=6$. Among the 100 runs carried out for $K=6$, we found five solutions (named A to E) (Figure 3). The solution A was the most likely (40%), the four others being in very similar proportions (between 12 to 17%).

All solutions showed that, in the western side of the lake, assignments of populations sampled in the same ethno-linguistic group to genetic clusters were very similar, and thus, a generally good correspondence between geographic distributions of genetic clusters and ethno-linguistic

groups (Figure 3). Landraces sampled in the Kanuri area in Niger (7 populations in our sample) represent a specific genetic cluster even though individuals from these populations were partially assigned (with membership coefficients varying widely depending on the solution) to the same cluster as some southern Hausa populations (in Nigeria). It is noticeable that the population sampled in the Hausa Nigerien village located in the Hausa and Kanuri social mixing area displayed an assignment pattern strongly similar to the other Hausa populations from Niger. Within the eastern side of the lake, there was a clear differentiation between the north and the south of the sampling area: populations from Cameroon and southern Chad on one side and populations from near the Lake Chad on the other side showed different cluster assignment. In all solutions, Chadian population from near the lake showed high admixture levels with the genetic cluster specific of Cameroon and southern Chad and with genetic clusters found in the Kanuri area (western side of the Lake Chad) except in solution E.

In the major solution (solution A), comparison of individuals assignment value (Q value) showed significant difference between populations sampled in Hausa and Zarma-Songhay groups (Supplementary Table 3). Yet, in solutions C and D, the Zarma-Songhay pearl millet populations showed partial assignment to a cluster (light-blue colour) specific of this region (Figure 3). For this reason, and because the overall genetic structure can interfere with more local population structure, we carried out a Bayesian clustering analysis only on Hausa and Zarma-Songhay populations (ten runs). The best solution was obtained for $K=4$ ($K>4$ gave empty clusters) and very similar patterns of population classification in the different genetic clusters were obtained in nine out of the ten runs performed. We found a clear difference of population assignments between the two ethno-linguistic groups (Figure 4). This confirmed that geographical delimitation of genetic clusters coincided well with boundaries between ethno-linguistic areas, even in this most western part of Niger. There was also a marked difference in assignment to genetic clusters between northern and southern populations within the Zarma-Songhay and the Hausa areas. It was also noticeable that high admixture levels were observed in populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa social mixing area. Altogether, we found significant, albeit low, genetic differentiation among pearl millet populations grown by the different ethno-linguistic groups ($F_{CT} = 0.030$, $P < 10^{-4}$). The among-population within ethno-linguistic group's variance and the within-population variance explained respectively the remaining 8.82% and 87.75% of the total genetic diversity.

The clustering analysis grouped some populations of different landraces from the same or neighbouring villages as being more similar than populations of the same landrace grown in distant villages (Figure 2 and Figure 3). In particular, there was no clustering of landraces according to their cycle-length (early versus late-flowering). A detailed analysis of samples belonging to early and late-flowering landraces grown by Zarma-Songhay and Hausa farmers only showed a significant albeit very low differentiation between those two gene pools ($F_{ct} = 0.007$, $P < 10^{-4}$). In addition, the analysis of the membership assignment for the most probable solution (A) showed significant differences between the early and late-flowering landraces for all genetic clusters (Supplementary Table 4). Finally, couples of early and late landraces sampled in same villages of the Zarma-Songhay and the Hausa areas displayed higher genetic similarities in northern areas than in southern ones (Figure 4).

DISCUSSION

Local landrace and genetic diversity in pearl millet

Most genetic diversity of pearl millet in the Lake Chad basin was found within populations rather than among landraces or ethno-linguistic groups, similar to previous observations at several geographical scales and in different studied zones in Africa (Busso *et al.*, 2000, Alline *et al.*, 2008, Dussert *et al.*, 2015; Labeyrie *et al.*, com. pers.). Contrarily to this and other recent studies (Dussert *et al.* 2013, 2015), some authors (e.g. Sehgal *et al.* 2015) found no geographic genetic structure for pearl millet. These latter results are likely due to the use of inbred lines derived from various sources (landraces, cultivars and breeding lines) instead of landraces directly obtained from farmers' fields.

Genetic similarities were often higher between landraces sampled in the same village than between populations of the same landrace collected in different villages. This was especially observed in the western side of the lake and when comparing landrace populations sampled in the same ethno-linguistic group. This result is fully in agreement with those of Busso *et al.* (2000) in Nigeria, and of Allinne *et al.* (2008) in south-western Niger. Farming practices have been invoked to explain this pattern. Farmers usually grow landraces having approximately the same cycle-length in the same field, mixing seeds from those landraces, a practice that promotes cross-fertilisation among landraces (Busso *et al.*, 2000) as is known in other outcrossing crops, e.g. maize (Pressoir and Berthaud, 2004). It is however noteworthy that despite this gene flow, farmers are still able to recognize and maintain landraces with distinct phenotypes, presumably by selecting target phenotypic traits when choosing seeds for the

following generation. This system associating gene flow and disruptive selection is obviously very efficient in maintaining high genetic diversity levels within pearl millet landraces a factor that may explain their strong resilience despite severe droughts experienced in last decades in Sahel (Bezançon *et al.*, 2009).

We found only very low, albeit significant genetic differentiation between early and late-flowering varieties, the F_{CT} value (0.007) being very close to that found by Dussert *et al.* (2015) at the continental scale. Lakis *et al.* (2012), in a study carried out in the Zarma-Songhay area in Niger, have shown pollen flow to occur between early and late landraces. This interpretation is supported by the higher genetic similarity between couples of early and late landraces in northern than in southern villages we observed in both the Zarma-Songhay and Hausa areas. Indeed, rainfall variability is stronger in northern regions, which are more prone to suffer delays in the onset of the rainy season, than in southern ones.

Social boundaries to seed flow in pearl millet in Sahel ?

The observed population genetic structure showed no IBD pattern across the whole studied area. We found six genetic clusters which are clearly geographically delineated.

In the western side of the Lake Chad, the spatial limits of genetic clusters coincided astonishingly well with boundaries between ethno-linguistic areas. This trend was much less clear for the eastern side of the lake, but the very high number of ethno-linguistic groups and their high spatial mixing in this area as well as our sampling scheme did not allow us to test accurately for such a correspondence.

To our knowledge, our data are the first convincing demonstration for pearl millet particularly, and one of the first for an outcrossing crop species in general of a clear relationship between spatial limits of genetic clusters defined on the basis of molecular neutral polymorphism and boundaries between cultural entities. In particular, our result contrasts sharply with those from Labeyrie *et al.* (submitted) in a comparative approach between pearl millet and sorghum population genetic structure on Mount Kenya slopes. These authors failed to show any genetic structure for pearl millet, contrarily to sorghum, despite sampling from six different ethno-linguistic neighbouring groups. The authors interpreted this result as the consequence of gene flow through both pollen dissemination and seed exchanges across the whole studied area. Recently, in maize Orozco-Ramírez *et al.* (2016) brought convincing evidence of a causal relationship between cultural differentiation of two different

neighbouring communities in Mexico and genetic differentiation for microsatellite markers among maize populations they grow. They argue lack of seed flow between the different communities would be the factor explaining this result. The relationship we observed between ethno-linguistic areas and delimitation of genetic clusters in the western side of the Lake Chad basin where pearl millet is still the main crop for Zarma-Songhay, Hausa and Kanuri farmers, was rather unexpected, because several factors could have promoted gene flow between populations on large distances across the whole area. Firstly, the presence of domesticated pearl millet in the Lake Chad basin is very ancient and this region has a long history of human migration (Černý *et al.*, 2007). It was also the heart of ancient empires and has a long history of trade (Hodgben and Kirk-Greene, 1966). This situation should have given opportunities for circulation of plants and among others pearl millet seeds for ages. Secondly, the density of pearl millet fields has been strongly increasing (Ozer *et al.* 2010), such that the areas sown with the different landraces approach each other and even overlap. This could favour pollen flow, and thus gene flow among landraces, even between those grown by different ethno-linguistic groups. It seems very unlikely that environmental factors may have driven, through selection, differentiation between pearl millet populations grown in these three ethno-linguistic areas because the main environmental gradient, the rainfall level, is orthogonal to their geographical distribution. Soil fertility is also an important ecological factor, but variations are observed at very small scales, often at the field level. Rather, our results emphasize the existence of factors limiting the circulation of genes between the three large ethno-linguistic groups in the western part of the Lake Chad basin.

In Zarma-Songhay, Hausa and Kanuri people, pearl millet seeds are generally inherited from fathers to sons. However, during shortages, farmers needing to complete or even fully replenish their seed stocks before sowing time try to obtain seeds from relatives or neighbors who grow the same landraces (i.e. landraces bearing the same name). Failing this, they rely on local markets (Ndjeunga, 2002) where seeds originating from local villages but also distant regions and even other countries may be sold. Nevertheless, farmers claimed they always prefer to grow their own landraces (i.e. landraces of their fathers and of their immediate area), believing them to be well adapted to the local growing conditions, especially soils with low fertility and rainfall fluctuations.

It can be argued that the very high symbolic value of pearl millet for Zarma-Songhay, Hausa and Kanuri rural societies where material and symbolic life is tightly linked to this crop, constitutes a strong social limit to seed flow between these three ethno-linguistic groups.

Seeds of non-local landraces acquired from outside sources (markets or NGOs) are mainly consumed, being sown only infrequently (Robert *et al.*, 2005). Allinne *et al.* (2008) have confirmed this preference, showing that seeds, imported for sowing by farmers in two villages of the Zarma-Songhay area in Niger, were genetically much more similar to landraces grown in the same region than to landraces from neighbouring countries. The mechanisms responsible for the relative isolation between pearl millet genetic pools grown in these three ethno-linguistic areas is likely effective nowadays since its fingerprint is still detectable. Nevertheless, populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa social mixing area display a high admixture pattern. This could be explained by pollen flow between landraces that are found in parapatric situations in these zones rather than seed exchanges. Indeed, social organization, rules of seed inheritance and landrace naming (different landraces are grown by Hausa and Zarma-Songhay farmers) are maintained in this mixing area. Further genetic studies of these pearl millet populations based on cytoplasmic genome diversity could allow confirmation or rejection of this interpretation.

Why is the picture different in the eastern part of the Lake Chad basin ? We found the genetic structure in this side of the Lake Chad to be organized according to two differentiated geographical areas: the northern Cameroonian and southern Chadian populations on one side and other Chadian (more northern) populations on the other side. The number of sampled populations and the sampling density across ethno-linguistic groups are too low to give a definitive picture of the fine pattern of pearl millet genetic diversity in this eastern side. However, one may attempt to interpret the whole observed pattern.

In northern Cameroon and southern Chad, pearl millet is not the main crop. Sorghum is widely preferred in these more humid zones. Pearl millet is grown only in years of late onset of the rainy season (Violon, submitted). It is also not the main crop in other sampled Chadian villages where either irrigation is possible (e.g. Nibeck) or sorghum is grown in natural basins (e.g. Farcha Ater). Farmers of these regions give less emphasis to pearl millet seed conservation than farmers in the western side of the Lake Chad, therefore promoting seed exchanges between neighboring ethno-linguistic groups. This region is also composed of many relatively small ethno-linguistic groups with closely intertwined spatial distributions, a situation favoring exogamy in some cases. For example, it is common for Massa and Tupuri, for which sorghum seed movements are strongly correlated with matrimonial exchanges (Wencélius and Garine, 2014). Similarly, Labeyrie *et al.* (2016) have shown for sorghum, in a cultural contact zone on Mount Kenya, that seed exchanges within and between different

ethno-linguistic groups are strongly determined by marriage rules. In this example, seeds are preferentially exchanged between relatives. Further anthropological inquiries and seed sampling across the whole Lake Chad basin should allow us to test for a generalization of this explanation.

Ancient historical processes and population genetic structure in the Lake Chad basin

Leclerc and Coppens (2012) emphasize the major role of differences in farmers' culture and social organization on crop diversity. Our data clearly support a major role of farmers' culture and of the social status of pearl millet on seed exchanges for this crop across the Lake Chad basin, at least in the western side. However, ancient historical factors may have influenced the circulation of genetic resources and in particular pearl millet seeds across the Lake Chad basin. The complex and still poorly known history of human migration and settlements in the region makes the interpretation of crop population genetic patterns difficult. However, it is tempting to associate some of our results with major historical facts which occurred in the Lake Chad basin. For example, the more northern Chadian populations obtained in Massa, Arab and Bilala villages, displayed a strong admixed assignment pattern, to which genetic clusters from the Kanuri (western side of the lake) and from Cameroon and southern Chad contributed. This region belonged previously to the Kanem and then Bornu Empire (probably before eighth century according to Hogben and Kirk-Greene, 1966) which extended all around the Lake Chad. The observed high admixture levels may be the result of important seed movements across the Kanem-Bornu Empire for centuries. More samples, especially from the Nigerian part and the northern part of the ancient Kanem-Bornu region would be useful to test further this hypothesis.

Our results differ widely from those of Westengen *et al* (2014), who found for sorghum local landraces three well-differentiated genetic clusters co-distributed with the three main language families in Africa (Afro-Asiatic, Niger-Congo and Nilo-Saharan) on the basis of an African-wide sample. They suggested that their data support an ancient co-dispersal event of sorghum landraces and human populations (and therefore languages) from agriculture and domestication centres of origin, a few thousands of years ago. For pearl millet, we found no close correspondence between genetic clusters and language families. For example, languages of Zarma-Songhay and Kanuri people belong to the Nilo-Saharan family. They are separated by the Hausa group speaking a language belonging to the Chadic family (a sub-group of the

Afro-Asiatic family, as the Massa language, in Cameroon). However our data showed that the landraces grown by these different human groups belong to different genetic clusters. We rather believe that the complex history of human migration and admixture in the Lake Chad basin and the fragmentation of the spatial distribution of language families in this region have erased the possible fingerprint of an ancient co-diffusion event, if it occurred for pearl millet. However, the clear differentiation between pearl millet populations from the eastern and the western side of the lake could trace back to the very ancient history of people from both sides who were not connected within the same exchange networks for centuries (Lange and Barkindo, 1990).

Rainfall gradient and pearl millet genetic diversity

Environmental factors may have also contributed to the observed genetic pattern. Fine tuning of pearl millet population fitness in relation to local adaptation could impede effective gene flow through post-migration selection against introgression of non-local alleles and associated genomic regions (Lenormand, 2002). We observed a differentiation between populations sampled in northern and southern parts of the investigated area, particularly for the Hausa region, but also to some extent in the Zarma-Songhay region and in the eastern side of the Lake Chad. This differentiation may be linked to some extent to the north-south rainfall gradient. Local adaptation to rainfall conditions may have played a role in limiting gene flow between populations along this gradient. This hypothesis bears further exploration, especially because global climatic change is expected to modify rainfall and even more temperature in the Sahel region in the future with drastic changes on pearl millet and sorghum yields (Sultan *et al.*, 2013). To distinguish between the effect of limits to seed exchanges and of post-migration selection on population genetic structure could be difficult. However, consequences on genomic diversity of these two processes are expected to be different because barriers to gene flow concern the whole genome while selection for local adaptation is supposed to target more specific genomic regions. Whole genome scan analyses of population differentiation along environmental gradients, in particular rainfall gradients, should provide a more detailed picture of pearl millet diversity patterns and may help to a better understanding of the role of local adaptation versus other factors in the circulation of pearl millet genes across socio-cultural landscapes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all the farmers who agreed to give us their grains and their kind participation to anthropological inquiries. We also thank for their help traditional and administrative authorities of localities we visited. We would also like to thank Jacqui Shykoff for his very helpful comments on the manuscript.

REFERENCES

- Almekinders, C. J. M., Louwaars, N. P., De Bruijn, G. H. (1994). Local seed systems and their importance for an improved seed supply in developing countries. *Euphytica*, 78(3), 207-216.
- Allinne, C., Mariac, C., Vigouroux, Y., Bezançon, G., Couturon, E., Moussa, D. *et al.* (2008). Role of seed flow on the pattern and dynamics of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.) genetic diversity assessed by AFLP markers: a study in south-western Niger. *Genetica*, 133(2), 167-178.
- Altieri, M. A., Merrick, L. (1987). In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany*, 41(1), 86-96.
- Altieri, M. A. (2004). Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(1), 35-42.
- Barbillon, P., Thomas, M., Goldringer, I., Hospital, F., Robin, S. (2015). Network impact on persistence in a finite population dynamic diffusion model: Application to an emergent seed exchange network. *Journal of theoretical biology*, 365, 365-376.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chiki, L., Raufaste, N., Bonhomme, F. G. (2004). 4.05. logiciel sous windows TM pour la genetique des populations. 4. Montpellier, France: Laboratoire Genome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000. *Universite de Montpellier II*.
- Bezançon, G., Pham, J. L., Deu, M., Vigouroux, Y., Sagnard, F., Mariac, C., *et al.* (2009). Changes in the diversity and geographic distribution of cultivated millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) and sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) varieties in Niger between 1976 and 2003. *Genetic resources and crop evolution*, 56(2), 223-236.

Bunting, A. H. (1990). The pleasures of diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 39(1), 79-87.

Busso, C. S., Devos, K. M., Ross, G., Mortimore, M., Adams, W. M., Ambrose, M. J., *et al.* (2000). Genetic diversity within and among landraces of pearl millet (*Pennisetum glaucum*) under farmer management in West Africa. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 47(5), 561-568.

Cavalli-Sforza, L. L., Edwards, A. W. (1967). Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *American journal of human genetics*, 19(3 Pt 1), 233.

Černý, V., Salas, A., Hajek, M., Žaloudková, M., Brdička, R. (2007). A Bidirectional Corridor in the Sahel-Sudan Belt and the Distinctive Features of the Chad Basin Populations: A History Revealed by the Mitochondrial DNA Genome. *Annals of human genetics*, 71(4), 433-452.

de Rouw, A. (2004). Improving yields and reducing risks in pearl millet farming in the African Sahel. *Agricultural Systems*, 81(1), 73-93.

Delêtre, M., McKey, D. B., Hodgkinson, T. R. (2011). Marriage exchanges, seed exchanges, and the dynamics of manioc diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(45), 18249-18254.

Dhillon, B. S., Dua, R. P., Brahmi, P., Bisht, I. S. (2004). On-farm conservation of plant genetic resources for food and agriculture. *Current science*, 87(10), 557-559.

Durand, E., Jay, F., Gaggiotti, O. E., François, O. (2009). Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution*, 26(9), 1963-1973.

- Dussert, Y., Remigereau, M. S., Fontaine, M. C., Snirc, A., Lakis, G., Stoeckel, S., *et al.* (2013). Polymorphism pattern at a miniature inverted-repeat transposable element locus downstream of the domestication gene *Teosinte-branched1* in wild and domesticated pearl millet. *Molecular ecology*, 22(2), 327-340.
- Dussert, Y., Snirc, A., Robert, T. (2015). Inference of domestication history and differentiation between early-and late-flowering varieties in pearl millet. *Molecular ecology*, 24(7), 1387-1402.
- Excoffier, L., Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*, 10(3), 564-567.
- Goudet, J. (2001). FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9. 3).
- Hogben, S. J., Kirk-Greene, A. H. (1966). *The Emirates of Northern Nigeria: a preliminary survey of their historical traditions*. London (England): Oxford University Press.
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70.
- Jakobsson, M., Rosenberg, N. A. (2007). CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14), 1801-1806.
- Jarvis, D. I., Brown, A. H., Cuong, P. H., Collado-Panduro, L., Latournerie-Moreno, L., Gyawali, S., *et al* (2008). A global perspective of the richness and evenness of traditional

crop-variety diversity maintained by farming communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5326-5331.

Labeyrie, V., Deu, M., Barnaud, A., Calatayud, C., Buiron, M., Wambugu, P., et al (2014). Influence of ethnolinguistic diversity on the sorghum genetic patterns in subsistence farming systems in Eastern Kenya. *PloS one*, 9(3), e92178.

Labeyrie, V., Thomas, M., Muthamia, Z. K., Leclerc, C. (2016). Seed exchange networks, ethnicity, and sorghum diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 98-103.

Lakis, G., Ousmane, A. M., Sanoussi, D., Habibou, A., Badamassi, M., Lamy, F., et al (2012). Evolutionary dynamics of cycle length in pearl millet: the role of farmer's practices and gene flow. *Genetica*, 139(11-12), 1367-1380.

Lange, D., Barkindo, B.W. (1990). La région du Tchad en tant que carrefour. Histoire générale de l'Afrique, 3, 465-488. In El Fasi M (ed). *Histoire générale de l'Afrique* (Vol. 3). Unesco.

Leclerc, C., Coppens d'Eeckenbrugge, G. (2012). Social organization of crop genetic diversity. The G× E× S interaction model. *Diversity*, 4(1), 1-32.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(4), 183-189.

Liu, K., Muse, S. V. (2005). PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis. *Bioinformatics*, 21(9), 2128-2129.

- McGuire, S. J. (2008). Securing access to seed: Social relations and sorghum seed exchange in eastern Ethiopia. *Human Ecology*, 36(2), 217-229.
- Ndjeunga, J. (2002). Local village seed systems and pearl millet seed quality in Niger. *Experimental Agriculture*, 38(02), 149-162.
- Orozco-Ramírez, Q., Ross-Ibarra, J., Santacruz-Varela, A., Brush, S. (2016). Maize diversity associated with social origin and environmental variation in Southern Mexico. *Heredity*.
- Ozer, P., Hountondji, Y., Niang, A. J., Karimoune, S., Laminou Manzo, O., Salmon, M. (2010). Désertification au Sahel: historique et perspectives. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, 54, 69-84.
- Perales, H. R., Benz, B. F., Brush, S. B. (2005). Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(3), 949-954.
- Pressoir, G., Berthaud, J. (2004). Patterns of population structure in maize landraces from the Central Valleys of Oaxaca in Mexico. *Heredity*, 92(2), 88-94.
- Raymond, M., Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of heredity*, 86(3), 248-249.
- R Development, C. O. R. E. (2010). TEAM (2010): R, a language and environment for statistical computing.–R Foundation for Statistical Computing.Vienna: *R Foundation for Statistical Computing*.
- Robert, T., Mariac, C., Allinne, C., Ali, K., Beidari, Y., Bezançon, G., et al (2005). Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes

domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* spp. *glaucum*) au Sud-Niger. In Colloque National du BRG: Un Dialogue pour la Diversité Génétique. Lyon, France.

Rosenberg, N. A. (2004). DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4(1), 137-138.

Rousset, F. (1997). Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145(4), 1219-1228.

Sahri, A., Chentoufi, L., Arbaoui, M., Ardisson, M., Belqadi, L., Birouk, A., *et al.* (2014). Towards a comprehensive characterization of durum wheat landraces in Moroccan traditional agrosystems: analysing genetic diversity in the light of geography, farmers' taxonomy and tetraploid wheat domestication history. *BMC evolutionary biology*, 14(1), 1.

Samberg, L. H., Fishman, L., Allendorf, F. W. (2013). Population genetic structure in a social landscape: barley in a traditional Ethiopian agricultural system. *Evolutionary applications*, 6(8), 1133-1145.

Sehgal, D., Skot, L., Singh, R., Srivastava, R. K., Das, S. P., Taunk, J., *et al.* (2015). Exploring potential of pearl millet germplasm association panel for association mapping of drought tolerance traits. *PloS one*, 10(5), e0122165.

Sultan, B., Roudier, P., Quirion, P., Alhassane, A., Muller, B., Dingkuhn, M., *et al.* (2013). Assessing climate change impacts on sorghum and millet yields in the Sudanian and Sahelian savannas of West Africa. *Environmental Research Letters*, 8(1), 014040.

Tostain, S. (1998). Le mil, une longue histoire: hypothèses sur sa domestication et ses migrations. In *Plantes et Paysages D'Afrique* (Chastenet.). Paris-France.

Wencélius, J., Garine, É. (2014). Dans les sillons de l'alliance. Ethnographie de la circulation des semences de sorgho dans l'Extrême-Nord du Cameroun. *Les Cahiers d'Outre Mer*, (1), 93-116.

Westengen, O. T., Okongo, M. A., Onk, L., Berg, T., Upadhyaya, H., Birkeland, *et al.* (2014). Ethnolinguistic structuring of sorghum genetic diversity in Africa and the role of local seed systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(39), 14100-14105.

TITLES AND LEGENDS TO FIGURES

Figure 1: Geographical location of sampled pearl millet populations. Each population is represented with a specific colour for the ethnolinguistic group to which the farmer who provided the seeds belongs. Circles and diamonds represent early and late-flowering landraces, respectively. Stars represent pairs or triplets of early and late-flowering landraces obtained from the same farmer.

Figure 2: Genetic distance based neighbor joining tree showing the genetic similarity among sampled populations labeled by the population number given in table 1. Red and black branches correspond to landraces from the eastern side and the western of Lake Chad, respectively.

Figure 3: Genetic structure of pearl millet populations revealed by a clustering Bayesian analysis (K=6) in the Lake Chad Basin. Populations are arranged in the same order than in table 1.

(a) Bar plots of all solutions obtained from the Bayesian analysis. Each thin vertical line corresponds to an individual. Coloured segments represent the proportion of each individual's genome assignment to each cluster. Numbers on the right of bar plots show how many times each solution was observed among 100 repetitions.

(b) Illustration of the most probable solution (A) based on the population average proportion of genome assignment to each cluster, on the geographical map. Each pie chart represents one pearl millet population and each colour represents each inferred genetic cluster.

Figure 4: Geographical distribution of genetic clusters inferred from the clustering Bayesian analysis carried out on pearl millet populations sampled in the Zarma-Songhay and the Hausa

socio-cultural areas. Hatched zones correspond to social mixing areas. Only the major solution (found for 9 runs out of 10) is shown. Each pie chart represents one pearl millet population and each colour represents each inferred genetic cluster.

FIGURES

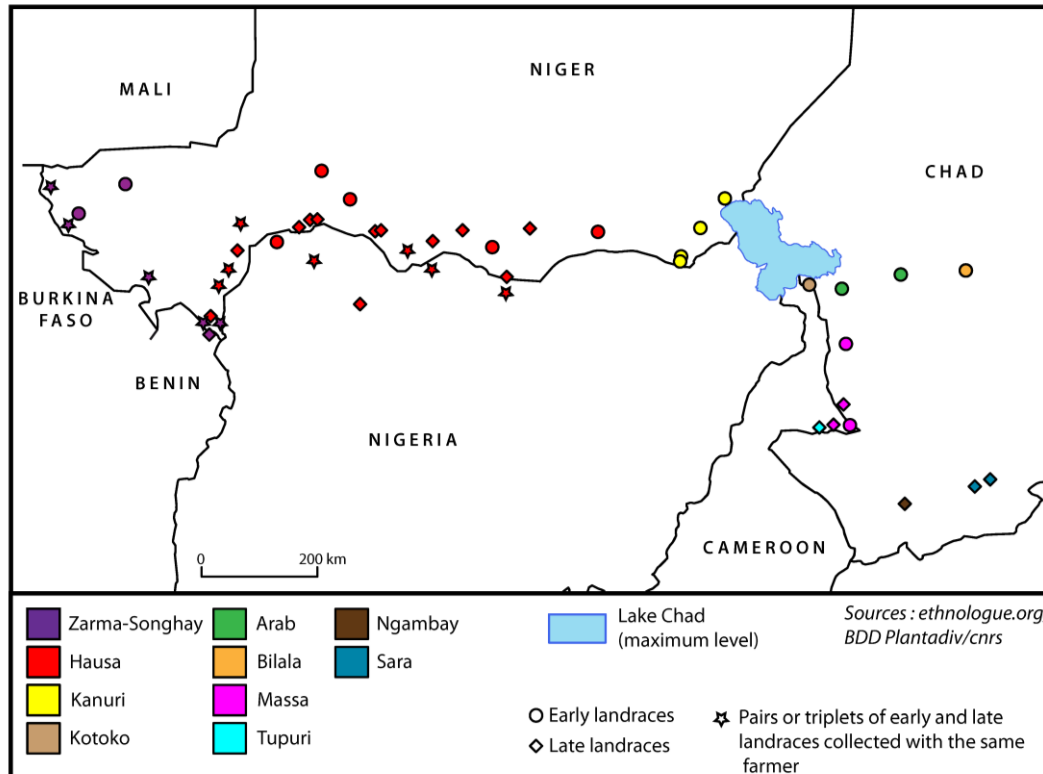


Figure 1

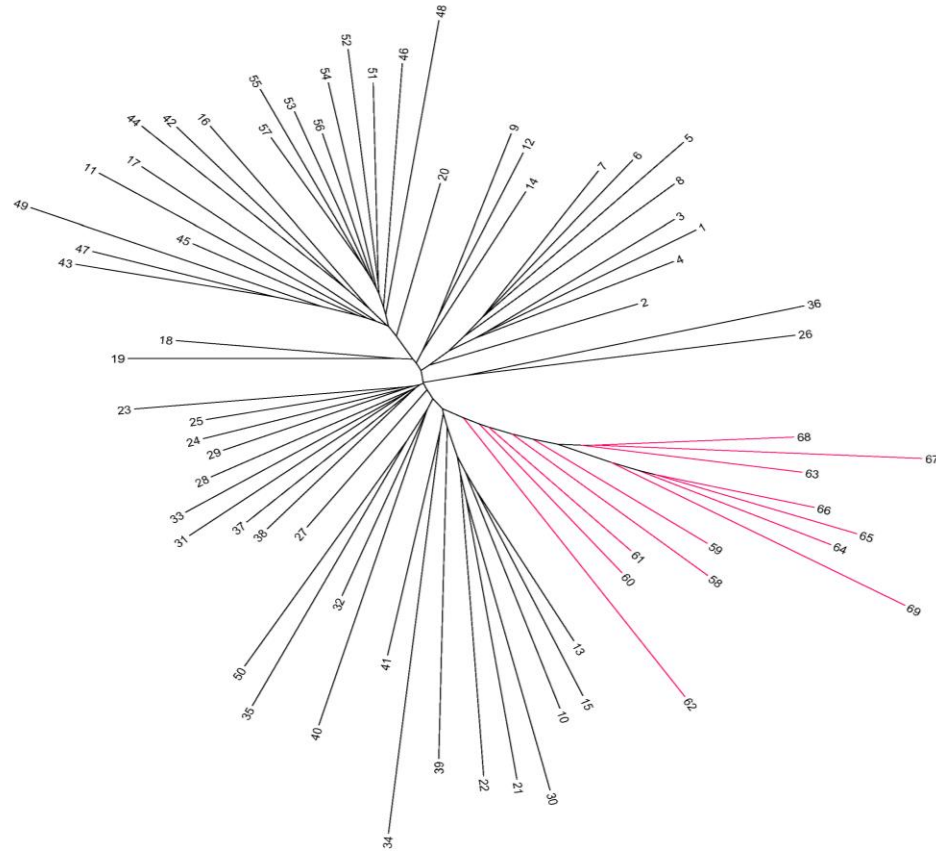


Figure 2

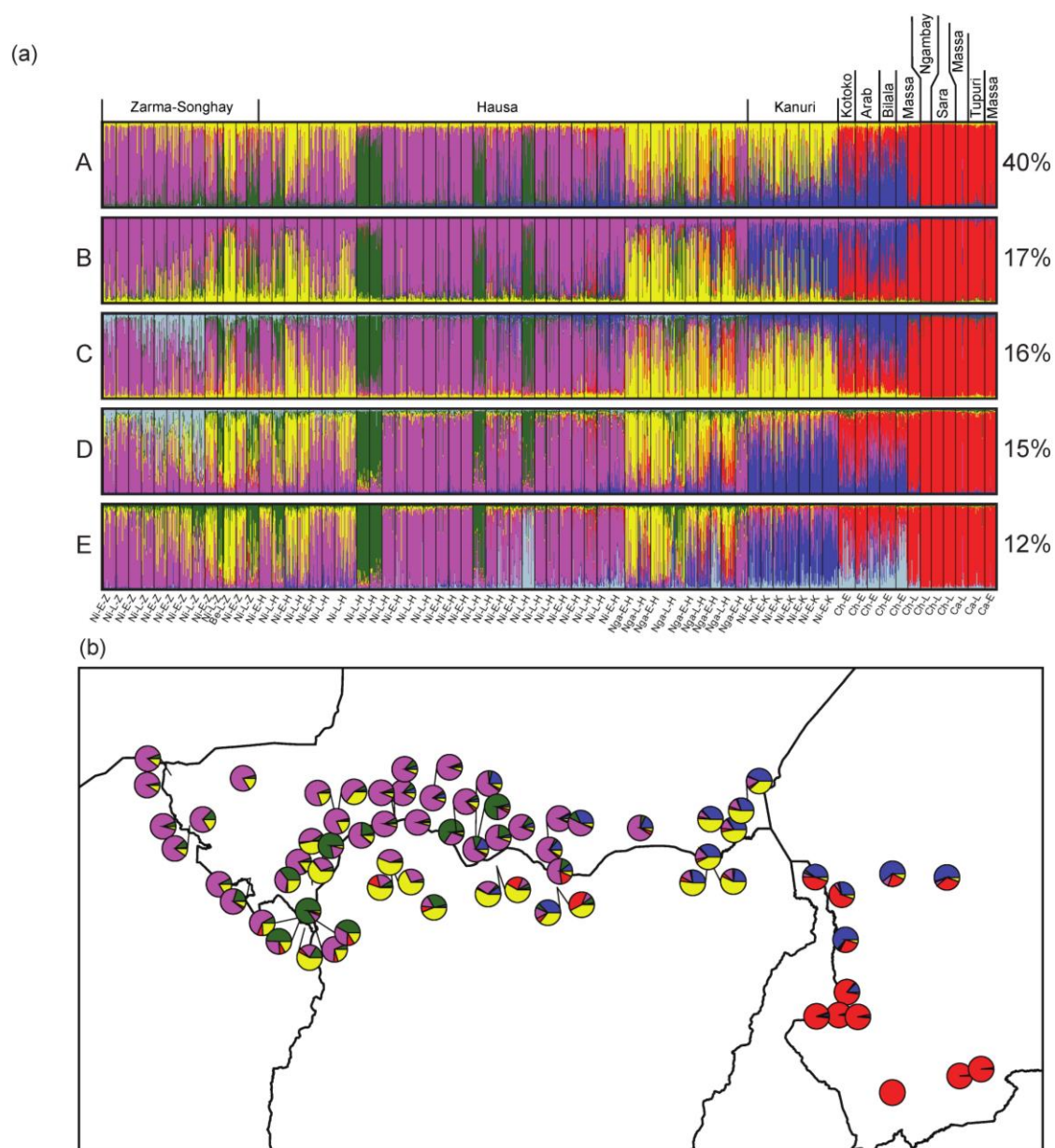


Figure 3

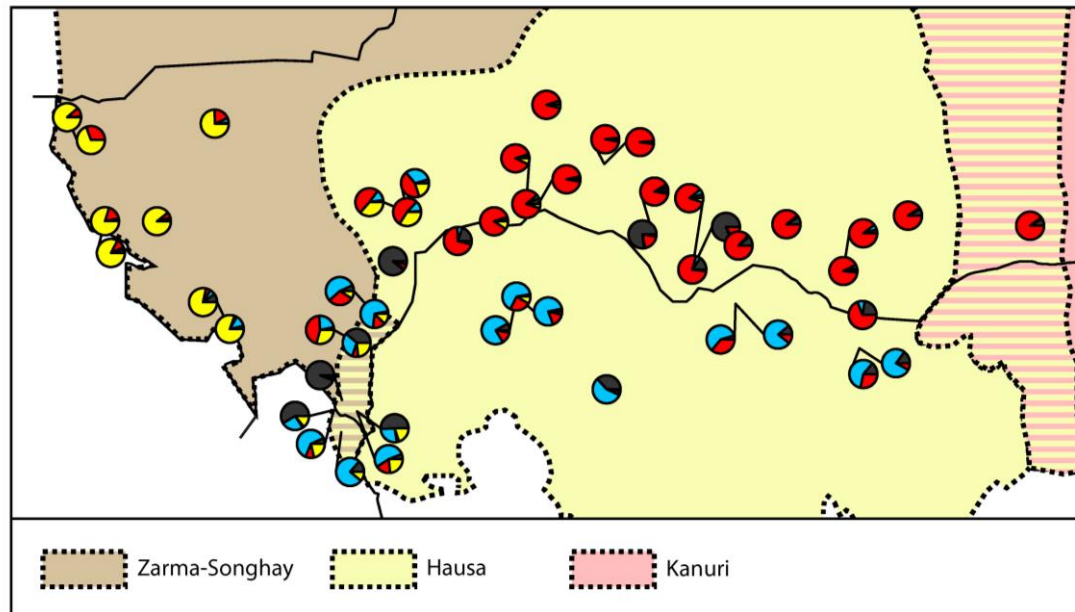


Figure 4

TABLES

Pop	Country	Village	Ethnolinguistic groups	Landraces name	Cycle-length	Longitude	Latitude	Sample Size
1	Niger	Wanzerbé	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	0.36	14.74	24
2	Niger	Wanzerbé	Zarma-Songhay	Somno	Late	0.36	14.74	24
3	Niger	Taka	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	0.8	13.77	24
4	Niger	Taka	Zarma-Songhay	Somno	Late	0.8	13.77	24
5	Niger	Bandio	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	1.09	13.89	24
6	Niger	Mangayzé	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	1.95	14.68	24
7	Niger	Tamou	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	2.18	12.75	24
8	Niger	Tamou	Zarma-Songhay	Somno	Late	2.18	12.75	24
9	Niger	Tanda	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	3.31	11.99	24
10	Niger	Tanda	Zarma-Songhay	Somno	Late	3.31	11.99	11
11 ^{&}	Benin	Mokassa	Zarma-Songhay	Somno	Late	3.4	11.78	24
12 ^{&}	Niger	Koira tégui	Zarma-Songhay	Haini Kire	Early	3.56	11.98	20
13 ^{&}	Niger	Koira tégui	Zarma-Songhay	Somno	Late	3.56	11.98	24
14 ^{&}	Niger	Dioundou	Hausa	Guéro	Early	3.54	12.62	24
15 ^{&}	Niger	Dioundou	Hausa	Maiwa	Late	3.54	12.62	24
16 ^{&}	Niger	Lido	Hausa	Guéro	Early	3.73	12.89	24
17 ^{&}	Niger	Lido	Hausa	Maiwa	Late	3.73	12.89	23
18	Niger	Bagagi	Hausa	Guéro	Early	4.05	13.85	24
19	Niger	Bagagi	Hausa	Maiwa	Late	4.05	13.85	24
20	Niger	Bagagi	Hausa	Maiwa	Late	4.05	13.85	42

Table 1. List of sampled populations and their characteristics. Farmer ethno linguistic groups refer to human populations from which samples were obtained. *:populations already included in the study of Dussert *et al.*, (2015). &: populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa mixing social area. §: population sampled in the Hausa and Kanuri mixing social area.

Pop	Country	Village	Ethnolinguistic groups	Landraces name	Cycle-length	Longitude	Latitude	Sample Size
21 ^{&}	Niger	Garin Mahalba	Hausa	Maiwa	Late	3.41	12.08	24
22*	Niger	Sabon Gari	Hausa	Maiwa	Late	3.93	13.38	24
23	Niger	Bazaga	Hausa	Maiwa	Late	5.1	13.8	24
24	Niger	Kakou	Hausa	Gerguera	Early	5.33	13.93	23
25	Niger	Kakou	Hausa	Zango	Early	5.33	13.93	31
26	Niger	Montere	Hausa	Maiwa	Late	5.46	13.94	24
27	Niger	Kalfou Dabegui	Hausa	Guerguera	Early	5.51	14.86	24
28	Niger	Karofane	Hausa	Gerguera	Early	6.15	14.3	23
29	Niger	Karofane	Hausa	Zango	Early	6.15	14.3	23
30	Niger	Rafin Wada	Hausa	Maiwa	Late	6.58	13.64	24
31	Niger	Guidan Roudmji	Hausa	Zango	Early	6.69	13.66	22
32	Niger	Bargaja	Hausa	Dam gambe	Early	7.13	13.31	23
33	Niger	Bargaja	Hausa	Dam gado	Early	7.13	13.31	24
34	Niger	Bargaja	Hausa	Maiwa	Late	7.13	13.31	24
35	Niger	Elsinya	Hausa	Maiwa	Late	7.62	13.54	22
36*	Niger	May Jirgui	Hausa	Maiwa	Late	8.13	13.74	24
37	Niger	Gomba	Hausa	Dautehama	Early	8.75	13.3	24
38	Niger	Gomba	Hausa	Babarbere	Early	8.75	13.3	24
39	Niger	Tinkim	Hausa	Maiwa	Late	8.97	12.88	24

Table 1 (continued). List of sampled populations and their characteristics. Farmer ethno linguistic groups refer to human populations from which samples were obtained. *:populations already included in the study of Dussert *et al.*, (2015). &: populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa mixing social area. §: population sampled in the Hausa and Kanuri mixing social area.

Pop	Country	Village	Ethnolinguistic groups	Landraces name	Cycle-length	Longitude	Latitude	Sample Size
22*	Niger	Sabon Gari	Hausa	Maiwa	Late	3.93	13.38	24
23	Niger	Bazaga	Hausa	Maiwa	Late	5.1	13.8	24
24	Niger	Kakou	Hausa	Gerguera	Early	5.33	13.93	23
25	Niger	Kakou	Hausa	Zango	Early	5.33	13.93	31
26	Niger	Montere	Hausa	Maiwa	Late	5.46	13.94	24
27	Niger	Kalfou Dabegui	Hausa	Guerguera	Early	5.51	14.86	24
28	Niger	Karofane	Hausa	Gerguera	Early	6.15	14.3	23
29	Niger	Karofane	Hausa	Zango	Early	6.15	14.3	23
30	Niger	Rafin Wada	Hausa	Maiwa	Late	6.58	13.64	24
31	Niger	Guidan Roumdji	Hausa	Zango	Early	6.69	13.66	22
32	Niger	Bargaja	Hausa	Dam gambe	Early	7.13	13.31	23
33	Niger	Bargaja	Hausa	Dam gado	Early	7.13	13.31	24
34	Niger	Bargaja	Hausa	Maiwa	Late	7.13	13.31	24
35	Niger	Eltsinya	Hausa	Maiwa	Late	7.62	13.54	22
36*	Niger	May Jirgui	Hausa	Maiwa	Late	8.13	13.74	24
37	Niger	Gomba	Hausa	Dautehama	Early	8.75	13.3	24
38	Niger	Gomba	Hausa	Babarbere	Early	8.75	13.3	24
39	Niger	Tinkim	Hausa	Maiwa	Late	8.97	12.88	24
40	Niger	Jigawa	Hausa	Gamongi	Early	9.43	13.82	24

Table 1 (continued). List of sampled populations and their characteristics. Farmer ethno linguistic groups refer to human populations from which samples were obtained. *:populations already included in the study of Dussert *et al.*, (2015). &: populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa mixing social area. §: population sampled in the Hausa and Kanuri mixing social area.

Pop	Country	Village	Ethnolinguistic groups	Landraces name	Cycle-length	Longitude	Latitude	Sample Size
41 ^{*,§}	Niger	Kilakina	Hausa	Ankoutes	Early	10.75	13.72	29
42	Nigeria	Sokoto	Hausa	Guerguera	Early	5.25	13.06	25
43	Nigeria	Sokoto	Hausa	Maiwa	Late	5.25	13.06	24
44	Nigeria	Sokoto	Hausa	Zango	Early	5.25	13.06	24
45	Nigeria	Zanfara	Hausa	Damro	Late	6.24	12.18	41
46	Nigeria	Katsina	Hausa	Zango	Early	7.6	12.99	24
47	Nigeria	Katsina	Hausa	Damro	Late	7.6	12.99	24
48	Nigeria	Jigawa	Hausa	Zango	Early	8.94	12.57	20
49	Nigeria	Jigawa	Hausa	Maiwa	Late	8.94	12.57	27
50 [*]	Nigeria	Nigeria	Hausa	IP12288	Early	4.6	13.58	24
51	Niger	Boudoum	Kanuri	Moro	Early	12.26	13.16	24
52	Niger	Boudoum	Kanuri	Moro	Early	12.26	13.16	24
53	Niger	Boudoum	Kanuri	Buduma	Early	12.26	13.16	24
54	Niger	Ngarwa	Kanuri	Gysré	Early	12.76	13.79	24
55	Niger	Ngarwa	Kanuri	Buduma	Early	12.76	13.79	21
56	Niger	Kabalewa	Kanuri	Buduma	Early	12.97	14.06	24
57	Niger	Nguigmi	Kanuri	Buduma	Early	13.11	14.25	30
58 [*]	Tchad	Nibeck	Kotoko	Fyo	Early	14.63	12.77	32
59	Tchad	Farcha Ater	Arabe	Dukhum kliderie	Early	15.22	12.43	23

Table 1 (continued). List of sampled populations and their characteristics. Farmer ethno linguistic groups refer to human populations from which samples were obtained. *:populations already included in the study of Dussert *et al.*, (2015). &: populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa mixing social area. §: population sampled in the Hausa and Kanuri mixing social area.

Pop	Country	Village	Ethnolinguistic groups	Landraces name	Cycle-length	Longitude	Latitude	Sample Size
60	Tchad	Waldalbaguimi	Arabe	Dukhum kelegue	Early	16.33	12.84	23
61	Tchad	Modo	Bilala	Touigne Sara	Early	17.53	12.76	31
62	Tchad	Logone Gana	Massa	Viatou	Early	15.31	11.56	23
63	Tchad	Teleme	Massa	Ha'na	Late	15.33	10.44	23
64	Tchad	Mbikou	Ngambay	Tein	Late	16.39	8.6	21
65	Tchad	Bedaya	Sara	Dukum	Late	17.86	8.92	23
66*	Tchad	Bémouli	Sara	Tein	Late	18.12	9.04	23
67	Cameroon	Djondong	Massa	Muri ou guidenga	Late	15.19	10.1	24
68*	Cameroon	Sirlawé	Tupuri	Tcharé Dui	Late	14.95	10.07	31
69*	Cameroon	Nuldaina	Massa	Tchayda dugumba	Early	15.53	10.06	20

Table 1 (continued). List of sampled populations and their characteristics. Farmer ethno linguistic groups refer to human populations from which samples were obtained. *:populations already included in the study of Dussert *et al.*, (2015). &: populations sampled in the Zarma-Songhay and Hausa mixing social area. §: population sampled in the Hausa and Kanuri mixing social area.

Multiplex number	Locus	Linkage group	Repeat motif	annealing temperature	Forward primer (5'→3')	Reverse primer (5'→3')
I	PSMP 2237	2	(GT)8 imp.	55	TGGCCTTGGCCTTTCCACGCTT	CAATCAGTCCGTAGTCCACACCCCA
	PSMP 2203	7	(GT)18 imp	55	GAACCTTGATGAGTGCCACTAGC	TTGTGTAGGGAGCAACCTTGAT
	PSMP 2201	2	(GT)6 imp	55	CCCGACGTTATGCGTTAAGTT	TCCATCCATCCATTAATCCACA
	PSMP 2220	5	(GT)11 imp	55	GCATCCTTCACCATTCAAGACA	TGGGAAACAGAATGGAGAAAAGAG
III	PSMP 2206	2	(GT)11 imp	58	AGAAGAAGAGGGGGTAAGAAGGAG	AGCAACATCCGTAGAGGTAGAAAG
	ICMP3050	6	(TA)8	58	ATGTCCAGTGTTGACGGTGA	CGGGGAAGAGACAGGCTACT
	PSMP 2248	6	(TG)10	58	TCTGTTTGTGTTGGGTCAGGTCCTTC	CGAATACGTATGGAGAACTGCGCATC
	PSMP 2202	5	(GT)8	58	CTGCCTGTTGAGAATAAATGAG	GTTCCGAATATAGAGCCCAAG

Table 2. Characteristics of microsatellite markers used in our study; (imp): imperfect repeats.

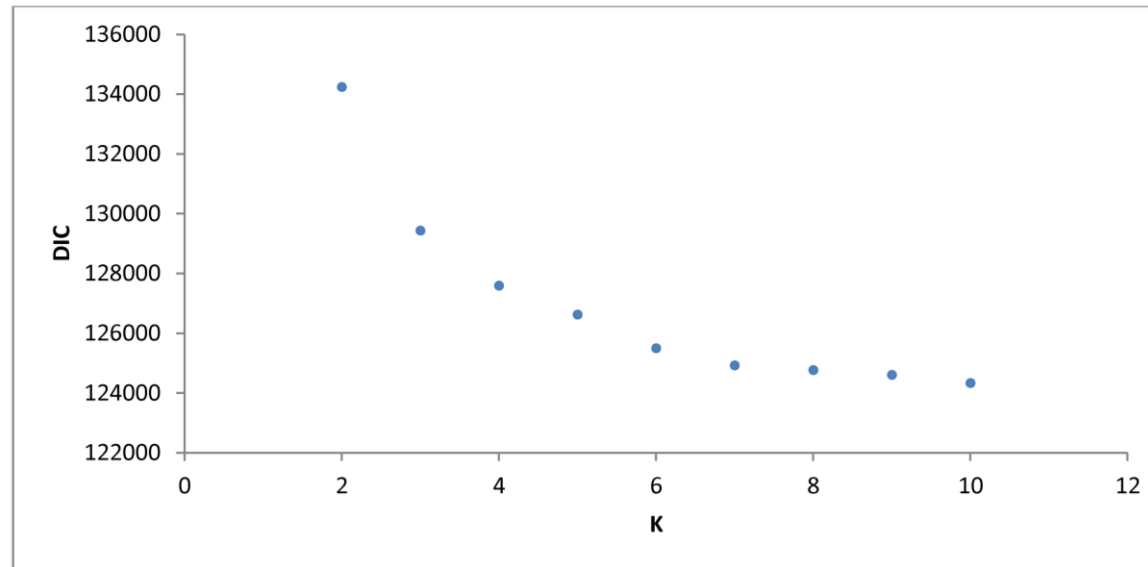
Multiplex number	Locus	Linkage group	Repeat motif	annealing temperature	Forward primer (5'→3')	Reverse primer (5'→3')
IV	PSMP 2085	4	(AC)11	58	GCACATCATCTCTATAGTATGCA G	GCATCCGTCATCAGGAAATAA
	PSMP 2208	5	(GT)10	58	GAAAGAGCAAACCTGAACAATCC C	ACTTTGCCCTGGATGATCCTC
	PSMP 2089	2	(AC)15	58	TTCGCCGCTGCTACATACTT	TGTGCATGTTGCTGGTCATT
	PSMP 2249	Not mapped	(GT)7 imp	58	CAGTCTCTAACAAACAAACACG GC	GACAGCAACCAACTCCAAAC TCCA
V	icmp 3092	7	(TAG)5 imp	58	GTTGCTGTCATGTCGTCTGG	CATCATGCCTGTGAGCAATG
	icmp 3048	7	(GTGCG)3 imp	58	CGGAACTGCTGGAGTGAAAT	GCGACTTCGACCGACTTTT
	PSMP 2076	4	(AC)15	58	GGAATAGTATATTGGCAAAATG TG	ATACTACACACTGTAAGGATT GTC
	PSMP 2247	Not mapped	(TG)6 imp	58	CCAAACCGTAACCTGAAAAGCT ACTG	GTGTCGGTTTGCTTCGTTCTT
VI	ctm 12	1	(CT)12 imp	63	GTTGCAAGCAGGAGTAGATCGA	CGCTCTGTAGGTTGAACTCCT T
	ICMP 3086	6	(CAT)5	63	ACCAAACGTCCAAACCAGAG	ATATCTCTTCGCTGCGGTGT
	PSMP 2266	7	(GA)17	63	CAAGGATGGCTGAAGGGCTATG	TTTCCAGCCCACACCAGTAAT C
	ctm 08	7	(CT)8	63	GCTGCATCGGAGATAGGGAA	CTCAGCAAGCACGCTGCTCT

Table 2 (continued). Characteristics of microsatellite markers used in our study; (imp): imperfect repeats.

Source of variation	Sum of Square	Variance component	Percentage of variation	F statistics
Among landraces	456.67	0.096	1.88	$F_{ct}= 0.019^{***}$
Among populations within landraces	1054.26	0.44	8.70	$F_{sc}=0.089^{***}$
Within populations	10992.18	4.56	89.41	$F_{st}= 0.106^{***}$

Table 3. Analysis of molecular variance (AMOVA) on the whole sample; ***: $P < 10^{-4}$

Supporting material



Supplementary Figure 1. Values of the deviation information criteria (DIC) as a function of K, the number of inferred genetic clusters (K varies from 2 to 10)

Pop	Country	Village	Ethnicity	Cycle length	Landrace Name	H_e (SD)	H_o (SD)	F_{is} [CI 95%]	A_r
1	Niger	Wanzerbé	Zarma-Songhay	early	Haini Kire	0.56 (0.21)	0.43 (0.29)	0.24 [0.14 – 0.29]	3.53
2	Niger	Wanzerbé	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.56 (0.21)	0.49 (0.23)	0.13 [0–0.20]	3.52
3	Niger	Taka	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.52 (0.2)	0.43 (0.23)	0.17 [0.06–0.23]	3.19
4	Niger	Taka	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.59 (0.2)	0.49 (0.25)	0.17 [0.07–0.22]	3.59
5	Niger	Bandio	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.56 (0.21)	0.47 (0.28)	0.17 [0.07–0.21]	3.34
6	Niger	Mangayzé	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.56 (0.23)	0.46 (0.30)	0.17 [0.07–0.22]	3.47
7	Niger	Tamou	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.57 (0.25)	0.52 (0.28)	0.09 [0.02–0.12]	3.64
8	Niger	Tamou	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.57 (0.23)	0.49 (0.25)	0.13 [0.05–0.16]	3.69
9	Niger	Tanda	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.51 (0.24)	0.50 (0.25)	0.02 [-0.06–0.07]	3.28
10	Niger	Tanda	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.59 (0.17)	0.54 (0.23)	0.08 [-0.07–0.11]	3.48
11	Bénin	Mokassa	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.56 (0.23)	0.48 (0.30)	0.15 [0.04–0.20]	3.31
12	Niger	Koira tégui	Zarma-Songhay	Early	Haini Kire	0.55 (0.24)	0.51 (0.26)	0.08 [-0.05–0.13]	3.63
13	Niger	Koira tégui	Zarma-Songhay	Late	Somno	0.54 (0.19)	0.50 (0.21)	0.08 [-0.02–0.13]	3.43
14	Niger	Dioundou	Hausa	Early	Guéro	0.54 (0.21)	0.54 (0.27)	0 [-0.11–0.05]	3.43
15	Niger	Dioundou	Hausa	Late	Maiwa	0.52 (0.18)	0.49 (0.24)	0.07 [-0.04–0.12]	3.07
16	Niger	Lido	Hausa	Early	Guéro	0.61 (0.13)	0.49 (0.18)	0.2 [0.09–0.27]	3.74
17	Niger	Lido	Hausa	Late	Maiwa	0.51 (0.25)	0.43 (0.31)	0.15 [0.06–0.19]	3.09
18	Niger	Bagagi	Hausa	Early	Guéro	0.54 (0.24)	0.51 (0.26)	0.06 [-0.03–0.11]	3.45
19	Niger	Bagagi	Hausa	Late	Maiwa	0.53 (0.26)	0.47 (0.27)	0.11 [0.01–0.15]	3.45
20	Niger	Bagagi	Hausa	Late	Maiwa	0.54 (0.22)	0.50 (0.25)	0.08 [0.02–0.10]	3.38

Supplementary Table 1. Genetic diversity indices per populations; SD: standard deviation; H_e : unbiased expected heterozygosity; H_o : observed heterozygosity and A_r allelic richness. Populations 22, 36,41,50,58,66,68,69 were already used by Dussert *et al.* (2015).

Pop	Country	Village	Ethnicity	Cycle length	Landrace Name	H_e (SD)	H_o (SD)	F_{is} [CI 95%]	A_r
21	Niger	Garin Mahalba	Hausa	Late	Maiwa	0.47 (0.24)	0.51 (0.29)	-0.1 [-0.19–0.05]	2.94
22	Niger	Sabon Gari	Hausa	Late	Maiwa	0.52 (0.19)	0.56 (0.22)	-0.08 [-0.15–0.05]	3.11
23	Niger	Bazaga	Hausa	Late	Maiwa	0.44 (0.26)	0.44 (0.29)	0 [-0.11–0.04]	3.05
24	Niger	Kakou	Hausa	Early	Gerguera	0.54 (0.23)	0.47 (0.27)	0.14 [0.06–0.16]	3.51
25	Niger	Kakou	Hausa	Early	Zango	0.54 (0.21)	0.48 (0.25)	0.11 [0.02–0.15]	3.51
26	Niger	Montere	Hausa	Late	Maiwa	0.47 (0.24)	0.53 (0.33)	-0.12 [-0.25–0.06]	2.75
27	Niger	Kalfou Dabegui	Hausa	Early	Guerguera	0.56 (0.23)	0.52 (0.24)	0.07 [-0.05–0.12]	3.61
28	Niger	Karofane	Hausa	Early	Gerguera	0.51 (0.22)	0.46 (0.24)	0.12 [-0.02–0.21]	3.3
29	Niger	Karofane	Hausa	Early	Zango	0.51 (0.23)	0.46 (0.26)	0.10 [0–0.16]	3.31
30	Niger	Rafin Wada	Hausa	Late	Maiwa	0.41 (0.25)	0.49 (0.32)	-0.21 [-0.29–0.17]	2.64
31	Niger	Guidan Roudji	Hausa	Early	Zango	0.57 (0.21)	0.49 (0.25)	0.14 [0.01–0.18]	3.64
32	Niger	Bargaja	Hausa	Early	Dam gambe	0.56 (0.22)	0.48 (0.26)	0.15 [0.04–0.19]	3.64
33	Niger	Bargaja	Hausa	Early	Dam gado	0.56 (0.26)	0.51 (0.27)	0.09 [-0.04–0.16]	3.52
34	Niger	Bargaja	Hausa	Late	Maiwa	0.44 (0.25)	0.46 (0.30)	-0.05 [-0.18–0.03]	2.95
35	Niger	Eltsinya	Hausa	Late	Maiwa	0.4 (0.23)	0.44 (0.26)	-0.09 [-0.20–0.03]	2.81
36	Niger	May Jirgui	Hausa	Late	Maiwa	0.51 (0.20)	0.49 (0.26)	0.04 [-0.08–0.11]	3.23
37	Niger	Gomba	Hausa	Early	Dautehama	0.49 (0.22)	0.46 (0.25)	0.07 [-0.07–0.15]	3.17
38	Niger	Gomba	Hausa	Early	Babarbere	0.54 (0.22)	0.51 (0.26)	0.04 [-0.05–0.09]	3.54
39	Niger	Tinkim	Hausa	Late	Maiwa	0.5 (0.19)	0.49 (0.26)	0.03 [-0.08–0.10]	2.85

Supplementary Table 1 (continued). Genetic diversity indices per populations; SD: standard deviation; H_e : unbiased expected heterozygosity; H_o : observed heterozygosity and A_r allelic richness. Populations 22, 36,41,50,58,66,68,69 were already used by Dussert *et al.* (2015).

Pop	Country	Village	Ethnicity	Cycle length	Landrace Name	H_e (SD)	H_o (SD)	F_{is} [CI 95%]	A_r
40	Niger	Jigawa	Hausa	Early	Gamongi	0.49 (0.21)	0.50 (0.30)	-0.03 [-0.13–0]	3.11
41	Niger	Kilakina	Hausa	Early	Ankoutés	0.51 (0.27)	0.46 (0.32)	0.10 [0.01–0.13]	3.54
42	Nigeria	Sokoto	Hausa	Early	Guerguera	0.53 (0.23)	0.52 (0.30)	0.02 [-0.08–0.06]	3.37
43	Nigeria	Sokoto	Hausa	Late	Maiwa	0.61 (0.17)	0.50 (0.19)	0.19 [0.09–0.24]	3.82
44	Nigeria	Sokoto	Hausa	Early	Zango	0.52 (0.23)	0.46 (0.27)	0.13 [0.03–0.17]	3.16
45	Nigeria	Zanfara	Hausa	Late	Damro	0.55 (0.21)	0.46 (0.22)	0.17 [0.10–0.22]	3.62
46	Nigeria	Katsina	Hausa	Early	Zango	0.51 (0.21)	0.46 (0.27)	0.10 [-0.01–0.16]	3.27
47	Nigeria	Katsina	Hausa	Late	Damro	0.61 (0.16)	0.54 (0.20)	0.11 [0.03–0.15]	4.03
48	Nigeria	Jigawa	Hausa	Early	Zango	0.56 (0.22)	0.51 (0.28)	0.09 [-0.01–0.13]	3.54
49	Nigeria	Jigawa	Hausa	Late	Maiwa	0.51 (0.21)	0.51 (0.26)	0.01 [-0.09–0.07]	3.15
50	Nigeria	Nigeria	Hausa	Early	Pr	0.48 (0.20)	0.41 (0.27)	0.15 [0.02–0.22]	2.93
51	Niger	Boudoum	Kanuri	Early	Moro	0.58 (0.19)	0.48 (0.25)	0.18 [0.07–0.23]	3.78
52	Niger	Boudoum	Kanuri	Early	Moro	0.54 (0.22)	0.44 (0.28)	0.18 [0.05–0.23]	3.27
53	Niger	Boudoum	Kanuri	Early	Buduma	0.57 (0.21)	0.49 (0.23)	0.14 [0.03–0.20]	3.71
54	Niger	Ngarwa	Kanuri	Early	Gysre	0.57 (0.20)	0.51 (0.23)	0.10 [0.01–0.14]	3.55
55	Niger	Ngarwa	Kanuri	Early	Buduma	0.61 (0.21)	0.53 (0.24)	0.13 [0.04–0.17]	3.98
56	Niger	Kabalewa	Kanuri	Early	Buduma	0.58 (0.22)	0.48 (0.24)	0.18 [0.09–0.22]	4.01
57	Niger	Nguigmi	Kanuri	Early	Buduma	0.58 (0.22)	0.54 (0.25)	0.08 [0–0.12]	3.84
58	Tchad	Nibeck	Massa	Early	Fyo	0.54 (0.22)	0.51 (0.29)	0.06 [-0.02–0.11]	3.44

Supplementary Table 1 (continued). Genetic diversity indices per populations; SD: standard deviation; H_e : unbiased expected heterozygosity; H_o : observed heterozygosity and A_r allelic richness. Populations 22, 36,41,50,58,66,68,69 were already used by Dussert *et al.* (2015).

Pop	Country	Village	Ethnicity	Cycle length	Landrace Name	H_e (SD)	H_o (SD)	F_{is} [CI 95%]	A_r
59	Tchad	Farcha Ater	Arabe	Early	Dukhum kliderie	0.57 (0.19)	0.51 (0.20)	0.12 [-0.01–0.20]	3.57
60	Tchad	Waldalbaguimi	Arabe	Early	Dukhum kelegue	0.58 (0.17)	0.51 (0.23)	0.13 [0.01–0.19]	3.79
61	Tchad	Modo	Bilala	Early	Touigne Sara	0.58 (0.17)	0.54 (0.30)	0.07 [-0.01–0.11]	3.62
62	Tchad	Logone Gana	Massa	Early	Viatou	0.47 (0.23)	0.44 (0.29)	0.08 [-0.06–0.16]	2.98
63	Tchad	Teleme	Massa	Late	Hana	0.55 (0.21)	0.48 (0.23)	0.13 [0.01–0.17]	3.55
64	Tchad	Mbikou	Sara	Late	Tein	0.48 (0.26)	0.45 (0.26)	0.08 [-0.05–0.13]	3.19
65	Tchad	Bedaya	Sara	Late	Dukum	0.47 (0.25)	0.46 (0.26)	0.03 [-0.10–0.09]	3.06
66	Tchad	Bémouli	Sara	Late	Tein	0.51 (0.23)	0.50 (0.26)	0 [-0.08–0.03]	3.26
67	Cam	Djondong	Massa	Late	Muriguidenga	0.51 (0.21)	0.54 (0.29)	-0.05 [-0.15–0]	3.19
68	Cam	Sirlawé	Moundang	Late	TchareDui	0.59 (0.21)	0.60 (0.29)	-0.01 [-0.10–0.03]	3.57
69	Cam	Nuldaina	Massa	Early	Tchaydadugumba	0.49 (0.20)	0.53 (0.24)	-0.07 [-0.19–0.02]	3.13

Supplementary Table 1 (continued). Genetic diversity indices per populations; SD: standard deviation; H_e : unbiased expected heterozygosity; H_o : observed heterozygosity and A_r allelic richness. Populations 22, 36,41,50,58,66,68,69 were already used by Dussert *et al.* (2015).

	H_e		H_o		F_{is}		A_r	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Arabe	0.58	0.01	0.51	0	0.12	0.01	3.68	0.16
Bilala	0.58	-	0.54	-	0.07	-	3.62	-
Hausa	0.52	0.05	0.49	0.03	0.06	0.09	3.3	0.32
Kanuri	0.57	0.02	0.5	0.03	0.14	0.04	3.73	0.26
Kotoko	0.54	-	0.51	-	0.06	-	3.44	-
Massa	0.51	0.03	0.5	0.05	0.02	0.1	3.21	0.24
Ngambay	0.48	-	0.45	-	0.08	-	3.19	-
Sara	0.49	0.03	0.48	0.03	0.02	0.02	3.16	0.14
Tupuri	0.59	-	0.6	-	-0.01	-	3.57	-

Supplementary Table 2. Mean and standard deviation of genetic diversity indices for each ethno-linguistic group.

Hausa vs Zarma-Songhay comparison		
Q-value	Chi-squared	P value
C1	460.87	<2.2e-16
C2	9.20	0.0024
C3	12.92	0.0003
C4	37.98	7.1e-10
C5	44.22	2.9e-11
C6	6.13	0.0130

Supplementary Table 3. Comparison of individual assignment value (Q value) obtained through the TESS analysis between Hausa and Zarma-Songhay ethno-linguistic groups using Kruskal Wallis rank test. C1 to C6 represent genetic cluster found in the major solution A.

Early vs late flowering landraces comparison		
Q-value	Chi-squared	P value
C1	168.24	<2.2e-16
C2	20.73	5.2e-06
C3	120.78	<2.2e-16
C4	52.36	4.6e-13
C5	32.46	1.2e-08
C6	46.09	1.1e-11

Supplementary Table 4. Comparison of individuals assignment value (Q value) obtained through the TESS analysis between early and late flowering landraces using Kruskal Wallis rank test. C1 to C6 represent genetic cluster of major solution found in the major solution A.



CHAPITRE II

Diversité agro- morphologique, flux de gènes et adaptations locales

SOMMAIRE

I-INTRODUCTION	117
1-Cycle de culture et variabilité des dates de semis au sahel	129
2-Erosion ou adaptation de la durée du cycle?	130
3-Diversité du cycle-photopériodisme -flux de gènes	130
4-Photosensibilité des variétés locales cultivé au sahel.....	131
II-MATÉRIEL ET MÉTHODES	134
1-Sites d'étude	134
2-Matériel Végétal	136
3-Méthodes	138
3-1 Dispositif expérimental et conduite des essais expérimentaux.....	138
3-2 Observation des caractères	138
3-3 Analyse des données.....	140
III-RESULTATS	147
I-Diversité morphologique et phénologique de la collection	147
1) Evaluation de l'effet des facteurs principaux de variation et des effets d'interactions	147
2) Structure et identités des types nommés	157
II- Quantification de la sensibilité à la photopériode des populations de la collection	158
III-Approche comparative des couples précoces/tardifs cultivés par le même agriculteur dans 4 localités différentes (deux villages Hausa et 2 villages Zarma-songhay)	162
1-Etude des caractères autres que ceux décrivant la floraison.....	163
2-Analyse de la longueur du cycle et de la sensibilité à la photopériode	175
IV-Relation entre la longueur du cycle et les critères de sélection de la semence au sein des différentes populations étudiés	181
V-Analyse de la stabilité des caractères mesurés	184
A-Stabilité statique.....	184
B-Stabilité dynamique	191

IV-DISCUSSION.....	202
1-Une variation des interactions populations*environnements selon les variétés ?.....	203
2-Diversité de la durée du cycle des mils des Hausa et des Zarma-Songhay.....	204
2-1 <i>Diversité de la durée des cycles chez les mils de type tardif (Somno et Maewa) et introgressions génétiques.....</i>	<i>205</i>
2-2 <i>Plasticité de la durée du cycle chez les mils à cycle court, non photopériodiques...212</i>	<i>212</i>
3-Structure de la diversité phénotypique des variétés cultivées, variabilité génétique et circulation des semences entre groupes ethno-linguistiques.	208
4-Patrons de diversité des variétés cultivées au sein des aires culturelles Hausa et Zarma-Songhay et circulation des semences : adaptation locale ou limites aux échanges de semences ?	210
5-Les variétés des Kanuri : une ressource génétique bien spécifique	212
6-Implications des résultats sur la conservation des ressources génétique	213
V-CONCLUSION.....	215
REFERENCES	216

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Caractéristiques des types nommés étudiés dans les essais expérimentaux. La durée du cycle est celle qui nous a été donnée par les agriculteurs lors des enquêtes anthropologiques ; * indique les populations qui ont fait partie des analyses génétiques présentées dans le chapitre précédent ; tumu et guirmaye sont les appellations locaux des chandelles de mil au stade laiteux.	137
Tableau 2: Variables mesurées, acronymes et description des caractères mesurés.....	139
Tableau 3: Analyses de variance des caractères phénologiques entre les sites de Gaya et de Maradi (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples). SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.....	149
Tableau 4: Analyses de variance des caractères architecturaux entre les sites de Gaya et de Maradi (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples). SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.....	150
Tableau 5: Analyses de variance des critères de sélection entre les sites de Gaya et de Maradi (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples) ; SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.....	150
Tableau 6: Estimation du coefficient de la sensibilité à la photopériode (Kp) de chaque population et durée du cycle semi-épiaison de la tige principale (ETP) correspondant, pour chaque site et pour chacune des dates de semis (GD1=Gaya, date de semis 1 ; GD2= Gaya, date de semis 2 ; MD1=Maradi, date de semis 1 ; MD2= Maradi, date de semis 2)	161
Tableau 7: ANOVA réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les caractères cibles de la sélection par les agriculteurs. NS,*, **, *** : montrent les niveaux de significativité de la différence entre les deux types nommés collectés dans la même localité (NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5% (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).	165

Tableau 8: ANOVA réalisées sur couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les données architecturales ; NS : non significatif ;* montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).	166
Tableau 9: ANOVA réalisées sur les couples de variétés cultivées par le même agriculteur dans l'aire culturelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les caractères cibles de la sélection par les agriculteurs. NS : non significatif ;* montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).....	171
Tableau 10: ANOVA réalisées sur les couples de variétés cultivées par le même agriculteur dans l'aire culturelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les données architecturales NS : non significatif ;* montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).....	172
Tableau 11: ANOVA réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les données de phénologie ainsi que la moyenne des caractères phénologiques ; NS : non significatif ;* montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).....	177
Tableau 12: ANOVA réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les données de phénologie ainsi que la moyenne des caractères phénologiques, NS : non significatif ;* montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (<i>P-values</i> corrigées pour tests multiples).....	178
Tableau 13: Variance environnementale (σ^2) des différentes populations pour la circonférence de la chandelle (CE), la longueur de la chandelle (LE) et le délais semis-épiaisons de la tige principale (ETP). La localité d'origine des populations ainsi que le type nommé sont également indiqués.	185

Tableau 14: Valeurs de l'écovalence de Wricke pour le nombre de talles productifs (NPROD) et le poids des grains par poquet (Pd). La localité d'origine des populations ainsi que le type nommé sont également indiqués.....	193
Tableau 15: Indices environnementaux des conditions d'essais.....	198
Tableau 16: Paramètres de stabilité estimés à partir des analyses de régression pour le nombre de talles productifs (NPROD) et le poids des grains par poquet (Pd). La localité d'origine des populations et le type nommé correspondant sont également indiqués dans le tableau.	201

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1: A) Villages échantillonnés par Alline <i>et al.</i> 2008 ; B) villages échantillonnés par Lakis <i>et al.</i> 2012	125
Figure 2: répartition géographique des mils en Afrique de l'ouest sur la base de la longueur du cycle (délai semis-50% floraison exprimé en jours).	133
Figure 3: zones climatiques du Niger, définies sur la base de la moyenne pluviométrique annuelle entre 1975 et 2004 Les sites d'essais expérimentaux sont indiqués par des flèches rouges (modifiée de Ministry of Environment and Forests, 2006)	135
Figure 4: Boxplot du poids par poquet de chacune des variétés pour les deux dates de semis du site expérimental de Gaya	151
Figure 5: Boxplot du poids par poquet de chacune des variétés pour les deux dates de semis du site expérimental de Maradi	152
Figure 6: Pluviométrie par mois et par décade relevée sur le site expérimental de Maradi lors de l'essai expérimental ; 1: première décade; 2: deuxième décade; 3: troisième décade	153
Figure 7: Boxplot de l'épiaison de la tige principale en fonction des variétés sur le site expérimental de Gaya.....	154
Figure 8: Boxplot de l'épiaison de la tige principale en fonction des variétés sur le site expérimental de Maradi (réalisé sur les rangs par parcelle utile).	155
Figure 9: Variation de la circonférence de la chandelle entre D1 et D2 sur le site expérimental de Gaya et de Maradi	156
Figure 10: Répartitions du coefficient de sensibilité à la photopériode kp en fonction de la variété, calculé sur le site expérimental de Gaya	160
Figure 11: Carte de l'ouest du Niger, les étoiles indiquent les localités comparées (Tanda et Wanzerbé sont des villages Zarma-Songhay, Bagagi et Lido sont des villages Hausa).....	162
Figure 12: ACP sans les caractères de floraison sur le site de Gaya (Bagagi). La population de Maewa est représentée en rouge et celle de Guéro en noir.	164
Figure 13: ACP sans les caractères de floraison sur le site de Gaya (Lido). La population de Maewa est représentée en rouge et celle de Guéro en noir.	168
Figure 14: ACP sans les caractères de floraison sur le site de Gaya (Wanzerbé). La population de Somno est représentée en rouge et celle de Haini Kiré en noir.....	170
Figure 15: ACP sans les caractères de floraison sur le site de Gaya (Tanda). La population de Somno est représentée en rouge et celle de Haini Kiré en noir.....	174

Figure 16: Box plot de l'épiaison tige principale des différents couples sur le site expérimental de Gaya.....	179
Figure 17: Box plot de l'épiaison tige principale des différents couples sur le site expérimental de Maradi.....	180
Figure 18: Moyenne des critères cible de sélection en fonction du site et de la date de semi (Site 1= Gaya, Site 2 = Maradi)	183
Figure 19: Relation entre la variance environnementale (σ^2) et la circonférence moyenne de la chandelle (CE en cm) (moyenne sur les quatre environnements).	186
Figure 20: : Relation entre la variance environnementale (σ^2) et la longueur moyenne de la chandelle en cm (moyenne des 4 environnements).	188
Figure 21: longueur de la chandelle (en cm) en fonction des populations sur le site expérimental de Gaya ; le trait noir correspond à la médiane.	189
Figure 22 : longueur de la chandelle (en cm) en fonction de la population sur le site expérimental de Maradi ; le trait noir correspond à la médiane.....	190
Figure 23: Relation entre l'écovalence de Wricke et le nombre moyen de talles productifs (moyenne des 4 environnements).....	194
Figure 24: Relation entre l'écovalence de Wricke et le poids de grains par poquet (moyenne des 4 environnements).....	196
Figure 25: Relation entre le coefficient de régression et le nombre de talles productifs (moyenne des 4 environnements).	199
Figure 26: Relation entre le coefficient de régression et le poids de grains par poquet (g) (moyenne des 4 environnements).....	200
Figure 27: A) Structure génétique fine des mils de l'aire culturelle Zarma-Songhay ; B) Structure génétique fine des mils de l'aire culturelle Hausa	209

I-INTRODUCTION

La capacité à échanger des ressources génétiques est sans doute un facteur majeur contribuant à la résilience des agrosystèmes dans des conditions de fortes contraintes climatiques. L'adoption d'une nouvelle espèce et/ou variété, dans ce cas, peut avoir pour objectif de répondre à ces contraintes mais aussi de répondre à des besoins d'usages spécifiques.

L'acquisition d'une variété exogène peut conduire à l'introduction de nouveaux gènes dans le cortège des variétés cultivées localement via des processus d'introgessions. La diversité spécifique des agrosystèmes semble affecter positivement leur productivité et leur stabilité (Tilman, 1996; Hajjar *et al.*, 2008) et le rôle des variétés locales dans le développement d'une agriculture durable est reconnu depuis bien longtemps (Plucknett & Smith, 1987 ; Cleveland *et al.*, 1994). Leur conservation et leur intégration dans des stratégies d'amélioration participative sont inscrites parmi les priorités des institutions internationales et de nombreuses institutions nationales, conséquence notamment de l'agenda 21 du sommet de la terre de Rio en 1992.

Les conditions de culture au Sahel se caractérisent avant tout par une variabilité spatio-temporelle de la pluviométrie et une importante hétérogénéité des sols, dominés par des sols pauvres. Cette situation impose aux agriculteurs de cette région la mise en œuvre de stratégies adéquates en misant sur un panel de variétés (types nommés) adaptées aux conditions locales afin d'amortir les dégâts occasionnés par les aléas environnementaux (forte variation de la pluviométrie, pressions parasitaires). Ils ont donc appris depuis des siècles, à manipuler une importante diversité morphologique et génétique du mil, principale culture vivrière de cette région (Tostain *et al.*, 1987 ;Singh *et al.*, 1987 ;Wilson *et al.*, 1990a; Ouendeba *et al.*, 1995). Cette diversité se caractérise en particulier par un nombre important de types nommés et reconnus par les agriculteurs. Cependant, les relations entre diversité des types nommés, variabilité agro-morphologique et variabilité génétique sont éminemment complexes et multiformes. Ils dépendent de nombreux processus et paramètres parmi lesquels les flux de gènes jouent un rôle particulièrement important.

Le premier chapitre de ce document a montré que des barrières sociales aux flux de semences pouvaient limiter, mais certainement pas empêcher totalement et partout, la circulation des gènes chez le mil, à travers une région aussi étendue que le bassin du lac Tchad. Les règles de transmission des semences à travers les générations d'individus, le caractère patri-localisé des sociétés dont les types nommés de mils ont été étudiés ici ainsi que le fort attachement des

agriculteurs aux types nommés transmis par leurs ancêtres se conjuguent donc (sans doute depuis fort longtemps) pour limiter très vraisemblablement la circulation des semences entre groupes ethno-linguistiques et réduire ainsi les flux de gènes efficaces entre types nommés cultivés par les uns et par les autres.

Cependant, le mil étant très allogame, des hybridations restent possibles, dans les zones de mixité sociale où les champs cultivés par des agriculteurs de groupes ethno-linguistiques différents, peuvent se situer à des distances compatibles avec les distances de dispersion des pollens. L'analyse des données génétiques a également montré une homogénéité relative des populations de mil des mêmes types nommés à l'intérieur de chaque groupe ethno-linguistique.

Ce résultat suggère que la circulation des types nommés au sein des territoires mis en valeur par les populations humaines appartenant à un même groupe ethno-linguistique est très large, et confirme, à une plus grande échelle, ce qui avait été montré par Allinne *et al.*, (2008) dans l'Anzourou et le Zarmaganda, deux régions Zarma-Songhay du sud-ouest-Niger (figure 1A). L'importance potentielle de la circulation des semences peut être comprise au regard de l'histoire de chacun des groupes ethno-linguistiques mais aussi de leur organisation sociale et de leur grande mobilité, en particulier pour les populations les plus septentrionales, confrontées aux conditions les plus arides (Sidikou, 1974; Mounkaïla, 2002).

Les échanges de semences sont aussi liés aux épisodes climatiques défavorables, les agriculteurs ayant besoin, lors des pénuries, de recourir aux apports extérieurs de semences pour les semis de la saison suivante (Robert *et al.*, 2005; Allinne *et al.*, 2008). Si les enquêtes anthropologiques montrent que ces échanges se font préférentiellement au sein de la parentèle et auprès du voisinage, le recours aux semences achetées sur les marchés est récurrent (Robert *et al.*, 2005). Là, les agriculteurs peuvent être contraints parfois d'acheter des grains en vrac, mais peuvent aussi, dans d'autres cas, avoir accès à des bottes de chandelles de mil. D'une manière générale, la capacité à identifier les types nommés par le biais de critères largement partagés par les agriculteurs d'un même groupe ethno-linguistique et la transmission de ces critères entre générations est un déterminant non seulement de leur maintien mais aussi des modes de culture associés ainsi que des stratégies mises en œuvre pour leurs valorisations (Boster, 1985; Gibson, 2009).

Les caractères de reconnaissance des types nommés sont aussi des clés dans le choix des populations de plantes qui vont être échangées (Gibson, 2009). Nos enquêtes

anthropologiques montrent effectivement que, pour le mil, les caractères d'identification des types nommés sont largement consensuels chez les agriculteurs Zarmaphones et Hausaphones et portent essentiellement sur la chandelle (format des chandelles, couleur et taille des grains). Même si la grande variabilité phénotypique des populations de mil rendent l'identification des types nommés délicate, il reste toujours possible d'identifier au sein d'un champ cultivé des plantes phénotypiquement différenciées et correspondant bien aux critères énoncés par les agriculteurs (Robert *et al.*, 2005). Implicitement dans les savoirs locaux, des caractéristiques agronomiques sont associées à ces critères d'identification: durée du cycle, capacité de résistance aux nuisibles (oiseaux par exemple), qualités gustatives et potentiel d'utilisation dans telle ou telle préparation culinaire (cf. Chapitre III). Généralement, pour les plantes cultivées, les critères utilisés pour la reconnaissance variétale sont plutôt de type qualitatif et pas ou peu influencés par l'environnement (Gibson, 2009 pour une synthèse). Pour le mil, les caractéristiques des chandelles sont essentiellement de type quantitatif, si ce n'est la couleur des grains qui ne représente pas, chez cette espèce, dans la zone étudiée, une très grande variation (grains bruns, jaunes et gris, ainsi que quelques rares types nommés à grains noirâtres (téguments anthocyanés) comme le Tchoumo (Robert *et al.*, 2005). Cette palette de couleur des grains est en tout cas insuffisante pour permettre la distinction, à elle seule, de l'ensemble des types nommés par les groupes ethno-linguistiques présents dans le bassin du lac Tchad. Est-il possible de distinguer aisément les types nommés cultivés par les différents groupes ethno-linguistiques sur la base des autres critères de distinction des types nommés énoncés par les agriculteurs ? Si réellement les flux de gènes sont limités entre types nommés de mil cultivés par les Zarma-Songhay et ceux cultivés par les Hausa, on peut imaginer que la distinction des uns et des autres est permise par la fixation de caractères distinctifs. Cependant, la question de la stabilité des critères quantitatifs de distinction des types nommés de mil selon les conditions environnementales se pose. Si tel n'est pas le cas, on conçoit bien que des confusions entre types nommés pourraient se produire, facilitant les échanges génétiques entre eux par le biais de mélanges involontaires de semences, puis de l'hybridation.

Plus généralement, les possibilités d'hybridation entre types nommés différents mais cultivés à proximité les uns des autres (ou parfois dans le même champ) interrogent aussi sur la stabilité des associations entre les critères de reconnaissance des types nommés et les caractéristiques agronomiques que les agriculteurs leur reconnaissent. Les travaux de Lakis, *et al.* 2012 ont démontré, dans le cadre d'une étude portant sur 4 villages dans la région du

Dallol Bosso (figure 1B), à l'instar de ce que suggérait d'autres auteurs (Berthaud *et al.*, 2001; Niangado, 2001 in Cooper *et al.*, 2001), que des changements dans la gestion des paysages variétaux (choix et disposition des types nommés dans les territoires cultivés en fonction notamment du type de sols) associés aux épisodes secs de début de saison (ce qui entraîne la mise en place tardive des cultures de mil au cours de la saison) pouvaient créer des conditions favorables à l'existence de flux de gènes entre types nommés ayant des sensibilités photopériodiques différentes.

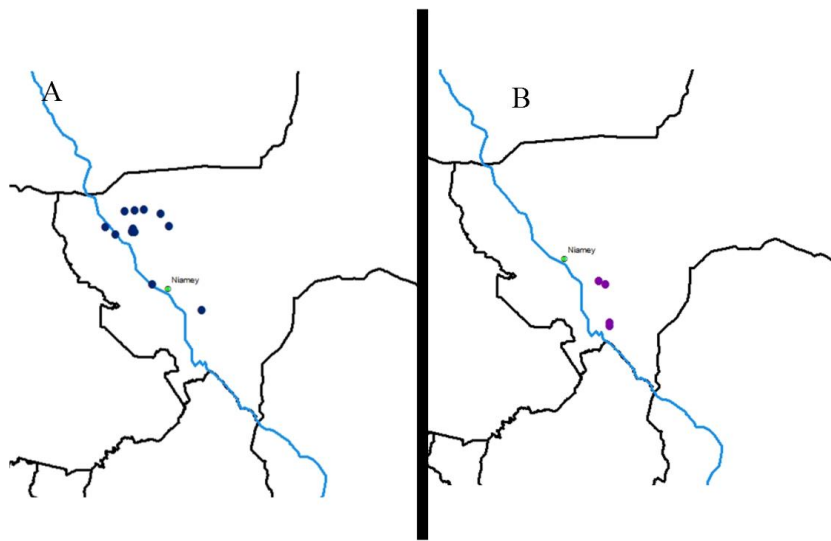


Figure 1: A) Villages échantillonnés par Alline *et al.* 2008.

B) villages échantillonnés par Lakis *et al.* 2012.

Les données génétiques présentées au chapitre précédent confirment les très faibles niveaux de différenciation génétique entre les couples de populations de mil à cycles précoces et tardifs, déjà notés par Lakis *et al.* (2013) à une échelle très locale et par Dussert *et al.* (2013) à l'échelle de l'ensemble du Sahel. Nos résultats (chapitre 1) montrent aussi que les couples de type nommés précoces/tardifs sont encore moins différenciés dans les localités situées au nord de la zone d'échantillonnage que dans celles du sud.

Une interprétation de ces données serait que les flux de gènes entre types nommés de mil dont les longueurs du cycle diffèrent, se produiraient plus fréquemment qu'on ne pouvait le penser jusque-là dans les régions plus au nord. L'ensemble de ces résultats conduit donc à s'interroger sur les mécanismes qui permettraient un maintien éventuel de la diversité des cycles chez le mil, malgré les échanges génétiques entre types nommés (Lakis *et al.*, 2012).

Enfin, l'hybridation, ou l'apport de semences exogènes est nécessaire mais pas suffisant pour que des introgressions génétiques entre populations d'un même type nommé puissent avoir lieu. Le niveau d'adaptation aux conditions locales des populations d'origine exogène est un élément fondamental du devenir des gènes introduits (Slatkin, 1987; Lenormand, 2002). Si certains agriculteurs sont enclins à la nouveauté, c'est-à-dire à tester de nouveaux types nommés, la décision de maintenir ces types nommés sur plusieurs générations dépend de leur comportement, et en particulier de leur adaptation aux conditions écologiques locales (pathogènes, pluviométrie).

Les enquêtes de terrain mettent en évidence un discours récurrent sur la préférence des agriculteurs du sud-Niger pour les types nommés locaux : « *nos variétés sont mieux adaptées à nos sols* » (Robert *et al.*, 2005). Par ailleurs, les zones de peuplement Zarma-Songhay et Hausa se répartissent selon un axe nord-sud qui correspond à un important gradient pluviométrique (isohyètes allant de 200 à plus de 1000 mm par an) et similaire dans les deux groupes humains qui se juxtaposent sur un axe ouest-est. Pourtant ce sont bien les mêmes types nommés qui sont cultivés par les agriculteurs d'un même groupe ethno-linguistique du nord au sud de la zone de peuplement, même si les types nommés les plus tardifs (type nommé Somno chez les Zarma et type nommé Maewa chez les Hausa) ont, d'après les enquêtes de terrain, disparu de certaines localités du nord, mais pas toutes (Bost, 2009). La stabilité du rendement des types nommés de mil, ou leur plasticité phénotypique vis-à-vis des variations du milieu, sont sans doute des critères déterminants sur leur capacité ou non à migrer (« voyager »). L'apparente, mais somme toute relative homogénéité des populations d'un même type nommé, telle que l'a révélée notre étude décrite dans le chapitre I sur la base du polymorphisme de marqueurs microsatellites, pourrait masquer une réelle différenciation pour des traits adaptatifs, en particulier vis-à-vis des conditions de pluviométrie, ou des types de sols. On peut donc se demander si certains types nommés pourraient posséder un « potentiel d'échange » meilleur que d'autres du fait de leur plus grande stabilité en termes de productivité. La question se pose dans les mêmes termes en ce qui concerne les populations d'un même type nommé relativement à la stabilité des critères de reconnaissance de ces types nommés par les agriculteurs.

Au niveau des gènes, migration et sélection peuvent s'opposer quant à l'évolution des fréquences alléliques au sein des populations lorsque les allèles introduits contribuent à diminuer la valeur sélective des populations locales (i.e. modèle d'adaptation locale, cf. Lenormand, 2002). Les modèles classiques de la génétique des population montrent que

lorsque la sélection est plus forte que la migration (rapport des forces défini à partir du ratio m (taux de migration) / s (coefficient de sélection), Slatkin, 1987), l'établissement des allèles introduits ne peut avoir lieu pour les gènes cibles de la sélection, et la différenciation génétique entre populations, pour ces gènes, reste maintenue en conséquence du processus d'adaptation aux conditions locales (Haldane, 1930). Lorsque la migration est trop importante comparée à la force de la sélection, les allèles permettant l'adaptation locale vont être perdus. Pourtant, dans certaines conditions, telle que l'implication de nombreux locus dans la variation des phénotypes sous sélection et l'existence de flux de gènes importants, la différenciation phénotypique peut être atteinte sous l'effet de la sélection sans changement important des fréquences alléliques aux gènes sélectionnés, rendant l'approche F_{st} « outlier » (Bowcock *et al.*, 1991) pour détecter les locus sous sélection peu productive dans ces cas-là (Le Corre & Kremer, 2012). À l'inverse, la restriction du niveau de migration entre populations vivant dans des environnements différents peut faciliter l'adaptation locale.

L'adaptation aux conditions environnementales se traduit par l'existence d'interactions Génotype x Environnement pour les traits déterminant la valeur sélective des individus et plus particulièrement par l'existence de génotypes « spécialistes » dont la valeur adaptative est maximale dans un type d'environnement particulier (Kawecki & Ebert, 2004). La plasticité phénotypique d'un génotype donné selon l'environnement est ainsi une manifestation de ces interactions (Via & Lande, 1985).

D'une manière générale, les interactions Génotype x Environnement (GxE) sont à l'origine des différences importantes dans la stabilité du rendement entre types nommés. Or chez le mil, l'existence de fortes interactions GxE est notée depuis longtemps (Mangat, 1990) et bien connue des sélectionneurs de cette espèce. Ces interactions, se traduisant par des performances instables à travers les environnements, pourraient constituer une des principales contraintes de la production du mil au Sahel, expliquant notamment la réticence des agriculteurs à adopter durablement les variétés améliorées (Mustapha *et al.*, 2014) (mais les introgressions de ces variétés améliorées par les gènes des types nommés locaux, très rarement abandonnées, pourraient aussi entraîner la dissolution des variétés introduites dans les pools génétiques locaux). Ces interactions GxE dans les conditions de forte variabilité climatique et pédologique, rendent encore plus difficile et complexe la sélection des génotypes performants et stables (Hill, 1975; Yau, 1995). Généralement, dans un objectif de sélection de génotypes performants, les sélectionneurs mettent en place des essais multi locaux sur plusieurs années. Or, la variabilité entre les années, les variabilités intra-annuelles

des conditions de culture aux échelles locales ainsi que l'existence d'interactions GxE rendent l'objectif très difficile à atteindre (Lin & Binns, 1988). Les conditions de culture pluviale du mil dans une région de forte variabilité climatique et l'existence apparente de flux de gènes importants entre populations cultivées d'un même groupe ethno-linguistique conduisent donc à s'interroger fortement sur les niveaux d'adaptation locale des types nommés de mil dans le bassin du lac Tchad.

Les réponses à l'ensemble des questions soulevées dans ce préambule sont essentielles à la constitution de collections des ressources génétiques locales de mil qui prennent en compte une véritable évaluation agronomique et pas seulement les données d'enquêtes auprès des agriculteurs, et qui puisse servir de base à des programmes de création variétale.

Ce chapitre a pour objectif d'apporter des éléments de réponse et de réflexion autour de ces questions à travers une évaluation agronomique multi-locale d'un sous-échantillon des types nommés de mil cultivées dans le bassin du Lac Tchad parmi celles dont la diversité neutre a été étudiée dans le chapitre précédent.

Cependant, avant d'aborder la présentation de l'approche expérimentale utilisée et celle des résultats, et afin de bien comprendre le contexte agro-climatique de la culture du mil dans le bassin du lac Tchad, et plus généralement dans le Sahel, il me paraît important d'apporter au lecteur de ce manuscrit des compléments d'information sur le système de culture du mil dans cette région et sur le rôle fondamental joué par la variabilité de la sensibilité photopériodique, caractère qui n'a systématiquement pas été pris en compte, voire éliminé, par les programmes de sélection variétale, dans les stratégies que mettent en œuvre les agriculteurs pour faire face à la forte variabilité climatique.

1-Cycle de culture et variabilité des dates de semis au sahel

La bande sahélienne est caractérisée par une agriculture essentiellement pluviale, avec une période pluvieuse et une pluviométrie très variables dans l'espace et le temps, et dont la longueur est inversement proportionnelle à la latitude.

Les débuts et fin des saisons de pluies sont très variables, rendant l'occurrence de stress hydriques fortement imprévisibles (Kowal & Kassam, 1978). Dans ces conditions, la détermination de la date de semis optimale est un véritable défi pour les agriculteurs.

Néanmoins, le contrôle photopériodique de la floraison chez certaines variétés permet une synchronisation de cette dernière avec la fin de la saison des pluies, permettant ainsi une minimisation des risques (moisissure des grains, attaques parasitaires en particulier des insectes et des oiseaux, échaudage des grains) (Cocheme & P. Franquin, 1967; Kassam & Andrews, 1975 ; Mahalakshmi & Bidinger, 1985).

Plusieurs définitions du démarrage de la saison des pluies ont été proposées mais aucune ne fait l'unanimité. Elles reposent généralement sur des critères climatiques ou agronomiques.

Sivakumar (1988) considère le démarrage de la saison des pluies dans les régions sahéliennes et soudaniennes comme la date à partir du 1er mai recueillant une hauteur d'eau d'au moins 20 mm sur 3 jours consécutifs, sans qu'il n'y ait de séquences sèches de plus de 7 jours dans les 30 jours qui suivent.

Balme *et al.* (2005) définissent le démarrage de la saison des pluies à partir d'un critère fréquentiel correspondant à la date où 80% des stations dans un rayon de 300 km enregistrent une pluie significative (> 1 mm) sur 2 jours consécutifs.

En fait, traditionnellement, la détermination de la date de semis par les paysans est basée sur l'accumulation d'expériences qui se traduisent par des croyances locales (Onyewotu *et al.*, 1998). Elles coïncident souvent avec les premières pluies substantielles qui se produisent généralement un mois avant l'installation de la mousson mais pas toujours (Marteau *et al.*, 2010 ; Sultan & Janicot, 2003; Bacci *et al.*, 1999) .

2-Erosion ou adaptation de la durée du cycle?

Plusieurs auteurs ont suggéré une potentielle érosion des ressources génétiques du mil suite aux effets combinés des sécheresses récurrentes des dernières décennies (1960 à 1980) qui ont entraîné un raccourcissement de la saison des pluies et l'abandon dans certaines localités des types nommés très tardifs (Bost, 2009; Vigouroux *et al.*, 2011). Cependant, Niangado *et al.*, (2001) en se basant sur des données d'enquêtes de la zone sahélienne (entre 1968 et 1988) notent une stabilité des principaux types nommés de mil dans leur aire de distribution en particulier au Mali, au Burkina Faso et au Niger. La stabilité de l'aire de distribution des principaux types nommés a également été observée par d'autres auteurs à la suite d'une analyse comparative de données d'enquêtes collectées en 1976 et 2003 au Sud Niger (Bezançon *et al.*, 2009).

Vigouroux *et al.*, (2011), en comparant des types nommés de mil collectés en 1976 et 2003, qui ont été étudiés par Bezançon *et al.*, (2009), notent l'existence d'une différenciation significative pour la durée du cycle entre les mêmes types nommés de la même localité, collectés à 30 ans d'intervalle. Cependant cette différence n'est que de 1,44 jour.

3-Diversité du cycle-photopériodisme -flux de gènes

La diversité de la durée du cycle du mil est principalement imputable à la diversité de sensibilité photopériodique et dans une moindre mesure à la diversité de la précocité intrinsèque (longueur de la phase juvénile).

On classe généralement les plantes en 3 catégories en fonction de la photopériode : 1) les plantes de jours courts qui fleurissent quand la durée du jour raccourcit et devient inférieure à une valeur critique (seuil d'induction florale); 2) les plantes de jours longs qui fleurissent quand la durée du jour augmente d'une valeur critique; 3) les plantes indifférentes à la longueur du jour.

En fonction de la sensibilité à la photopériode le mil peut être classé en 3 catégories :

- 1) des types nommés insensibles à la photopériode pour lesquelles la durée du cycle est indépendante de la longueur de la photopériode (Belliard, 1982).
- 2) Des mils dits « jours courts préférant » qui ont une longueur de cycle plus courte en jours courts (Bilquez *et al.*, 1969; Belliard, 1982) .
- 3) Des mils de jours-courts absolus qui ne fleurissent que dans des conditions de jours courts.

Bien que les bases génétique de la différenciation entre les mils précoces et les mils tardifs soient largement méconnues (Saïdou *et al.*, 2009; Lakis, *et al.*, 2012), divers auteurs ont montré l'existence d'une corrélation entre la longueur du cycle et la sensibilité à la photopériode (Hausmann *et al.*, 2006 ; Clerget, *et al.*, 2006, 2009).

Les types nommés correspondant aux mils tardifs seraient strictement sensibles à la photopériode, tandis que les types précoces seraient insensibles ou jours courts préférant (Belliard & Pernes, 1985a); Hausmann *et al.*, 2006; Clerget *et al.*, 2007).

Le photopériodisme joue un rôle essentiel dans l'adaptation des mils aux conditions de forte variabilité climatique qui sévissent dans le Sahel. Il permet en effet aux mils photopériodiques de terminer leur cycle à la fin de la saison des pluies, indépendamment de la date de semis. En effet, la durée du cycle des variétés photopériodiques peut changer considérablement avec la date de semis. Quand les jours sont longs, les mils photopériodiques restent à l'état végétatif jusqu'à ce que la durée du jour atteigne un seuil critique. Semés en Juillet voire début Août, en raison de la réduction de la longueur du jour, la durée de la phase végétative est réduite. Cette phase végétative possède cependant, une valeur minimale qui représente la précocité intrinsèque du type nommé.

4- Photosensibilité des variétés locales cultivé au sahel

Hausmann *et al.* (2006) ont étudié la variabilité photopériodique de 417 types nommés de mils d'Afrique de l'ouest (360 précoces à intermédiaires, et 64 tardifs) en utilisant deux dates de semis espacées d'un mois dans une station expérimentale (Sadoré) située à 45 km de Niamey au Niger (figure 2). Ils rapportent que 61% (258 sur 417) pourraient être classés comme sensibles à la photopériode. Les 39% restants (159 types nommés) n'ayant pas montré de différences significatives de leur durée du cycle entre le premier et le second semis de juillet à août, seraient insensibles à la photopériode.

Les auteurs trouvent une corrélation entre la première date de semis et l'ampleur de la sensibilité à la photopériode ($r = -0,71$, $p = 0,01$) (Hausmann *et al.*, 2006).

Des travaux plus récents ont démontré l'existence d'une relation entre le photopériodisme des variétés de mil et la latitude de leur zone d'origine. Sanon *et al.* (2014) ont étudiés 7 types nommés de mil sur quatre années (2003, 2004, 2006, 2007) à Di, une région sahélienne du Burkina Faso. Leurs principales conclusions sont, d'une part l'existence d'une corrélation négative entre la sensibilité à la photopériode et la latitude d'origine des types nommés et,

d'autre part, l'existence d'une relation entre la sensibilité à la photopériode et la capacité de rétention d'humidité des sols.

Des travaux plus récents (Sako, 2015) montrent que les types nommés les plus tardifs sont les plus photopériodiques et très généralement, les types nommés originaires des régions les plus septentrionales sont les moins sensibles à la photopériode. Ils montrent également que les types nommés les plus sensibles à la photopériode sont préférentiellement, mais pas exclusivement, cultivés dans les zones où l'incertitude de l'installation des pluies est plus grande que les aléas pluviométriques en fin de saison des pluies.

Malgré les différences d'échelles spatiales et les limites de certaines des études citées ci-dessus, tous les résultats s'accordent sur l'existence d'une relation entre la longueur du cycle et la sensibilité à la photopériode.

Dans la présente partie du manuscrit, après la description de la variabilité agro-morphologique de notre collection, nous aborderons la question de la stabilité des différents types nommés relativement aux critères de reconnaissance des variétés (essentiellement les caractères décrivant le format de la chandelle dans notre étude) et aux caractères de productivité. Nous analyserons ensuite la diversité phénologique des différents types nommés de la collection, notre questionnement portant notamment sur la relation entre cette diversité et les possibilités de flux de gènes entre types nommés, en particulier ceux qui correspondent aux types précoces et tardifs. Enfin, nous aborderons la question du lien possible entre l'existence des interactions GxE, les potentiels d'adaptation des types nommés aux diverses conditions de nos essais et la circulation des semences de mil dans la région étudiée.

Dans toute la suite de ce chapitre, j'entends par variété un type nommé et reconnu par les agriculteurs. J'utiliserais donc ces deux termes (type nommé et variété) de façon interchangeable.

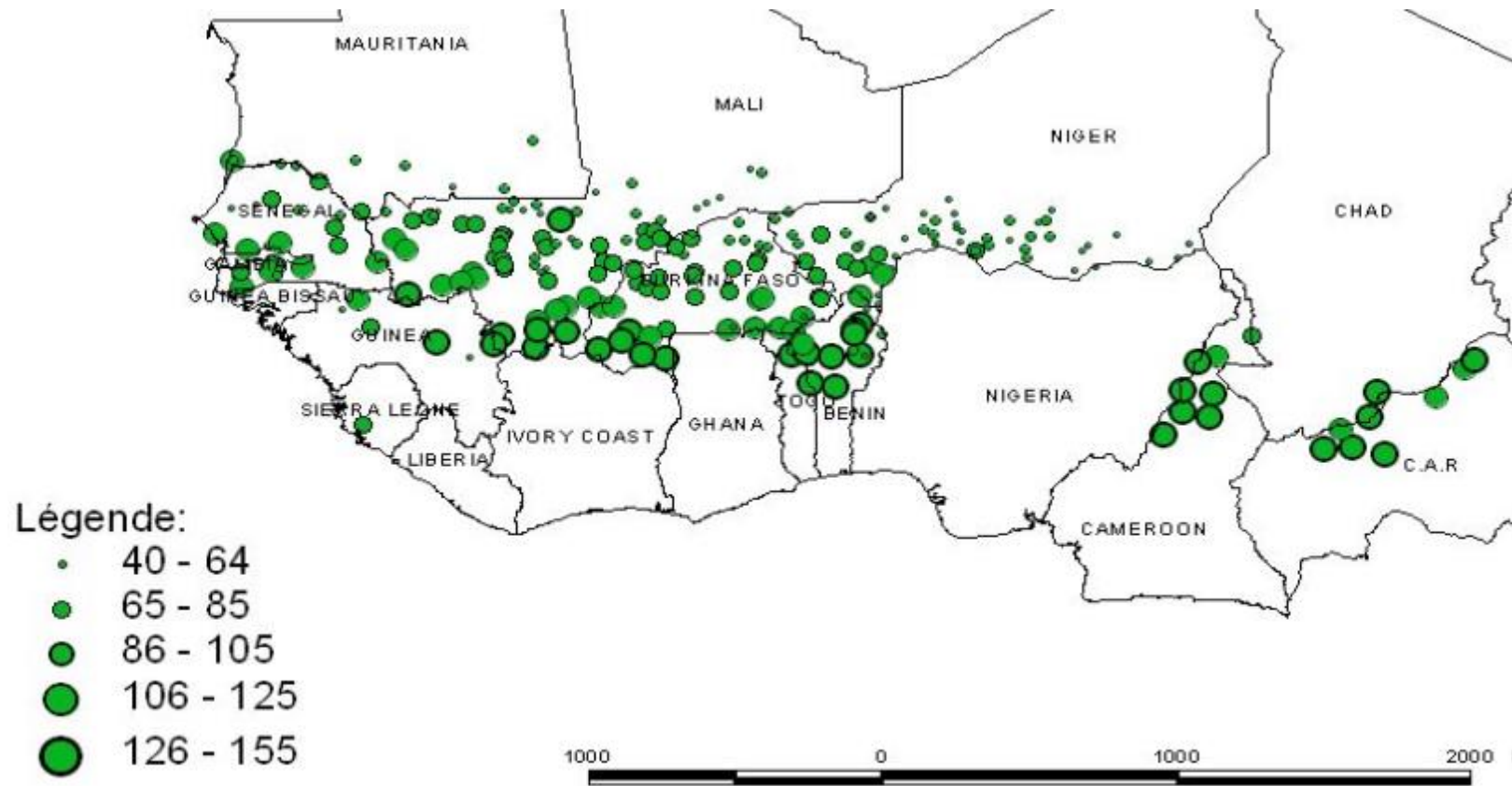


Figure 2: répartition géographique des mils en Afrique de l'ouest sur la base de la longueur du cycle (Délai semis-50% floraison exprimé en jours).

II-MATÉRIEL ET MÉTHODES

1-Sites d'étude :

Les essais ont été conduits pendant la campagne agricole de 2013 dans trois stations de recherche de l'Institut National de la Recherche Agronomique du Niger (INRAN) (figure 3). Il s'agit de :

- la station de Tahoua (latitude N 15°0'0'' et longitude E 5°19'59'') située au Nord Est du Niger dans la zone Sahélo Saharienne, à environ 350 km de Niamey la capitale du Niger,
- la station de Tarna dans la région de Maradi (latitude N13°30' et longitude E 7°06') située au sud-est du Niger dans la zone sahélienne à environ 550 km de Niamey,
- La station de Bengou dans la région de Gaya (latitude N 11°59 et longitude E 3°33) située au sud du Niger dans la zone soudanienne, à environ 250 km de Niamey.

Ces stations de recherches agronomiques sont localisées dans les 3 zones agro écologiques du Niger favorable à l'agriculture. Il s'agit de la zone sahélienne, de la zone sahélo saharienne et de la zone soudanienne qui diffèrent essentiellement par les quantités de pluviométrie annuelle. Cependant cette stratification ne peut être donnée qu'à titre indicatif compte tenu de la forte variabilité inter annuelle (cf. figure 3).

Dans la suite j'utiliserai les dénominations Gaya et Maradi pour les site de Bengou et de Tarna respectivement.

En ce qui concerne la longueur de la saison des pluies dans les régions où se situent nos sites expérimentaux, selon Sivakumar (1993), elle serait de de 80 $\pm$ 25.5 jours à Tahoua ; 97 $\pm$ 25.2 jours à Maradi ; 138 $\pm$ 19.2 jours à Gaya.

Sur les sites de nos essais expérimentaux réalisés en 2013, pendant la période effective des essais c'est-à-dire entre juillet et octobre, les cumuls pluviométriques dans chacun des sites étaient de :

- 184,8 mm en 53 jours à la station de Tahoua.
- 535,2 mm en 32 jours à la station de Maradi
- 554,6mm en 45 jours à la station de Gaya.

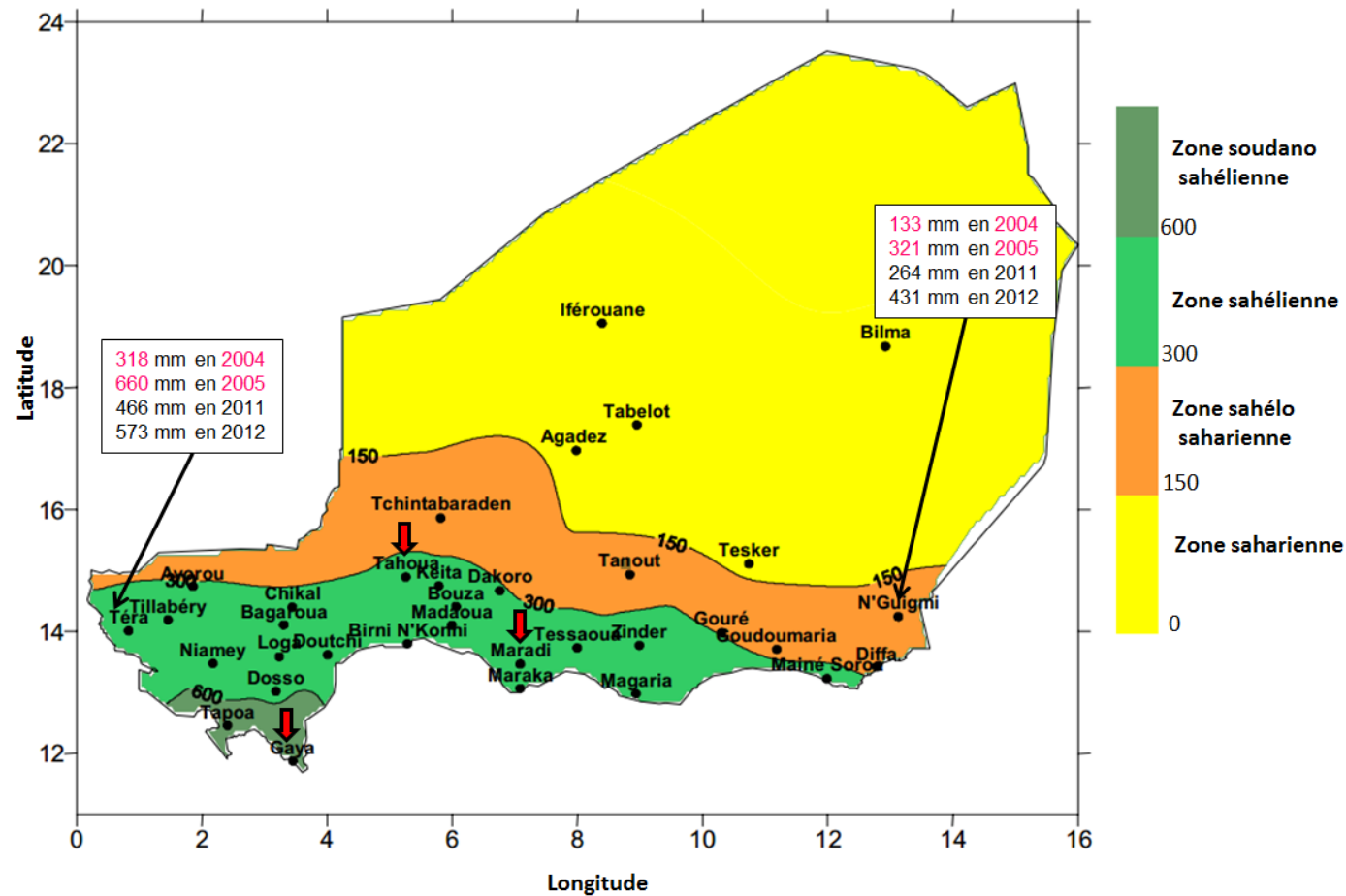


Figure 3: zones climatiques du Niger, définies sur la base de la moyenne pluviométrique annuelle entre 1975 et 2004 Les sites d'essais expérimentaux sont indiqués par des flèches rouges (modifiée de Ministry of Environment and Forests, 2006).

2-Matériel Végétal

Le matériel végétal était composé de 8 types nommés (variétés populations) de mil représentées au total par 12 populations (Tableau 1) puisque le Haini-kiré, le Maewa, le Somno et le Guéro étaient représentés, chacun, par deux populations issues de deux localités différentes. Parmi les populations, huit correspondent classiquement à des types de mils précoces et 4 correspondent à des types tardifs. Dix de ces populations ont été utilisées dans l'analyse de la diversité génétique du chapitre précédent.

J'ai échantillonné en décembre- janvier (2012-2013) ces populations sur un gradient Nord-Sud, Est-Ouest du Niger allant de Diffa à Tillabéry dans le but de couvrir les différentes entités ethno-linguistiques cultivant le mil au Sud Niger

Des enquêtes ont également été réalisées auprès des paysans (Annexes 1 et 2), et à chaque fois que c'était possible, un couple de variétés des types précoce et tardif a été collecté chez le même agriculteur. Les lieux de collectes ainsi que les cycles approximatifs des différentes populations indiqués lors des enquêtes de terrain, sont consignés dans le tableau 1.

Tableau 1: Caractéristiques des types nommés étudiés dans les essais expérimentaux. La durée du cycle est celle qui nous a été donnée par les agriculteurs lors des enquêtes anthropologiques ; * indique les populations qui ont fait partie des analyses génétique présentée dans le chapitre précédent ; tumu et guirmaye sont les appellations locales des chandelles de mil au stade laiteux.

Région	Populations	Village	Altitude	Latitude	Longitude	Type nommé	semis-récolte	Semis-stade grain laiteux (tumu, guirmaye")
DOSSO	P1*	Bagagi	±4m	N 13°51'06"	004°02'49,7"	Guéro	120 jours	70-80 jours
DOSSO	T1*	Bagagi	±4m	N 13°51'06"	004°02'49,7"	Maewa	4 mois	70-80 jours
DOSSO	P2*	tanda	±7m	N 11°59'28,7"	E 003°18'51,7"	Hainikiré	hâtif	70-90 jours
DOSSO	T2*	tanda	±7m	N 11°59'28,7"	E 003°18'51,7"	Somno	6 mois	—
DOSSO	P3*	Lido	±6m	N 12°53'38,1"	E 003°43'32,0"	Guéro	hâtif	90-100 jours
DOSSO	T3*	Lido	±6m	N 12°53'38,1"	E 003°43'32,0"	Maewa	tardif	5 mois
TILLABERI	P4*	Wanzerbe	±6m	N 14° 44'24,9"	E 0°21'41,6"	Hainikiré	120 jours	90 jours
TILLABERI	T4*	Wanzerbe	±6m	N 14° 44'24,9"	E 0°21'41,6"	Somno	—	—
TAHOUA	P5	Moujia	±4m	N 14°22'06,5"	E 005°22'33,0"	Kanawan Hatsi	4 mois	3 mois
TAHOUA	P6	Kalfou		N 14° 51' 28"	E 5° 31' 31"	WianBijini	3 mois	80-90 jours
DIFFA	P7*	Boudoum	± 5m	N 13°09'44,7"	E 012°15'25,8"	Boudouma	50 jours	40 jours
DIFFA	P8*	Boudoum	± 5m	N 13°09'44,7"	E 012°15'25,8"	Moro	70jours	40-50 jours

3-Méthodes

3-1 Dispositif expérimental et conduite des essais expérimentaux

L'expérimentation a été conduite selon un dispositif non irrigué en blocs de Fisher complètement randomisés avec trois répétitions et deux dates de semis par population et par site. Les deux dates de semis sont espacées de 13, 14 et 15 jours respectivement à Maradi, Gaya et Tahoua. Chaque parcelle utile avait une superficie de 3,84m² contenant 14 poquets utiles avec un écartement de 0.8m entre lignes et entre poquets (Annexe 3). Les semis ont été effectués les 8 et 23 Août à Tahoua, 18 et 31 juillet à Maradi, 15 et 29 Juillet à Gaya. Ces différences d'intervalle entre les deux dates de semis sur les 3 sites ont été imposées par les contraintes pluviométriques rencontrées sur chaque site. Les dispositifs expérimentaux de chacun des sites sont présentés en annexe 3.

Un premier désherbage manuel suivi d'un démariage à 1 plan par poquet ont été effectués sur tous les sites, suivis de 2 autres désherbages afin de limiter la compétition des plantes avec les mauvaises herbes. De plus, un apport de fumure sous forme de micro-doses de NPK a été réalisé sur les 3 sites expérimentaux. Au niveau du site expérimental de Tahoua, la tardivité de l'installation de la saison des pluies et les pressions parasitaires notamment acridiennes ont compromis l'essai expérimental. L'analyse spécifique de cet essai n'est donc pas présentée dans la partie résultats, néanmoins, les moyennes et les écarts types des quelques caractères qui ont pu être mesurés sont consignés en annexe 4.

3-2 Observation des caractères

Les notations ont porté sur la détermination de trois catégories de caractères. Il s'agit de caractères quantitatifs descriptifs de la phénologie, de l'architecture des plantes et de la productivité (tableau 2). Sur le site de Maradi, à la première date de semis, malheureusement, pour les données de floraison (ETP) une seule valeur par parcelle utile a été notée. C'est pourquoi dans toutes les analyses comparatives, pour ces caractères, les données pour lesquelles nous avons une valeur par plante (Maradi 2^{ème} date de semis et Gaya) ont finalement été résumées par les médianes par parcelle.

Tableau 2: Variables mesurées, acronymes et description des caractères mesurés.

Variables	Acronyme	Description
Vigueur à la Levée	VL	Vigueur à la levée des plantes (notation qualitative sur une échelle de 1 à 5)
Nombre de Talles au Stade Juvénile	NTSJ	Nombre de talles au 25 ème jour après semis
Délai semis-50% Floraison (mesure au niveau parcelle)	50% Flo	Nombre de jours, du semis jusqu'au moment où 50% des plantes de la parcelle ont fleuri
Délai semis-épiaison tige principale	ETP	Nombre de jours entre le semis et l'épiaison de la tige principale
Epiaison de la dernière talle	EPDT	Nombre de jours entre le semis et l'épiaison de la dernière talle
Hauteur de la plante (cm)	HP	Hauteur de la plante à partir du collet jusqu'à la feuille drapeau
Nombre de talles productifs	TPROD	Nombre de talles qui ont produit des chandelles productives (taux de remplissage en grains acceptable)
Longueur de la chandelle (cm)	LE	Correspond à la taille de la chandelle mesurée de la base au sommet
Circonférence de la chandelle (cm)	CE	Circonférence de la chandelle mesurée après la récolte
Poids par poquet	PD	Poids pour chaque poquet (tige principale + talles productifs) des grains récoltés mesuré en gramme (1 plante par poquet)

3-3Analyse des données

A-Analyses de variance et description de la diversité

Les données obtenues ont été analysées à l'aide du logiciel R version 3.1.1 (R Development Core Team, 2010).

Les effets principaux ont été testés selon un modèle à 3 facteurs fixes : « Site », « Date de semis » (hiérarchisé dans site) et « Populations » (croisés avec les deux autres). Nous avons ainsi estimé en plus des 3 effets principaux, les interactions « Dates de semis » * « Populations » et « Site » * « Populations ». L'analyse de variance du type III a été utilisée.

Le test des rangs de Wilcoxon a été utilisé pour les comparaisons multiples avec une correction de Bonferroni-Holm (Holm, 1979). À cause de l'hétéroscédasticité et de la non-normalité de nos données, des analyses non paramétriques ont été privilégiées, en utilisant des tests de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) et une extension de ce dernier, le test de Scheirer-Ray-Hare (Scheirer *et al.*, 1976 ; Sokal & Rohlf, 1995). Des corrections de Bonferroni-Holm ont été réalisées pour les tests multiples et pour les ANOVA (Holm, 1979).

Les niveaux d'association statistique entre les différents caractères agro-morphologiques ont été estimés par le coefficient de corrélation de Pearson et de Spearman.

Des analyses en composantes principales et des box plots ont été réalisés afin de visualiser la variabilité contenue dans nos données.

B- Analyses de la sensibilité à la photopériode

Le mil est généralement considéré comme une plante de jours courts, mais on observe cependant une grande variation de la réponse à la photopériode chez les mils cultivés avec des variétés insensibles à la longueur du jour dont la durée du cycle ne varie pas selon la photopériode ; des variétés qui fleurissent d'autant plus vite que les jours sont courts (plantes de jours court facultatifs) ; ou encore des variétés très sensibles à la photopériode et qui ne fleurissent qu'en période de jours courts (plantes de jours courts absolus) (Belliard & Pernes, 1985; Clerget *et al.*, 2007; Haussmann *et al.*, 2006; Sanon *et al.*, 2014). Chez les mils photosensibles, l'une des expressions phénotypiques les plus fortes est la réduction de la phase végétative lorsque les semis sont retardés. Cette réduction entre deux dates de semis est généralement utilisée pour comparer des variétés (Clerget *et al.*, 2007)

Nous avons utilisé les délais semis-floraisons et semis- épiaison de la tige principale pour estimer la durée de la phase végétative de nos variétés locale. Celles-ci sont très corrélées à la

durée du cycle global dans la mesure où la période de la floraison à la maturité ne varie que très peu selon les variétés. Comme les essais ont été réalisés en conditions de jours raccourcissant, nous avons estimé le coefficient de photopériodisme (Kp), qui permet d'avoir une mesure relative de la sensibilité à la photopériode de notre collection. Il est obtenu en faisant le rapport de la différence des durées semis-épiaison (ou floraison) de la tige principale (SFD1) entre la première et la deuxième (SFD2) date de semis sur l'écart entre les deux dates de semis ($D2 - D1$) (Clerget *et al.*, 2007).

$$Kp = \frac{(SFD1 - SFD2)}{D2 - D1}$$

Ce coefficient de sensibilité à la photopériode Kp nous a permis de classer nos types nommés de mil en fonction de leur sensibilité à la photopériode. Il varie entre 0 et 1. Il est égal à 0 lorsque le délai semis épiaison tige principal n'est pas influencé par la date de semis. Dans ce cas, le type nommé est insensible à la photopériode. Il est égal à 1 lorsque le raccourcissement de la phase végétative compense exactement la différence des écarts entre les deux dates de semis, c'est-à-dire que le cycle du type nommé est plus court lorsque les dates de semis sont plus tardives. Cela correspond à un type nommé sensible à la photopériode.

C-Analyses de stabilité des caractères

C-1- Présentation du concept

Si l'analyse de variance permet d'identifier la présence des interactions populations*date de semis et populations*site dans nos essais, elle ne permet pas de connaître la stabilité phénotypique de chacune des variétés à travers le gradient environnemental ni la contribution relative de chaque population étudiée dans l'interaction. La mesure de la stabilité des variétés permet d'identifier les caractères qui restent stables quels que soient la date de semis ou le site.

Plusieurs méthodes ont été proposées pour analyser la stabilité (Lin *et al.*, 1986; Flores *et al.*, 1998). Cependant la définition de la stabilité est encore floue. C'est un concept dont la définition varie selon les auteurs. Nous rapportons les descriptions de Lin *et al.*, (1986) et celles de Becker et Leon (1988) dans les paragraphes suivant.

Lin *et al.*, (1986) ont décrit trois types de stabilité :

Type 1: Une variété est considérée comme stable si la variance de ses performances évaluées dans différentes conditions environnementales est faible. Dans notre essai, une population stable sera celle dont le caractère considéré n'est pas influencé par la date de semis et le site. Du fait de la constance du phénotype de la variété, quel que soit l'environnement, Becker & Léon (1988) ont nommé ce concept, stabilité statique ou biologique, par opposition au concept dynamique. Ce type de stabilité est donc particulièrement adéquat pour identifier les caractéristiques morphologiques et architecturales qui restent stables quel que soit l'environnement et pouvant donc être un critère de distinction et ou de sélection des types variétaux, en particulier parce que le résultat ne dépend pas des autres variétés dans l'essai. Les paramètres statistiques qui décrivent ce type de stabilité sont le coefficient de variation (CV_i) (Francis & Kannenberg, 1978) et la variance environnementale de la variété (σ_i^2) (Roemer et Later, 1917 in Becker et Leon, 1988).

Type 2: Une variété est stable si sa réponse aux différents environnements est semblable à la réponse moyenne de toutes les variétés considérées dans l'essai, c'est-à-dire que la réponse de la variété stable est parallèle à la réponse générale de toutes les variétés dans tous les environnements. C'est donc une mesure relative parce que la stabilité d'une variété est dépendante des autres variétés de l'essai, de telle sorte que si la même variété est évaluée avec d'autres variétés, le résultat pourrait être différent. Les paramètres statistiques qui décrivent ce type de stabilité sont le coefficient de régression (b_i) (Finlay & Wilkinson, 1963) et la variance de la stabilité de Shukla (1972) (s_i^2) (Shukla, 1972).

Type 3: Une variété est considérée comme stable si le carré moyen résiduel du modèle de régression du caractère en fonction de l'indice de l'environnement est faible. L'indice de l'environnement est la moyenne du caractère de toutes les variétés dans l'environnement j moins la moyenne du caractère de toutes les variétés dans tous les environnements.

La stabilité sera maximale lorsque la différence entre le rendement d'une variété et l'indice environnementale est constante. En cas d'inconstance de cette différence, la variété peut être considérée comme interagissant avec l'environnement. Becker & Leon, (1988) proposent de regrouper les types 2 et 3 en un seul concept, qu'ils appellent stabilité dynamique ou encore stabilité agronomique. Les paramètres statistiques qui décrivent ce type de stabilité sont décrits par Eberhart & Russell (1966) et par (Perkins & Jinks, 1968).

C-2- Méthodes de calcul de la stabilité utilisées dans cette thèse

Je me suis intéressé à la stabilité des caractères cibles de la reconnaissance des variétés par les agriculteurs nigériens (CE, LE). En particulier, à la quantification des effets environnementaux sur ces caractères au sein de chacune des populations afin de tester l'hypothèse de possibles confusions dans la reconnaissance des variétés selon les conditions de culture de nos essais expérimentaux. J'ai donc utilisé pour cette approche le concept statique de la stabilité. Je me suis également intéressé à certains facteurs qui peuvent impacter la circulation des semences dans la région. En effet, les isohyètes pluviométriques étant fortement orientés selon la latitude, on pourrait imaginer que certaines variétés, dont la durée du cycle serait plus plastique, pourraient facilement être cultivées à diverses latitudes. C'est pourquoi je me suis intéressé à l'analyse de la stabilité de l'épiaison de la tige principale (ETP). Par ailleurs, la productivité des variétés est évidemment un paramètre essentiel pour les agriculteurs, qui pourrait aussi influencer sur le potentiel d'adoption de ces variétés. Or la forte variabilité environnementale peut fortement impacter ce paramètre, ce qui limiterait l'adoption de variétés (ou de populations) exogènes par les agriculteurs. Pour tester cette hypothèse, j'ai analysé la stabilité du poids des grains. Étant donné que les agriculteurs expriment leur production en bottes²⁹ (Photo 3) je me suis également intéressé au nombre de talles productifs, c'est-à-dire le nombre de chandelles par poquets. On peut aussi se demander si les stratégies de choix des variétés cultivées une année donnée par les agriculteurs ne s'appuieraient pas en partie sur les différences de plasticité phénotypique de ces variétés, mais aussi sur la prédictibilité de leurs performances dans des conditions d'environnement variables. C'est pourquoi je me suis orienté vers l'approche dynamique de la stabilité pour ces analyses. Elles contribueront à discuter des « potentiels » migratoires des différentes variétés.

²⁹ Après 3 à 5 mois le mil est récolté, les chandelles coupées sont regroupées en tas et mises en bottes. Ces bottes sont d'abord séchées au soleil puis transportées (généralement sur la tête ou dans des charrettes) pour être stockées au village. Les agriculteurs évaluent leur production en termes de nombre de botte.



Photo 1 : Bottes de mil (Photo T. Robert).

1-Calcul de la stabilité Statique

Ce concept de stabilité a été approché par le calcul de la variance environnementale proposé par Roemer and Later (1917). Le modèle est le suivant (Roemer and Later ,1917 in Becker & Leon, 1988):

$$\sigma_i^2 = \frac{\sum_j (X_{ij} - X_{i.})^2}{E - 1}$$

Où σ_i^2 est la variance environnementale de la variété i

X_{ij} = moyenne de la $i^{ème}$ variété dans le $j^{ème}$ environnement,

$X_{i.}$ = moyenne de la variété i dans tous les environnements.

E = nombre d'environnement.

2- Calcul de la stabilité dynamique

Toutes les méthodes de calculs de stabilité reposant sur la quantification des interactions GxE appartiennent au concept dynamique de la stabilité (Becker & Leon, 1988). Il est important de noter qu'une possibilité de classification des différents environnements est nécessaire pour interpréter les résultats des analyses de la stabilité dynamique. Je me suis servi de l'indice de l'environnement (écart entre la moyenne de toutes les variétés dans un environnement et la moyenne de toutes les variétés dans tous les environnements) pour classer mes différents environnements.

2-1 L'écovalence ou part relative de chaque variété dans l'interaction

Wricke (1962, 1964) a défini le concept de l'écovalence comme étant la contribution de chaque variété à l'interaction GxE (Wricke 1962, 1964 in Becker, 1981).

Pour connaître la part relative de chacune de mes populations dans les interactions populations*environnements, j'ai donc calculé l'écovalence de chaque population à partir de la formule proposée par Wricke :

$$Wi = \sum_j (Y_{ij} - Y_{i.} - Y_{.j} + Y_{..})^2$$

Où Wi est l'écovalence de la variété i ,

Y_{ij} = valeur de variété i dans l'environnement j ,

$Y_{i.}$ = valeur moyenne de la variété i sur tous les environnements,

$Y_{.j}$ = valeur moyenne de l'environnement j calculée sur toutes les variétés.

$Y_{..}$ = moyenne générale de toutes les variétés dans tous les environnements.

Une variété avec une écovalence de 0 est considérée comme stable dans le sens où elle ne contribue pas à l'interaction.

Le logiciel R a été utilisé pour calculer l'écovalence de Wricke (Wi) (Wricke, 1962), le coefficient de régression linéaire (bi) (Finlay & Wilkinson, 1963) ainsi que les déviations par rapport à la droite de régression ($S^2 di$) (Eberhart & Russell, 1966).

2-2 Calcul du Coefficient de régression (bi) et de déviation par rapport à la droite de régression (Sd_i^2)

Cette méthode est basée sur une approche de régression. Elle consiste en l'utilisation d'un modèle de régression linéaire où la moyenne d'un caractère pour chaque variété dans chaque

environnement est régressée sur l'indice environnemental (mesurée par la différence entre la moyenne de ce caractère dans un environnement et la moyenne de ce caractère dans tous les environnements).

Le model de la régression est :

$$Y_{ij} = m + b_i I_j + \delta_{ij}$$

Où Y_{ij} = moyenne de la $i^{ème}$ variété dans le $j^{ème}$ environnement.

m = moyenne de toutes les variétés dans tous les environnements.

b_i = le coefficient de régression de la $i^{ème}$ variété sur l'indice de l'environnement.

I_j = indice de l'environnement qui représente l'écart entre la moyenne de toutes les variétés dans l'environnement j et la moyenne globale (moyenne de toutes les variétés dans tous les environnements).

δ_{ij} = L'écart à la régression de la $i^{ème}$ variété dans l'environnement j .

Deux paramètres de stabilité sont calculés : il s'agit du coefficient de régression (b_i), qui mesure la réponse de la variété aux variations de l'environnement testées et du carré moyen des écarts ($S^2 d_i$) à la droite de régression, mesurant l'écart entre le comportement réel de la variété dans les différents environnements et la prédiction que l'on peut en faire sur la base du modèle de régression.

Finlay & Wilkinson (1963) ont montré que, chez l'orge, la variété ayant un coefficient de régression proche de 1 et un rendement élevé serait adaptée aux conditions de culture favorable, les variétés ayant un coefficient de régression proche de 1 et un rendement faible seraient adaptées aux conditions de culture marginales.

Eberhart & Russell (1966) ont montré qu'en plus du coefficient de régression, la déviation à la régression est un bon estimateur de la stabilité.

Afin d'évaluer la significativité des différences de ces paramètres entre différentes populations, des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés.

III-RESULTATS

Avertissement : Pour une question de clarté, les figures et tableaux de chaque partie seront mis à la fin de la partie.

I-Diversité morphologique et phénologique de la collection

1) Evaluation de l'effet des facteurs principaux de variation et des effets d'interactions

Les tableaux 3, 4 et 5 présentent les résultats d'analyse de variance sur l'ensemble des caractères mesurés et pour le dispositif complet (sites de Maradi et Gaya avec deux dates de semis par site). Les résultats montrent que les effets principaux testés dans ce plan d'expérience (Site, date de semis et population) sont tous hautement significatifs pour tous les caractères évalués, sauf l'effet population pour le caractère vigueur à la levée et l'effet site pour les caractères nombre de talles au 25^e jour après semis, le nombre de talles productifs, le poids de grains par poquet, et la longueur de la chandelle. L'existence d'un effet site fortement significatif pour presque tous les caractères n'est pas surprenant compte tenu des fortes différences environnementales entre ces deux sites expérimentaux (pluviométrie, températures, photopériode, qualité des sols...). Les conditions moins favorables à Maradi ont plus contraint le développement des plantes relativement aux conditions de Gaya (en moyenne plantes nettement plus petites, diminution des dimensions de la chandelle et des plantes qui sont globalement beaucoup moins productives), malgré une durée du cycle plus longue à Maradi pour tous les types nommés (sauf le Somno de Tanda pour la première date de semis) (figure 4 et 5). En effet, le site de Maradi a connu un épisode sec fin Juillet qui a pu affecter fortement la croissance des plantes, en particulier pour la première date de semis (figure 6). Le comportement des différentes populations varie parfois profondément en fonction des dates de semis. C'est le cas en particulier pour la longueur de la chandelle (LE), la hauteur des plantes (HP), mais beaucoup moins pour la phénologie (ETP, 50% Floraison) contrairement à ce à quoi on aurait pu s'attendre avec des variétés photopériodiques. En particulier, on observe même en moyenne un allongement entre les dates 1 et 2 de semis à Maradi. Cependant, le Somno de Tanda (T2) et le Maewa de Lido (T3) montrent un comportement plus attendu pour des variétés tardives, avec une forte diminution de la durée du cycle pour la deuxième date de semis dans les deux sites (figures 7 et 8).

La circonférence de la chandelle (CE) dans l'essai de Gaya est nettement plus faible pour chacune des populations à la deuxième date de semis relativement à la première date de semis (figure 9, annexe 7), un effet qui n'est pas retrouvé sur le site de Maradi, alors que la

situation inverse est observée pour le nombre de talles (NTSJ et TPRO). En revanche, les tendances observées pour le poids de grains par poquet (Pd) sont contradictoires puisque si à Maradi, la production est globalement moins bonne pour la seconde date de semis par rapport à la première date, à Gaya les interactions populations * dates de semis sont fortes (figure 4 et 5).

L'ANOVA montre aussi des effets d'interactions (population * site et population * date de semis) fortement significatifs pour tous les caractères sauf pour le nombre de talles productifs et la circonférence de la chandelle qui ne montrent pas d'interactions population *site, ainsi que le poids de grains par poquet et la longueur de la chandelle (pas d'interaction population * date). Ces résultats traduisent donc une forte disparité du comportement des variétés selon les différentes conditions de culture (site et dates de semis).

Tableau 3 : Analyses de variances des caractères phénologiques entre les sites de Gaya et de Maradi (Pvalues corrigées pour tests multiples). SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.

	Vigueur à la levée					50% floraison				
Source de variation	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif
Population	2109897	11	1.3813	0.1748	NS	146256981	11	184.324	< 2.2e-16	***
Site	7378229	1	53.1338	4.482e-13	***	6678851	1	92.589	< 2.2e-16	***
Date (Site)	7305396	2	26.3047	5.312e-12	***	34069429	2	236.153	< 2.2e-16	***
Population *Site	11124568	11	7.2830	2.617e-12	***	34075737	11	42.945	< 2.2e-16	***
Population *Date	6742648	11	4.4142	1.382e-06	***	17814158	11	22.451	< 2.2e-16	***
Résiduelle	274806372	1979				142753859	1979			
épiaison tige principale						épiaison dernière talle				
Population	212231568	11	813.15	< 2.2e-16	***	89365309	11	61.252	< 2.2e-16	***
Site	18286039	1	770.68	< 2.2e-16	***	20921498	1	157.737	< 2.2e-16	***
Date (Site)	33866067	2	713.65	< 2.2e-16	***	5893534	2	22.217	2.871e-10	***
Population *Site	53070827	11	203.34	< 2.2e-16	***	27771616	11	19.035	< 2.2e-16	***
Population * Date	32616823	11	124.97	< 2.2e-16	***	17470087	11	11.974	< 2.2e-16	***
Résiduelle	46956281	1979				262485274	1979			
Hauteur de a plante										
Population	14914345	11	4.8226	2.242e-07	***					
Site	7884000	1	28.0426	1.319e-07	***					
Date (Site)	15270722	2	27.1582	2.314e-12	***					
Population*Site	22568555	11	7.2976	2.443e-12	***					
Population *Date	4942449	11	1.5982	0.09284	NS					
Résiduelle	556383529	1979								

Tableau 4:Analyses de variances des caractères architecturaux entre les sites de Gaya et de Maradi (Pvalues corrigées pour tests multiples). SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.

Nombre de talles primaires						Nombre de talles producteurs					Poids par poquet				
Source de variation	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif
Population	58572970	11	18.4165	< 2.2e-16	***	19908546	11	5.8007	2.621e-09	***	9080002	11	2.6121	0.0026259	*
Site	967604	1	3.3466	0.067495	NS	912865	1	2.9258	0.087333	NS	1143657	1	3.6190	0.0572671	NS
Date (site)	3411014	2	5.8987	0.002791	NS	8244662	2	13.2122	1.995e-06	***	3644059	2	5.7657	0.0031861	*
Population* Site	12431948	11	3.9089	1.258e-05	***	5150807	11	1.5008	0.124315	NS	11096481	11	3.1922	0.0002588	**
Population*Date	9268329	11	2.9141	0.000800	**	9665141	11	2.8161	0.001182	*	8001659	11	2.3019	0.0084718	NS
Résiduelle	572193985	1979				617468566	1979				625387342	1979			

Tableau 5 : Analyses de variances des critères de sélection entre les sites de Gaya et de Maradi (Pvalues corrigées pour tests multiples) ; SCE : somme des carrés des écarts ; DDL : degré de liberté ; NS : non significatif ; *** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%.

Circonférence de la chandelle						Longueur de la chandelle				
Source de variation	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif	SCE	DDL	F	Pr(>F)	Signif
Population	12099094	11	4.3593	1.761e-06	***	89139426	11	34.3597	< 2.2e-16	***
Site	19699040	1	78.0734	< 2.2e-16	***	2297310	1	9.7407	0.001828	NS
Date (site)	119169960	2	236.1538	< 2.2e-16	***	21627891	2	45.8518	< 2.2e-16	***
Population* Site	3751334	11	1.3516	0.1897	NS	13376912	11	5.1563	4.979e-08	***
Population* Date	14264406	11	5.1395	5.372e-08	***	2637557	11	1.0167	0.428536	NS
Résiduelle	499329964	1979				466738814	1979			

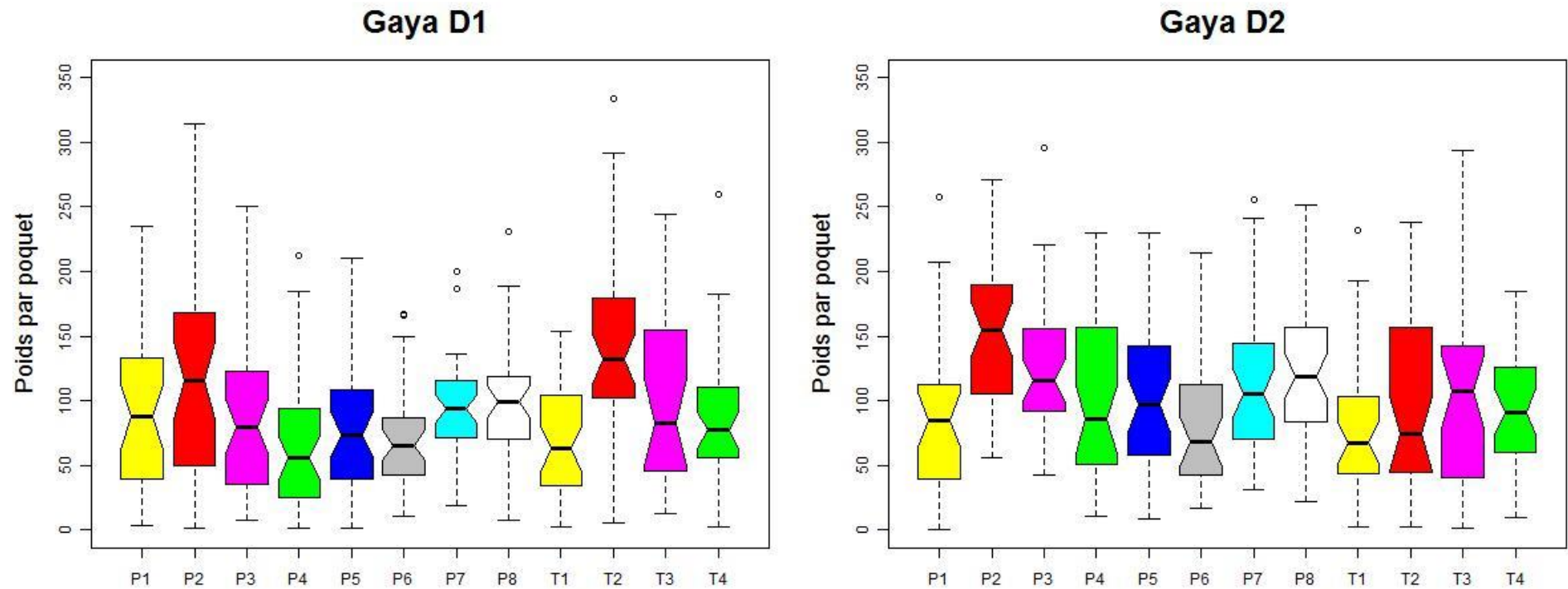


Figure 4: Boxplot du poids par poquet de chacune des populations pour les deux dates de semis du site expérimental de Gaya, le trait noir correspond à la médiane.

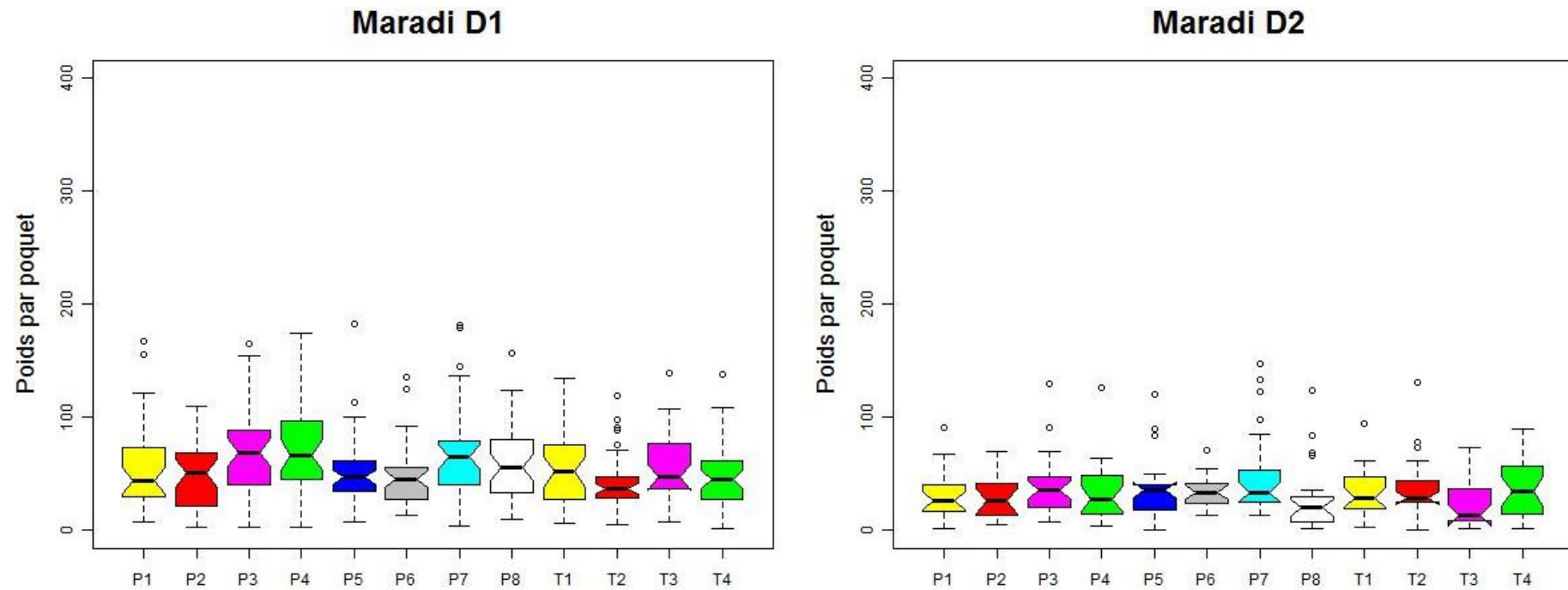


Figure 5: Boxplot du poids par poquet de chacune des populations pour les deux dates de semis du site expérimental de Maradi, le trait noir correspond à la médiane.

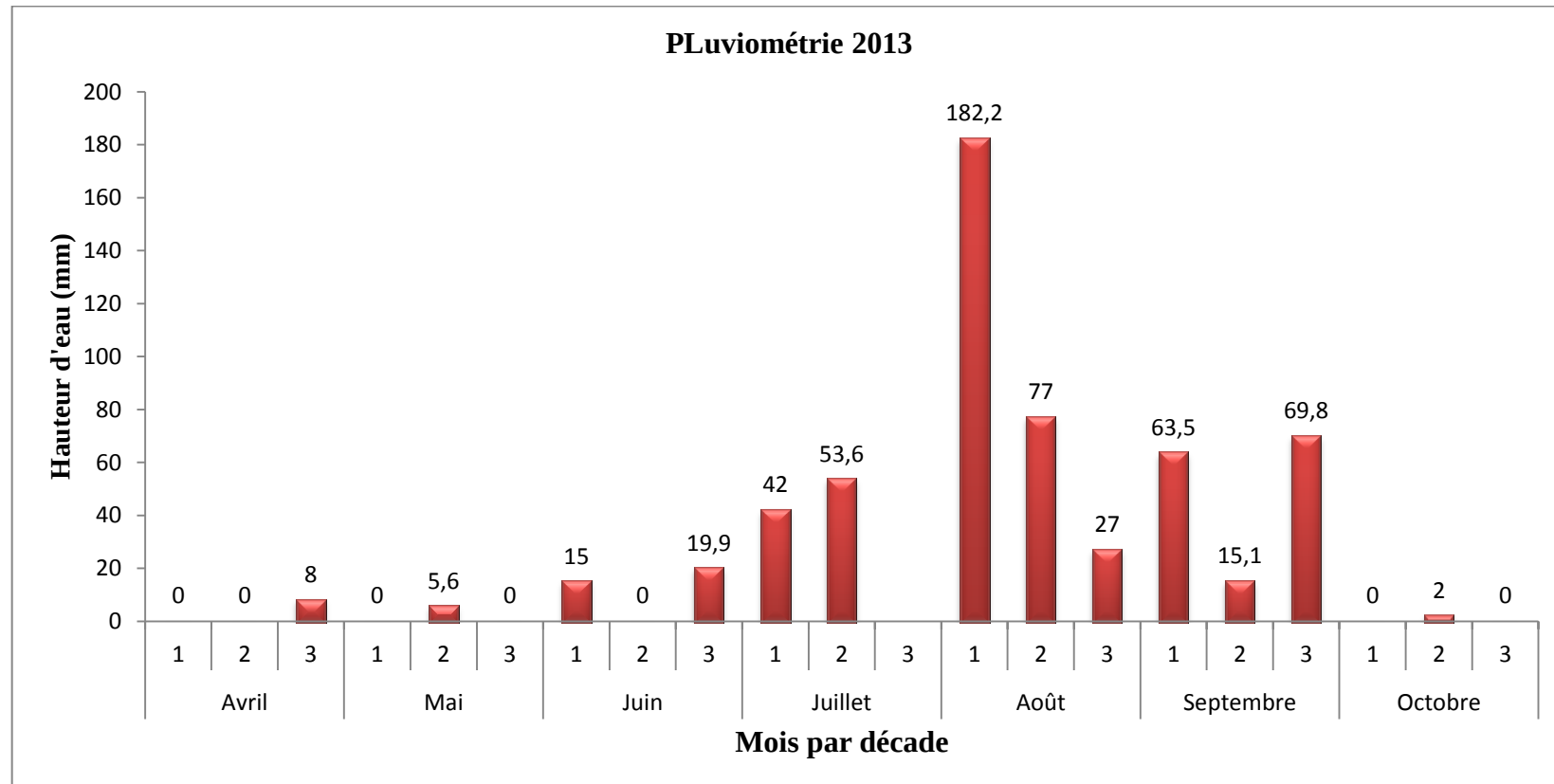


Figure 6: Pluviométrie par mois et par décade sur le site expérimentale de Maradi ; 1: première décade; 2: deuxième décade; 3: troisième décade.

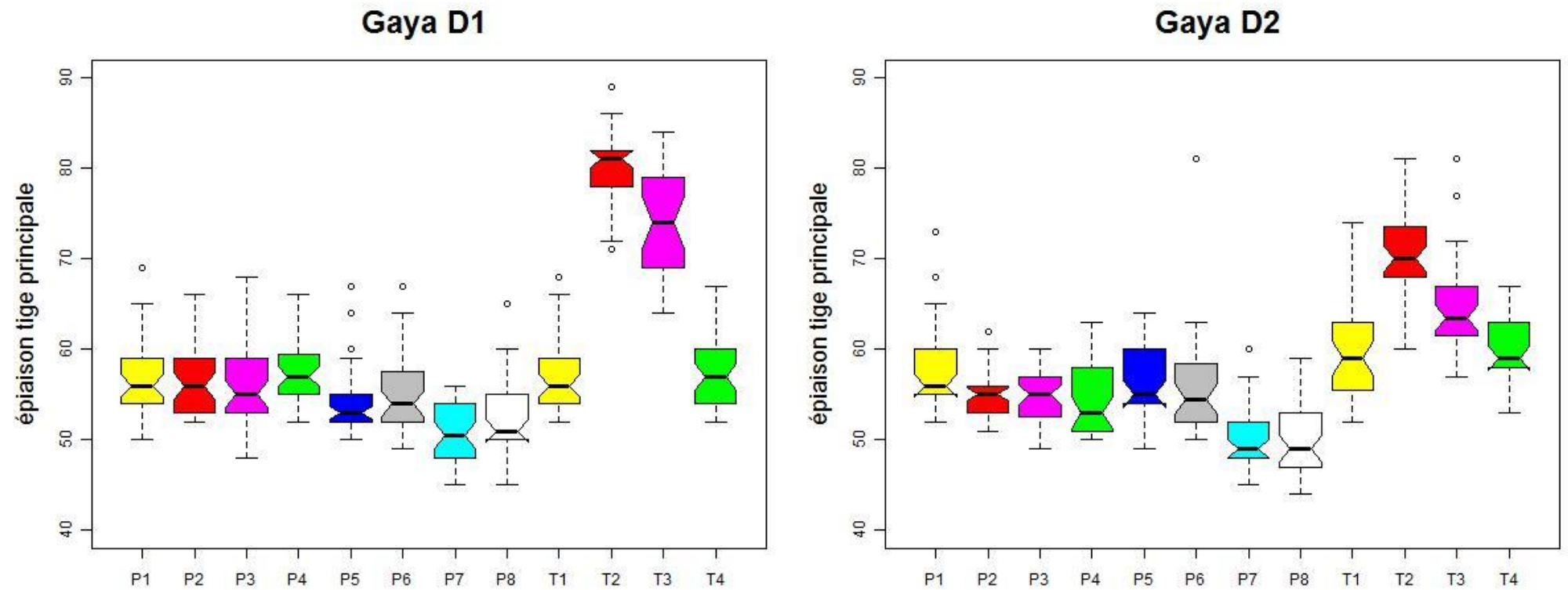


Figure 7: Boxplot de l'épaisseur de la tige principale en fonction des populations sur le site expérimental de Gaya, le trait noir correspond à la médiane.

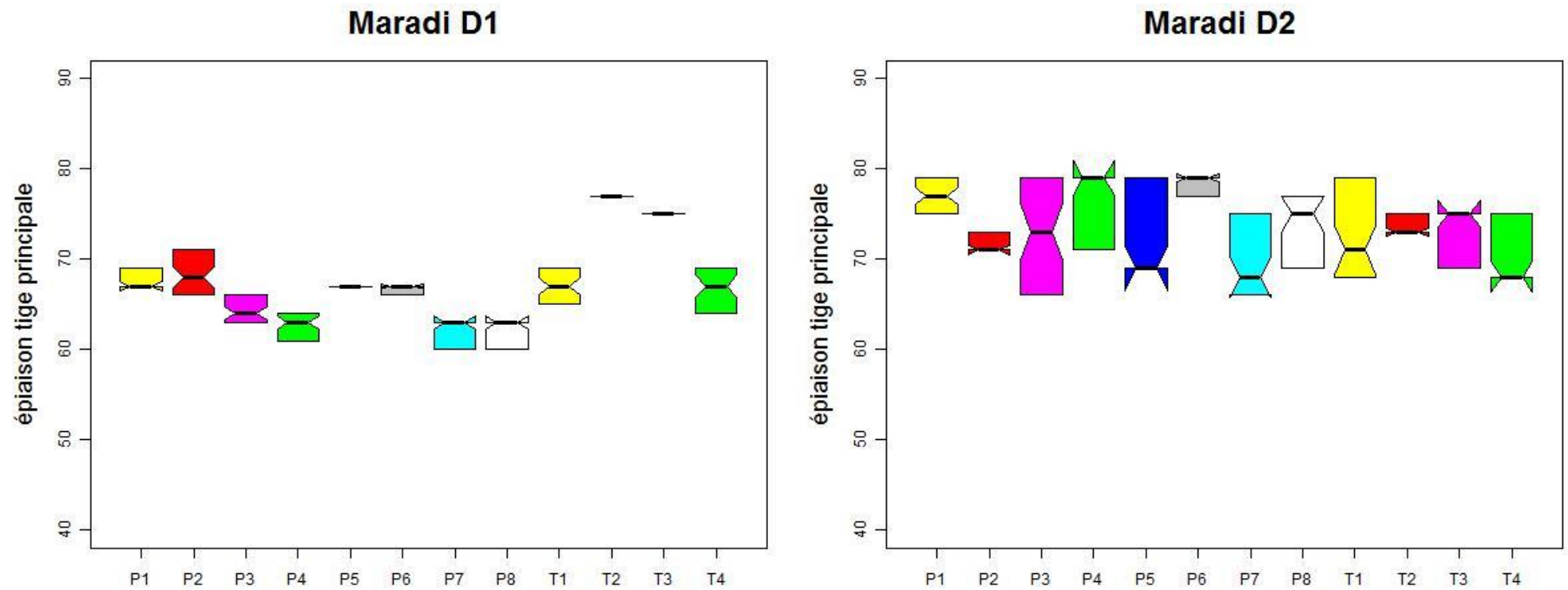


Figure 8: Boxplot de l'épaisseur de la tige principale en fonction des populations sur le site expérimental de Maradi (réalisé sur les rangs par parcelle utile).

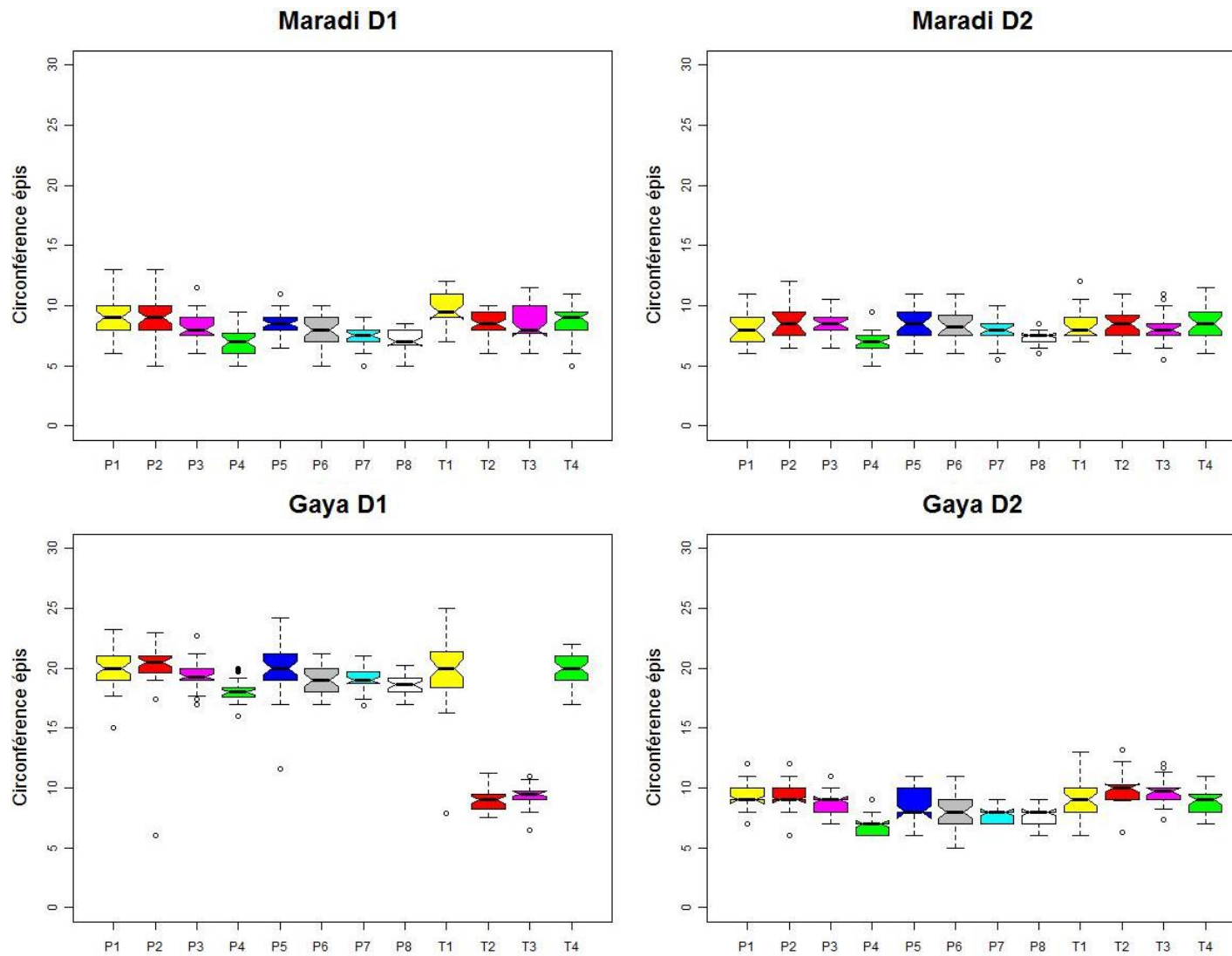


Figure 9: Boxplot de la circonférence de la chandelle en fonction des populations entre D1 et D2 sur le site expérimental de Gaya et de Maradi.

2) -Structure et identités des types nommés

Les valeurs moyennes et les écarts types de chaque population dans les différentes conditions d'essai sont consignés dans l'annexe 5. Dans la mesure où nos analyses de variance ont mis en évidence de fortes interactions population*date de semis et population*site pour la plupart des caractères, les analyses multivariées descriptives de la diversité ont été réalisées par site et par date de semis (annexe 6). Les résultats montrent tout d'abord la forte variabilité intra-populationnelle, à l'instar de ce qu'ont montré les données de polymorphisme des locus microsatellites. En effet, on se rend compte que deux populations différentes d'un même type nommé cultivé par des agriculteurs différents peuvent présenter des différenciations phénotypiques parfois plus importantes que deux types nommés différents. Ceci est particulièrement notable pour les deux types nommés Maewa (T1 et T3) et Somno (T2 et T4) qui, dans la plupart des cas (sites et dates de semis), sont éloignés sur le graphe de l'ACP (annexe 6). Cette conclusion est également vraie, dans une moindre mesure pour les deux populations de Haini-kiré (P2 et P4) et de Guéro (P1 et P3).

Cette analyse met aussi en exergue les nettes particularités des mils des Kanuri (P7 et P8) par rapport aux mils des Zarma-Songhay et des Hausa. En effet, les mils des Kanuri ont une vigueur à la levée plus faible mais ont produit plus de talles productifs (TPRO) à Gaya date 1 et Maradi date 2 (annexe 5) ou sont plus précoces à Gaya date 2 (GD2) et Maradi date 1 (MD1) (annexe 5). Les mils des Kanuri (Boudouma et Moro, P7 et P8 respectivement) ont en moyenne produit 5 talles productifs alors que les autres populations de mils de l'ouest du Niger ont produit en moyenne 3 talles productifs (avec un maximum de 4 pour le Wiyan bijini de Kalfou et un minimum de 3 pour le Haini-kiré de Tanda). Le Boudouma et le Moro épient en moyenne 50 et 52 jours après semis respectivement, alors que les mils des Hausa et des Zarma-Songhay épient en moyenne 61 jours après semis (le Somno de Tanda étant le plus tardif (délais semis-épiaison de 80 jours), le plus précoce étant le Kanawan Hatsi de Moujia (54 jours). Ces résultats sont attestés aussi par les comparaisons multiples de moyennes qui révèlent également que globalement les mils des Kanuri diffèrent des autres types nommés pour la longueur de la chandelle (LE) (ils ont des chandelles nettement plus courtes).

Les analyses en composantes principales (Annexe 6) pointent la particularité des populations correspondant à des types nommés généralement tardifs des deux localités du sud, le Maewa de Lido (T3) et le Somno de Tanda (T2) par rapport à toutes les autres populations de mils, y compris les populations Maewa, de Bagagi (T1) et Somno de Wanzerbé (T4). Cependant, du fait des fortes interactions population*date de semis et population*site, sur l'ensemble des

conditions expérimentales (Site et date de semis) seules la tardivité de floraison et un tallage évalué au stade végétatif (NTSJ) plus important que les autres populations les caractérisent.

Il est en particulier intéressant de constater que les types nommés tardifs ne produisent pas plus de grains que les types nommés précoces, sauf pour le Somno de Tanda sur le site de Gaya et pour la première date de semis. Ce résultat est particulièrement étonnant dans la mesure où les types nommés correspondant généralement à des tardifs (selon le discours des agriculteurs) sont censés correspondre à des variétés très photopériodiques (Hausmann, 2007), ayant une phénologie bien différente des variétés précoces. Nos résultats ne permettent pas d'identifier clairement 2 groupes de mils qui correspondraient aux Somno et Maewa d'une part et les variétés précoces d'autre part.

Pour mieux comprendre ces résultats nous avons, dans un premier temps quantifier le photopériodisme de chacune des populations de l'essai (cf. matériel et méthodes), puis réalisé une approche comparative ciblant les couples de types nommés précoces/tardifs cultivés par un même agriculteur pour les 4 villages, Bagagi, Lido, Wanzerbé et Tanda où notre échantillonnage nous le permettait.

II- Quantification de la sensibilité à la photopériode des populations de la collection

On observe, de manière cohérente, une très forte corrélation entre les valeurs du coefficient de photopériodisme K_p calculées à partir du délai semis-épiaison tige principale (ETP) et celles calculées à partir du délai semis-50% floraison (50% Flo) ($r = 0,99$ *** pour le site de Gaya, $P = 4,811.10^{-11}$, et $r = 0, 0.85$ ***, $P = 0,0004$ pour le site de Maradi). Seuls les K_p calculés à partir du délai semis-épiaison de la tige principale seront donc présentés dans la suite.

On constate, dans nos conditions d'expérience, une large gamme de sensibilité à la photopériode avec des valeurs de K_p calculées à partir du cycle semis-épiaison de la tige principale variant de -0,18 pour le Maewa de Bagagi (tardif) à 0,68 pour le Somno de Tanda sur le site expérimental de Gaya. Sur le site expérimental de Maradi, le K_p varie de -1,05 pour le Haini-kiré de Wanzerbé à 0,26 pour le Somno de Tanda. Cette variabilité concerne aussi les populations différentes du Somno et du Maewa, selon leur localité d'origine (figure 10 et Tableau 6). En particulier, on constate que seuls le Somno de Tanda (T2) et le Maewa de Lido (T3) ont de fortes valeurs de K_p comparativement aux autres variétés, montrant ainsi leur plus grande sensibilité à la photopériode, contrairement aux deux populations de ces types nommés

collectées à Wanzerbé (T4) et Bagagi (T1). Un résultat particulièrement surprenant est le fait que le Haini-kiré de Wanzerbé (P4) montre des valeurs de Kp supérieures au Somno de Wanzerbé (T4). On constate donc que les populations des types nommés Somno et Maewa venant des localités situées les plus au nord (Wanzerbé et Bagagi) sont insensibles à la photopériode, contrairement à leurs équivalents issus des localités du sud (Tanda et Lido).

Bien que les mils les plus tardifs soient les plus photopériodiques (Somno de Tanda et Maewa de Lido), on constate qu'il n'y a pas de corrélation significative entre les données de floraisons de la première date de semis et le Kp lorsque ces deux populations sont exclues des analyses.

À Maradi, on obtient majoritairement des valeurs négatives de Kp à l'exception des deux populations Somno de Tanda et Maewa de Lido (tableau 6). À Gaya, 5 populations parmi les 12 montrent aussi des valeurs négatives de Kp , dont le Somno de Wanzerbé et le Maewa de Bagagi. Ces valeurs négatives traduisent l'allongement de la durée du cycle entre les dates 1 et 2 de semis que nous avons rapporté plus haut, un résultat très inhabituel (cf. Sako, 2015; Sanon *et al.*, 2014). De manière intéressante, le Somno de Tanda (T2) et le Maewa de Lido (T3) présentent des valeurs de Kp nettement plus faibles à Maradi qu'à Gaya (tableau 6).

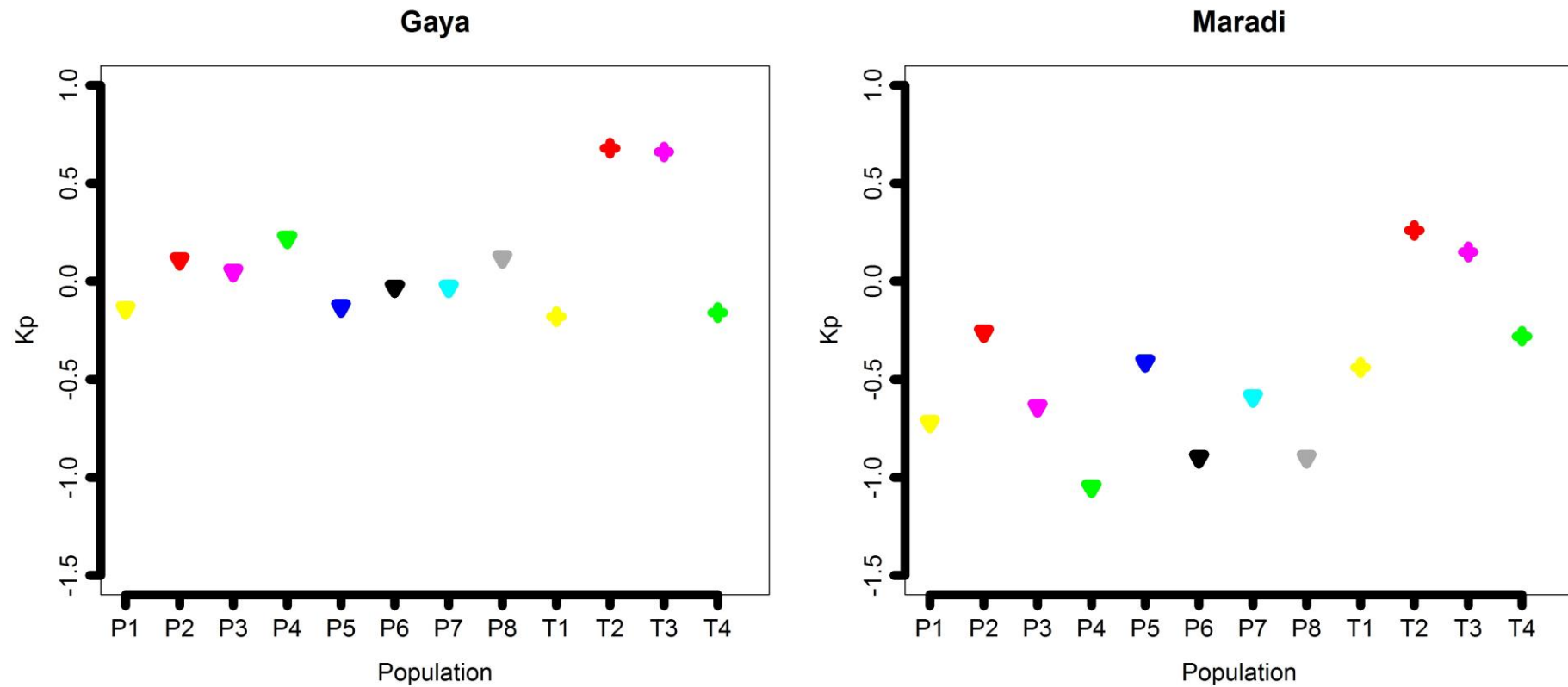


Figure 10: Répartitions du coefficient de sensibilité à la photopériode k_p en fonction de la variété, calculé sur le site expérimental de Gaya.

			Gaya			Maradi		
village	Variété	Population	Kp	ETP GD1	EPTP GD2	Kp	EPTP MD1	EPTP MD2
Bagagi	Guéro	P1	-0,14	56,67	57,33	-0,72	67,67	77
Bagagi	Maewa Ja	T1	-0,18	56	59	-0,44	67	72,67
tanda	Hainikiré	P2	0,11	54,67	54,67	-0,26	64,33	72,67
tanda	Somno	T2	0,68	74	63,67	0,26	75	73
Lido	Guéro	P3	0,05	56,33	54,67	-0,64	68,33	71,67
Lido	Maewa	T3	0,66	81	69,67	0,15	77	73,67
Wanzerbe	Hainikiré	P4	0,22	57	53	-1,05	62,67	76,33
Wanzerbe	Somno	T4	-0,16	57	60	-0,28	66,67	70,33
Moujia	Kanawan Hatsi	P5	-0,13	53,33	56,67	-0,41	67	72,33
Kalfou	Wiyani Bijini	P6	-0,03	54,33	54,67	-0,9	66,67	78,33
Boudoum	Boudouma	P7	-0,03	51	49,67	-0,59	62	69,67
Boudoum	Moro	P8	0,12	51	49,67	-0,9	62	73,67

Tableau 6: Estimation du coefficient de la sensibilité à la photopériode (*Kp*) de chaque population et la durée du cycle semi-épiaison tige principale (ETP) correspondant pour chaque site et pour chacune des dates de semis (GD1=Gaya date de semis 1 ; GD2= Gaya Date de semis 2 ; MD1=Maradi date de semis 1 ; MD2= Maradi Date de semis 2).

III-Approche comparative des couples précoces/tardifs cultivés par le même agriculteur dans 4 localités différentes (deux villages Hausa et 2 villages Zarma-songhay)

Dans les paragraphes qui suivent, nous analyserons les différents couples des régions Hausa et des régions Zarma-Songhay échantillonnés dans 2 villages pour chaque région, et qui sont situés à des latitudes différentes (donc dans des conditions pluviométriques différentes) (figure 11). Rappelons que le Haini-kiré est un type nommé considéré comme précoce par les agriculteurs alors que le Somno est un type nommé considéré comme tardif chez les Zarma-Songhay. Le Guéro est le type nommé considéré comme précoce et le Maewa est le type nommé considéré comme tardif chez les Hausa.

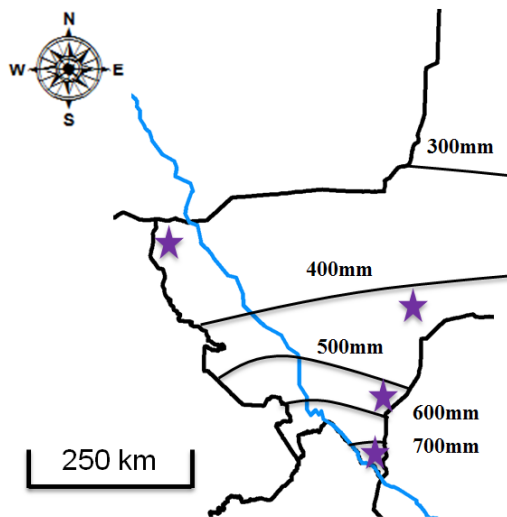


Figure 11: Carte de l'ouest du Niger, les étoiles indiquent les localités comparées (Tanda et Wanzerbé sont des villages Zarma-Songhay, Bagagi et Lido sont des villages Hausa).

1-Etude des caractères autres que ceux décrivant la floraison

A-Région Hausa (types nommés Guéro (type précoce) et Maewa (type tardif))

A-1 Localité de Bagagi (Nord-est de l'aire culturelle Hausa)

Au sein de cette localité, les analyses en composantes principales montrent que les caractères autres que ceux concernant la floraison ne permettent pas de bien distinguer le Maewa (T1) et le Guéro (P1), le chevauchement des aires de distribution des individus correspondant aux deux types nommés sur le graphe de l'ACP étant très large, sauf peut-être pour la deuxième date de semis à Gaya (axe1, figure 12 et Annexe 6).

Bien que la circonférence et la longueur de la chandelle (CE et LE) soient fortement corrélées (à l'exception de la première date de semis dans le site expérimental de Maradi, (figure 12, et annexe 6), les analyses de variance pour ces deux caractères donnent des résultats différents (tableau 7). En effet, la longueur de la chandelle diffère significativement entre le Guéro et le Maewa dans toutes les conditions d'expérimentation sauf pour la première date de semis de Maradi. Les mil précoces de Bagagi ont des chandelles plus longues que les tardifs de cette localité. Cependant la longueur des chandelles est plus petite à la date 2 (D2) comparativement à la date 1 (D1) (la différence entre les deux types nommés est de 13,7 cm pour D1 et 9,7 cm pour D2 sur le site expérimental de Gaya, et de 9 cm et 3 cm respectivement pour D1 et D2 sur le site expérimental de Maradi) (tableau 7).

En revanche, la circonférence de la chandelle ne diffère de manière significative entre les deux types nommés que pour la première date de semis à Maradi (9 cm de différence) (tableau 7).

Les mil précoces sont généralement plus grands que les mils tardifs, cependant, cette différence n'est significative que pour la deuxième date de semis de Gaya et la première date de semis de Maradi (tableau 8).

Contrairement à ce à quoi on pouvait s'attendre, le poids de grains et le nombre de talles productifs ne sont pas significativement différents entre le Maewa et le Guéro, quelle que soit la date de semis ou le site (tableau 8).

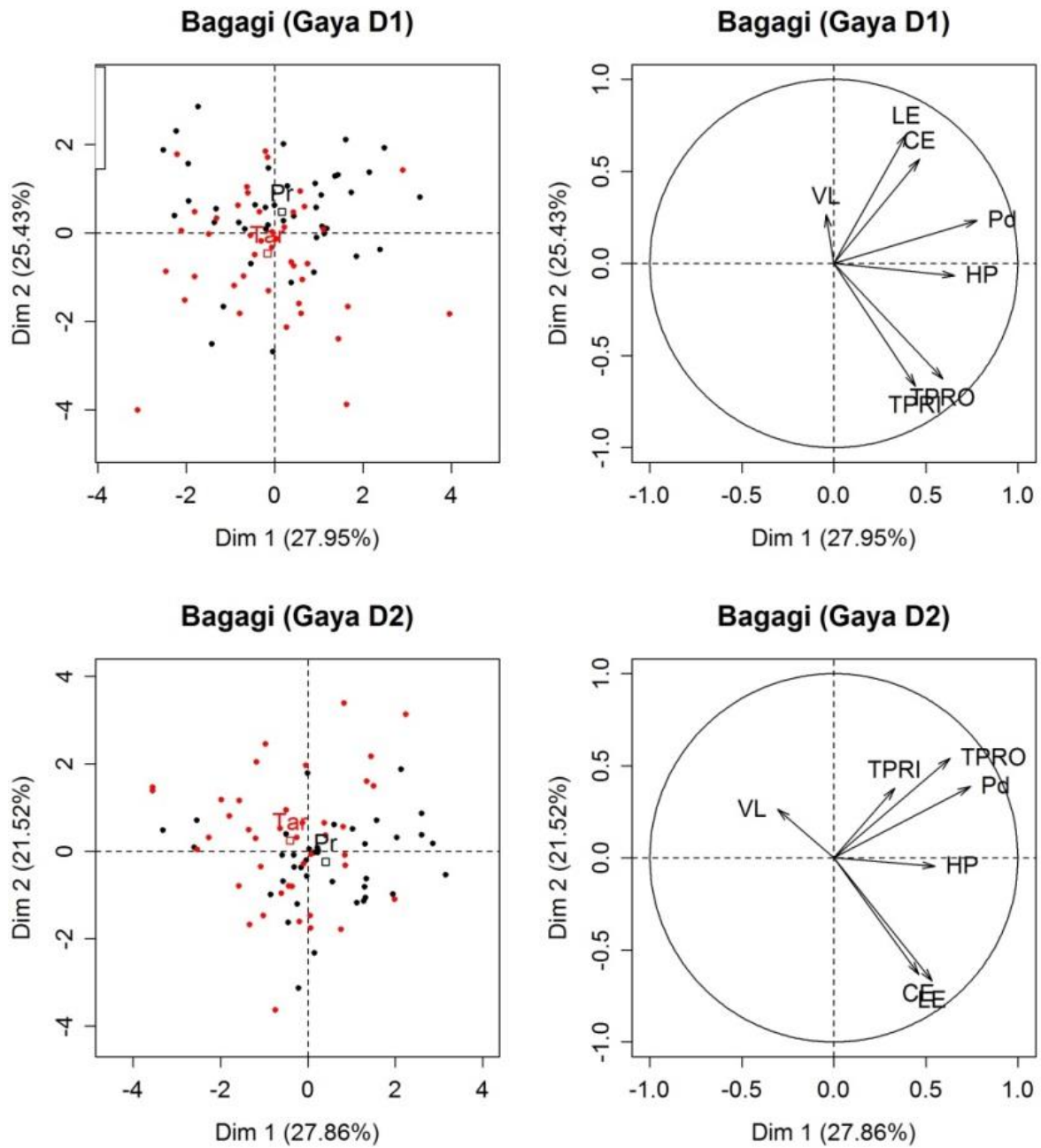


Figure 12: ACP sans les caractères de floraison des populations de Bagagi évaluées sur le site expérimental de Gaya. La population de Maewa est représentée en rouge et celle de Guéro en noir.

Tableau 7:ANOVA spécifique réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les caractères cibles de la sélection par les agriculteurs. NS,*, **, *** : montrent les niveaux de significativité de la différence entre les deux types nommés collectés dans la même localité (*** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5% (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Longueur et circonférence des chandelles de mils des localités de l'aire culturelle Hausa						
			Longueur de la chandelle		Circonférence de la chandelle	
Sites expérimentaux	Date de semis	Population	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido
Gaya	Date 1	Guéro	77.67***	70.04 NS	19.94 NS	19.46***
		Maewa	63.98	66.04	19.75	9.43
	Date 2	Guéro	72.03**	65.92 NS	9.26 NS	8.58***
		Maewa	62.29	61.06	9	9.64
Maradi	Date 1	Guéro	65.77 NS	61.64**	8.89*	8.18 NS
		Maewa	62.56	54.83	18.11	8.58
	Date 2	Guéro	66.79*	62.24**	8.02 NS	8.43 NS
		Maewa	57.75	50.26	8.48	8.13

Tableau 8: ANOVA spécifique réalisées sur couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les données architecturales ; NS : non significatif ; * montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Architecture et productivités des mils de localités Hausa								
			Talles primaires		Talles productifs		Poids de grains par poquet	
Sites expérimentaux	Date de semis	Population	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido
Gaya	Date 1	Guéro	8.07 NS	8.24***	3.43 NS	3.38 NS	92.33 NS	86.33 NS
		Maewa	9.33	13.76	3.76	3.4	68.51	101.49
	Date 2	Guéro	8.45 NS	9.6***	3 NS	3.84*	87.5 NS	124.67 NS
		Maewa	8.9	13.43	2.77	4.72	77.57	102.12
Maradi	Date 1	Guéro	6.49*	8.27***	2.29 NS	2.89*	57.5 NS	69.82 NS
		Maewa	8.68	11.95	2.57	3.77	55.19	56.4
	Date 2	Guéro	4.81 NS	5.74 NS	1.95 NS	2.09 NS	31.45 NS	40.87*
		Maewa	5.89	5.28	1.88	2.52	33.8	24

A-2 Localité de Lido (Sud –est de l’aire culturelle Hausa)

Au sein de cette localité, les analyses en composantes principales montrent que, contrairement à Bagagi, les caractères autres que ceux concernant la floraison permettent de distinguer le Maewa T3) et le Guéro (P3) (cf. axe 1, figure 13, Annexe 6).

Bien que CE et LE soient fortement corrélés (à l’exception des données de la première date de semis de Maradi), les analyses de variance sur ces deux caractères donnent des résultats différents (tableau 7 et 8).

La longueur de la chandelle du Guéro (type précoce) est en moyenne plus forte comme ce que l’on a observé pour ces deux types nommés collectés à Bagagi, mais la différence n’est significative que pour les données du site expérimental de Maradi (tableau 7).

En revanche, la circonférence des chandelles des deux types nommés diffère significativement sur le site expérimental de Gaya uniquement pour la première date de semis, les mil précoces présentant une plus grande circonférence (10 cm) (tableau 7).

Le Maewa est significativement plus grand que le Guéro dans toutes les conditions expérimentales à l’exception de la première date de semis de Maradi (tableau 8).

Globalement, et contrairement à ce que nous avons observé pour le couple Guéro/Maewa originaire de Bagagi les Maewa produisent plus de talles, comme attendu classiquement pour un type nommé à cycle tardif. Cependant, la différence de tallage entre les deux types nommés dépend des conditions expérimentales (tableau 8). Le nombre de talles diffère significativement entre les deux types nommés, sauf au niveau de la deuxième date de semis de Maradi pour NTSJ et TPRO et sauf pour la première date de semis à Gaya pour le nombre de talles productifs (tableau 8).

Enfin, le poids de grains par poquet varie significativement seulement pour la deuxième date de semis de Maradi où la différence n’est que de 16,87 g en moyenne en faveur du Guéro (tableau 8).

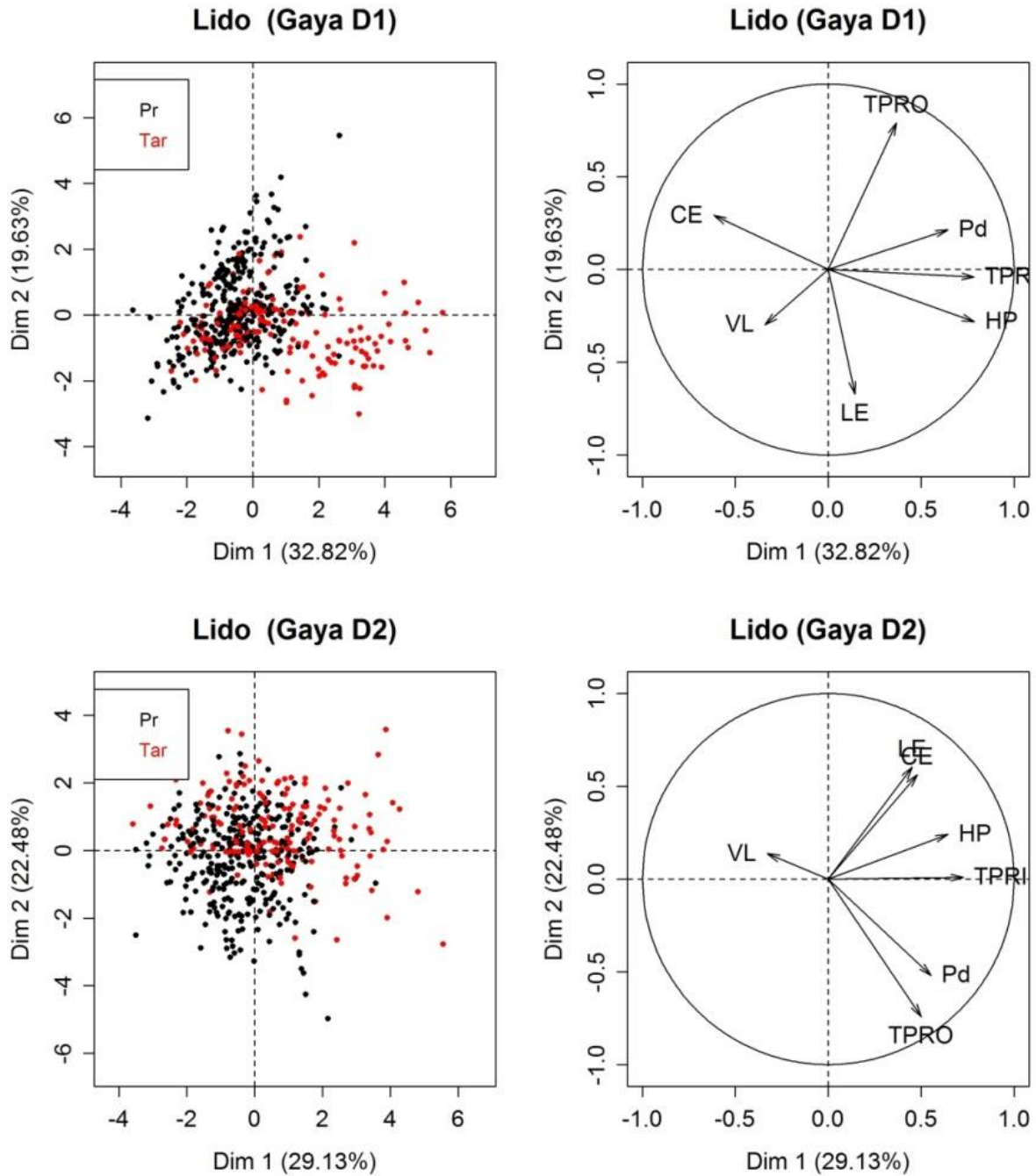


Figure 13: ACP sans les caractères de floraison des populations de Lido évaluées sur le site expérimental de Gaya. La population de Maewa est représentée en rouge et celle de Guéro en noir.

B Région Zarma-Songhay (types nommés Haïni Kiré (type précoce) et Somno (type tardif))

B-1-Localité de Wanzerbé (Nord de la région Zarma-Songhay)

Au sein de la localité de Wanzerbé, les analyses en composantes principales montrent que les caractères hors floraison permettent de distinguer le Haïni kiré et le Somno sur la base des données de Gaya, première date de semis, et celles du site expérimental de Maradi (cf. axe 1, figure 14 et Annexe 6).

Les chandelles des types précoces (Haïni kiré) sont en moyenne plus longues que ceux des mils tardifs, comme ce qu'on observe en général dans la région Hausa (paragraphe ci-dessus), mais la différence n'est significative que pour la première date de semis du site expérimentale de Gaya et la deuxième date de semis du site expérimental de Maradi (tableau 9).

En revanche, la circonférence de la chandelle diffère significativement entre les deux types variétaux sur les deux sites expérimentaux, les mils tardifs ayant des chandelles de plus grande circonférence (tableau 9).

Contrairement à ce que nous avons observés pour les mils des Hausa, les mils tardifs sont significativement plus grands quel que soit la date de semis ou le site (tableau 10).

Le nombre de talles primaires diffère de manière significative uniquement pour la première date de semis à Maradi. En ce qui concerne le nombre de talles productifs, la différence n'est significative qu'au niveau de la deuxième date de semis du site expérimental de Gaya et de la première date de semis du site expérimental de Maradi, le Haini-kiré produisant alors plus de talles (tableau 10).

Le poids de grains par poquet varie significativement en faveur des Somno (tardifs) au niveau de la première date de semis de Gaya (les tardifs produisent en moyenne 21,72 grammes de plus par poquet que les précoces), mais en faveur des précoces pour la première date de semis de Maradi (où les précoces produisent 24,18 grammes de plus que les tardifs) (tableau 10).

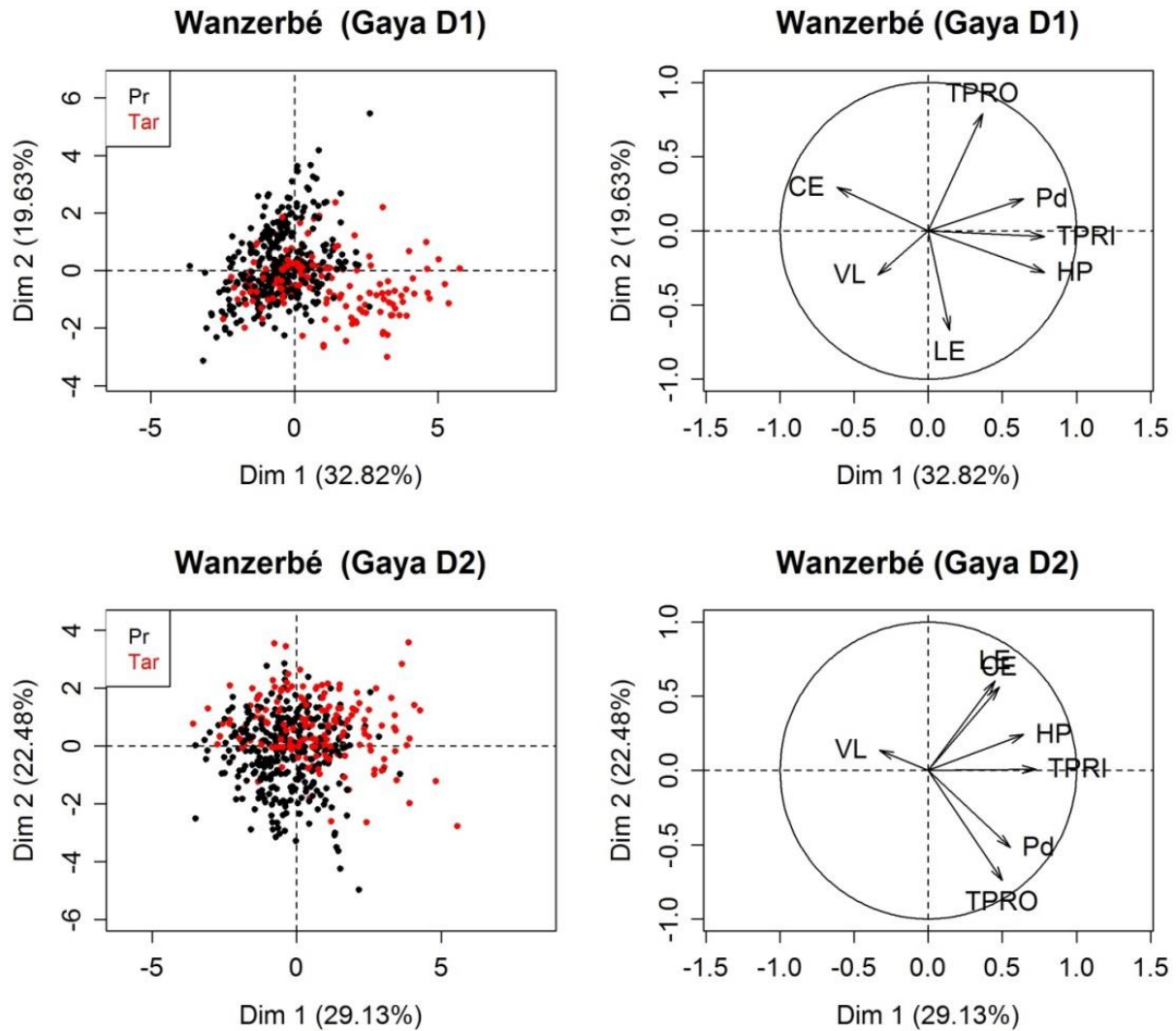


Figure 14: ACP sans les caractères de floraison des populations de Wanzerbé évaluées sur le site expérimental de Gaya. La population de Somno est représentée en rouge et celle de Haini Kiré en noir.

Tableau 9: ANOVA spécifique réalisées sur les couples de variétés cultivées par le même agriculteur dans l'aire cultuelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les caractères cibles de la sélection par les agriculteurs. NS : non significatif ;*: montrent les niveaux de significativité de la différence entre les deux types nommés collectés dans la même localité (***) : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Longueur (en cm) et circonférence (en cm) de la chandelle de mils de l'aire culturelle Zarma-Songhay						
			Longueur de la chandelle (LE)		Circonférence de la chandelle (CE)	
Sites expérimentaux	Date de semis	Population	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda
Gaya	Date 1	Haini Kiré	58.59***	78.64***	18.08***	20***
		Somno	67.32	63.47	19.96	8.99
	Date 2	Haini Kiré	59.6 NS	73.78*	7.02***	9.24*
		Somno	63.97	67.89	8.77	9.9
Maradi	Date 1	Haini Kiré	54.03 NS	68.84***	6.77***	8.55 NS
		Somno	58.95	56.24	8.59	8.51
	Date 2	Haini Kiré	50.15*	71.13***	7.02***	8.73
		Somno	58.42	53.13	8.58	8.44

Tableau 10: ANOVA spécifique réalisées sur les couples de variétés cultivées par le même agriculteur dans l'aire culturelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les données architecturales * montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types ; NS : non significatif (*** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Architecture et productivités des mils de localités Zarma-Songhay								
			Talles primaires		Talles productifss		Poids de grains par poquet	
Sites expérimentaux	Date de semis	Population	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda
Gaya	Date 1	Haini Kiré	8.1 NS	9.31***	3.7NS	2.69***	65.28*	117.35
		Somno	7.1	15.19	3.31	3.9	87	148.52
	Date 2	Haini Kiré	9.1 NS	9.9***	4.41**	3.34 NS	97.44 NS	150.34**
		Somno	8.61	14.14	3.37	4.39	95.73	100.31
Maradi	Date 1	Haini Kiré	8.24*	8.18 NS	3.4**	2.05 NS	72.39**	48.26 NS
		Somno	6.76	9.88	2.32	2.73	48.21	41.51
	Date 2	Haini Kiré	4.57	4.63***	2.78	1.69**	35.08	29.93
		Somno	5.28	7	2.23	2.89	36.54	36.48

B-2-Types nommés de la localité de Tanda (Sud de la région Zarma-Songhay)

Pour les mils collectés dans la localité de Tanda, les analyses en composantes principales montrent que les caractères hors floraisons permettent en général de très bien distinguer les Haïni kiré (P2) du Somno (T2), même si cette distinction est beaucoup moins claire avec les données de l'essai de Maradi pour la première date de semis (cf. axe 1, figure 15 et annexe 6). La longueur de la chandelle diffère significativement entre Haini-kiré et Somno quel que soit le site ou la date de semis, la chandelle étant en général plus longue chez les mils précoces comme observé dans toutes les autres localités de collecte. En revanche, la circonférence de la chandelle diffère significativement entre les deux types uniquement sur le site expérimental de Gaya (tableau 9).

Les plantes sont significativement plus grandes chez le Somno uniquement sur le site expérimental de Gaya (la différence est de 79 cm pour la première date de semis 92,5 cm pour la deuxième date).

Globalement, le nombre de talles primaires est plus important chez les mils tardifs, contrairement à ce que l'on observe pour le même couple de variétés issus de Wanzerbé. La différence est significative sur les deux sites expérimentaux à l'exception de la deuxième date de semis de Maradi (tableau 10).

Le nombre de talles productifs est significativement plus élevé chez le Somno pour la première date de semis de Gaya et pour la deuxième date de semis de Maradi.

Le poids de grains par poquet montre une différence significative seulement au niveau de la deuxième date de semis de Gaya (les précoces ont 50 grammes de plus par poquets) (tableau 10).

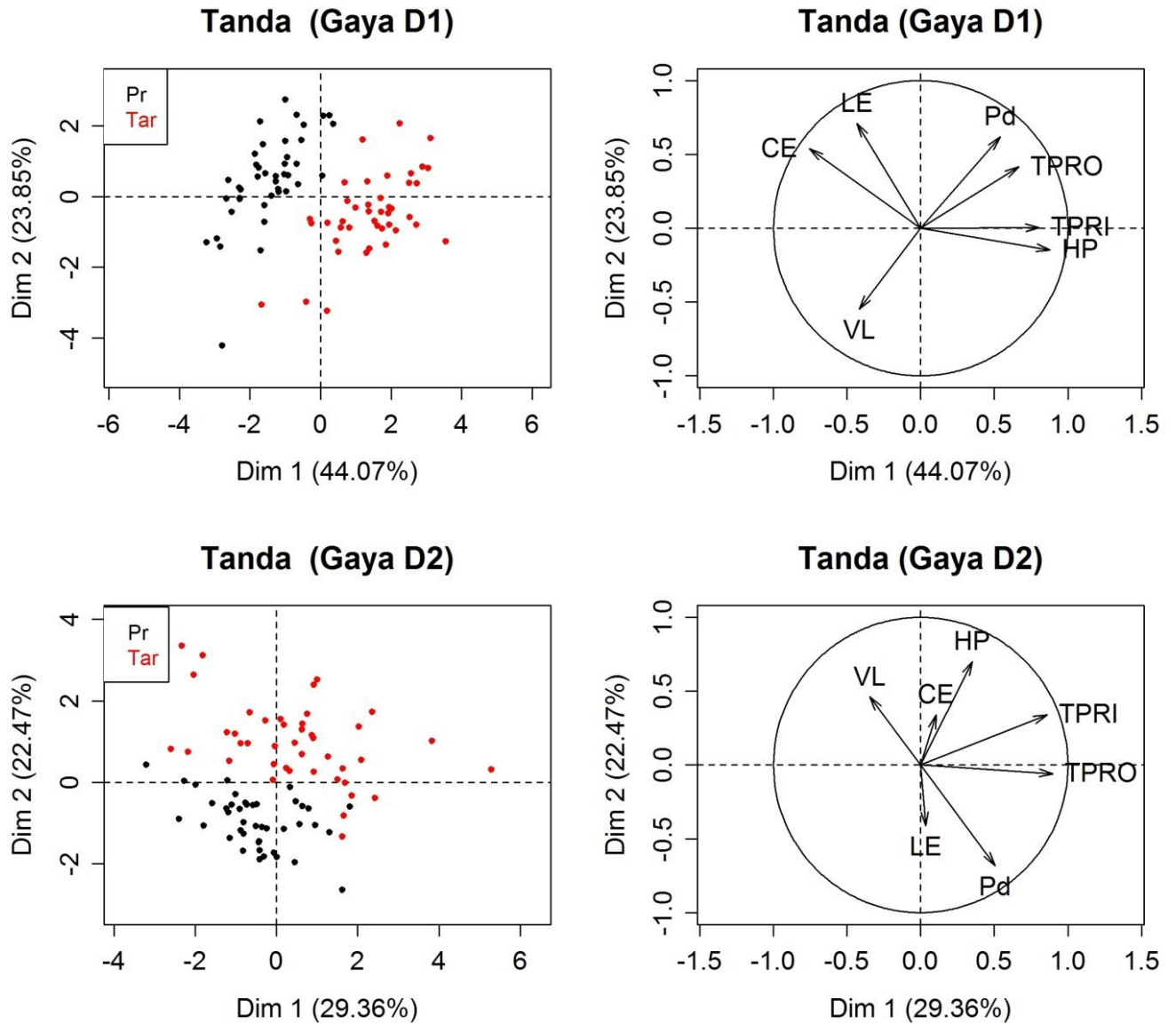


Figure 15: ACP sans les caractères de floraison des populations de Tandá évaluées sur le site expérimental de Gaya. La population de Somno est représentée en rouge et celle de Haini Kiré en noir.

2-Analyse de la longueur du cycle et de la sensibilité à la photopériode

Au sein de l'aire socio-culturelle Hausa

En région hausa, il n'y a pas de différence de la longueur du cycle (ETP et 50%FLO) entre le Guéro et le Maewa issus de la localité située plus au nord (Bagagi) dans les conditions expérimentales de Gaya. A Maradi, bien que les durées moyennes du cycle des deux types nommés soient significativement différentes, les différences observées entre les deux types nommés dans l'essai de Maradi sont très faibles (4 à 5 jours d'écart pour ETP ou 50%Flo selon la date de semis) (tableau 11).

En revanche pour ces deux types nommés originaires de Lido, située plus au sud que Bagagi, les caractères de floraison (50%Flo et ETP) varient significativement entre le Guéro (précoce) et les Maewa (tardif) à l'exception de la deuxième date de semi du site expérimental de Maradi pour ETP. Ces différences se manifestent par des Guéro qui fleurissent en moyenne plus tôt que les mils tardifs cultivés dans les mêmes conditions (pour 50%Flo les différences sont de 18 jours et 9 jours respectivement pour la première et deuxième date de semis sur le site expérimental de Gaya, 11 et 5 jours respectivement pour la première et la deuxième date de semis du site expérimental de Maradi) (tableau 11).

Au sein de l'aire socio-culturelle Zarma-Songhay

Nous observons les mêmes tendances qu'en région Hausa, c'est-à-dire que la différence entre le Haïni kiré (précoce) et le Somno (tardif) varient selon les localités. Les deux types nommés issus de la localité la plus au nord (Wanzerbé) ne sont globalement pas différents pour les caractères de floraisons contrairement au couple issu de la localité la plus au sud (Tanda) (tableau 12).

Globalement le type nommé Haïni Kiré issu de Wanzerbé (Nord) fleurit plus tôt que le type nommé Somno de Bagagi et présenté par les agriculteurs comme un mil tardif. Les résultats vont donc dans le sens attendu. Cependant, il est notable que cette différence reste très faible (7 jours au plus) et n'est significative que pour la seconde date de semis du site expérimental de Gaya et la première date de semis du site expérimental de Maradi (Tableau 8 et annexe 1). Enfin, il est tout aussi notable que sur le site expérimental de Maradi pour la deuxième date de semis, le type nommé Haïni Kiré fleurit 3 jours (50%FLO) après le type Somno (différence significative, cf. tableau 12). La même tendance est observée pour ETP (6 jours de différence entre les deux types nommés).

En revanche, pour les mils originaires de Tanda (plus au sud), toutes les caractéristiques descriptives de la floraison (50% floraison et ETP) montrent une différence significative entre les deux types nommés à l'exception de la deuxième date de semis du site expérimental de Maradi pour le caractère 50% Flo. Contrairement aux populations collectées à Wanzerbé, les différences de durée du cycle sont plus importantes (Tableau 12 et annexe 5). En ce qui concerne les 50 % floraisons, le Somno (type tardif) fleurit en moyenne 25 jours après le mil précoce (Haini-kiré) pour la première date de semis et 16 jours après le Haïni-kiré pour la deuxième date de semis sur le site expérimental de Gaya (Tableau 12 et annexe 5).

Au niveau du site expérimental de Maradi, pour la première date de semis, cette différence n'est que de 11 jours pour diminuer à 3 jours seulement pour la deuxième date de semis (valeur non significativement différente de 0). Les tendances observées pour le caractère 50% de floraison restent vraies pour l'ETP sur les deux sites, l'écart entre les durées du cycle moyen des deux types nommés diminuant entre la première et la seconde date de semis comme illustré par la figure 16 et 17.

Tableau 11: ANOVA spécifique réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Hausa (Maewa et Guéro à Lido et à Bagagi) pour les données de phénologie ainsi que la moyenne des caractères phénologiques ; NS : non significatif ; * montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (*** : significatif au seuil 1% ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5%) (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Phénologie des mils de localités Hausa												
			Vigueur à la levée		50% floraison		Epiaison Tige principale		Epiaison dernière talle		Hauteur de la plante	
Site expérimentaux	Date de semis	Population	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido	Bagagi	Lido
Gaya	Date 1	Guéro	1.43 NS	1.53 NS	61.15 NS	59.71***	56.53	55.81***	68.24	67.07***	202.49 NS	214.13***
		Maiwa	1.2	1.28	61.22	77.72	57.28	74.07	68.95	79.69	201.51	244
	Date 2	Guéro	1.1 NS	1.02 NS	61.86 NS	58.68***	58.54 NS	55.15***	71.77 NS	68.74*	197.65***	201.84***
		Maiwa	1.31	1.07	63.62	67.83	59.77	64.81	69.17	72.59	173.43	251.82
Maradi	Date 1	Guéro	2.67 NS	2.67 NS	67***	69.67***	67.67 NS	64.33***	82 NS	80***	155.83**	156.33 NS
		Maiwa	3	2.67	72	80.67	67	75	81.67	81	138.67	149.5
	Date 2	Guéro	2 NS	2.67***	78.57 NS	76.86*	77***	72.67 NS	79.44 NS	78.45*	109.48 NS	112.83***
		Maiwa	2	3.67	77.48	82.12	72.67	73	79.1	80.83	101	82.38

Tableau 12: ANOVA spécifique réalisées sur les couples de types nommés cultivés par le même agriculteur dans l'aire culturelle Zarma-Songhay (Somno et Haini Kiré à Tanda et à Wanzerbé) pour les données de phénologie ainsi que la moyenne des caractères phénologiques, * montre les niveaux de significativité de la différence entre les deux types (***) : significatif au seuil 1‰ ; ** : significatif au seuil 1% ; * : significatif au seuil 5) (Pvalues corrigées pour tests multiples).

Phénologie des mils de localités Zarma-Songhay												
			Vigueur à la levée		50% floraison		Epiaison Tige principale		Epiaison dernière talle		Hauteur de la plante	
Sites expérimentaux	Date de semis	Population	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda	Wanzerbé	Tanda
Gaya	Date 1	Haini Kiré	1.6 NS	1.66 NS	62.7 NS	61.5***	57.43 NS	56.74** *	68.92*	65.21** *	198.41*	212.74** *
		Somno	1.29	1.43	61.83	86.27	57.45	79.9	66.6	88.46	211.08	291.84
	Date 2	Haini Kiré	1.05 NS	1.1 NS	58.71***	58.83** *	54.33***	55.2***	66.45*	64.49** *	181.71**	193.29** *
		Somno	1.14	1.26	63.72	74.7	59.76	70.33	71	77.05	201.57	285.79
Maradi	Date 1	Haini Kiré	2.33**	3 NS	66 NS	73.67** *	62.67***	68.33** *	79.33***	82.67** *	146.66*	150.08 NS
		Somno	2.69	3	73	84.33	66.67	77	80.33	85.33	153.71	144.03
	Date 2	Haini Kiré	2.67 NS	4.67 ***	79.83***	79 NS	76.33***	71.67** *	80.92 NS	80.23 NS	90***	103.64 NS
		Somno	2.33	2.67	76.5	81.97	70.33	73.67	79.52	80.96	118.46	94.46

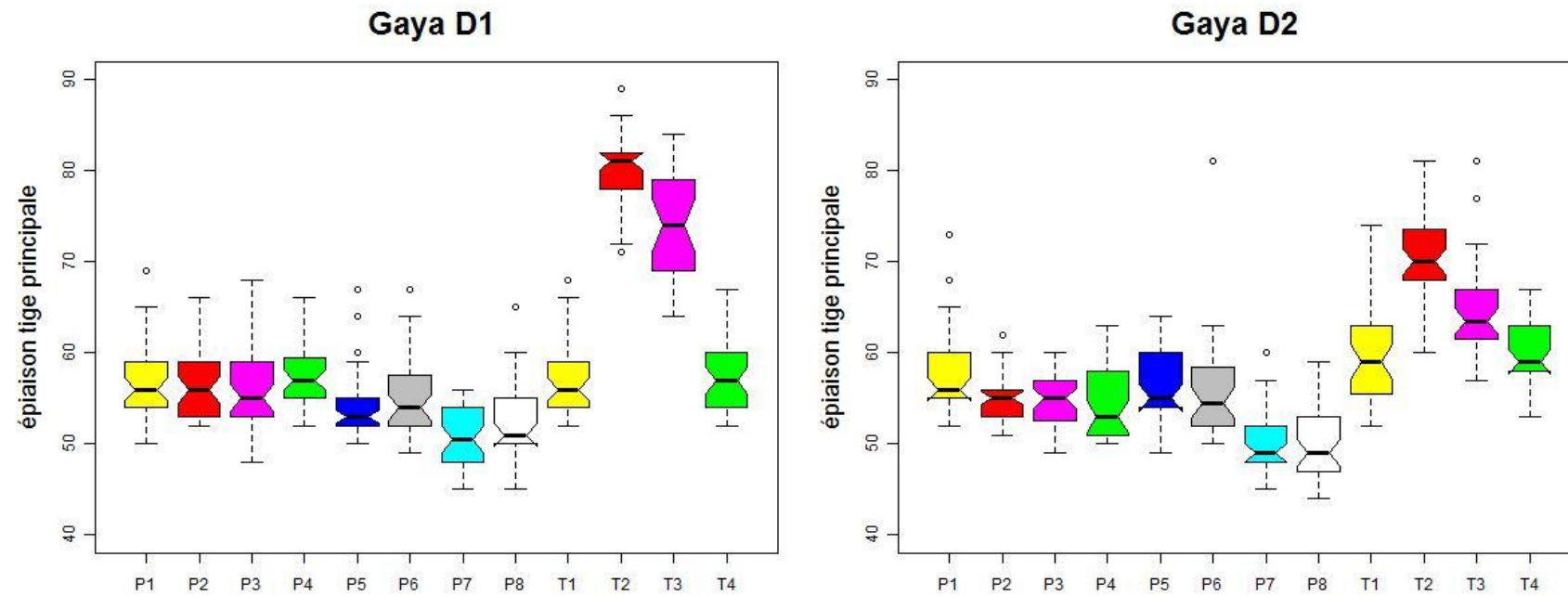


Figure 16: Box plot de l'épaisseur tige principale des populations évaluées sur le site expérimental de Gaya.

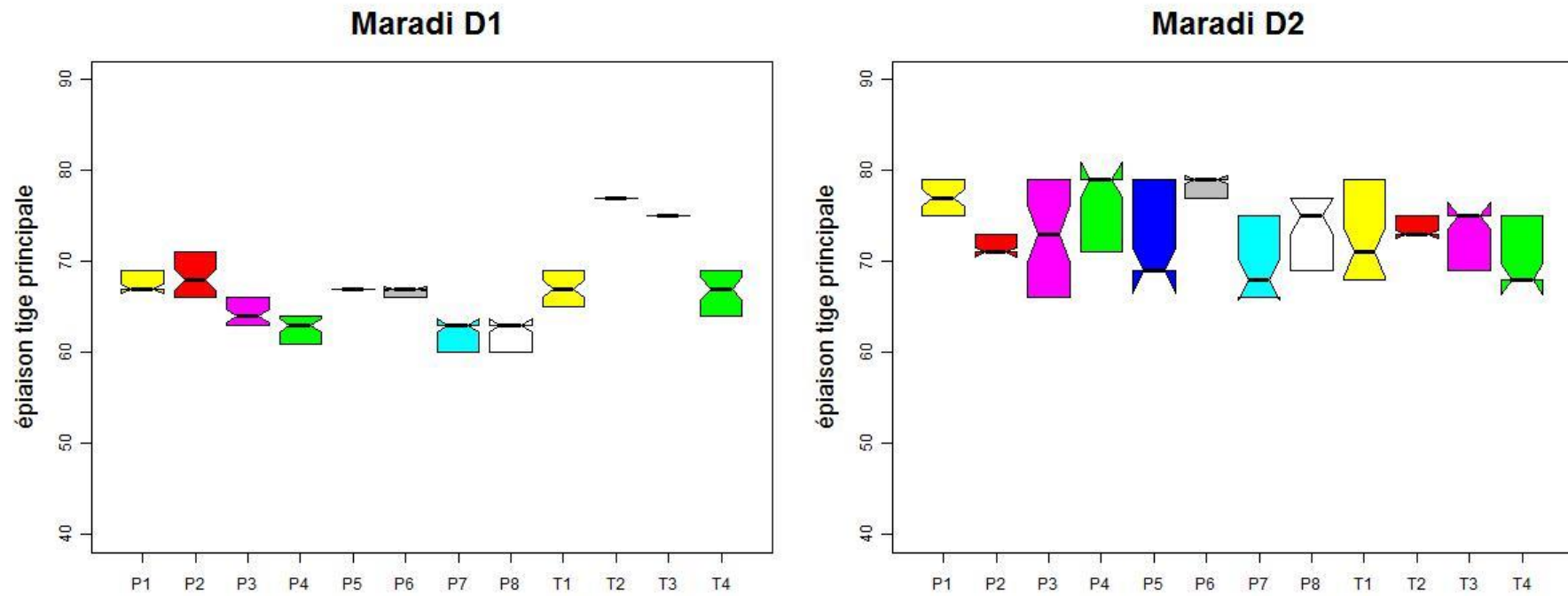


Figure 17: Box plot de l'épaisseur tige principale des populations évaluées sur le site expérimental de Maradi.

IV-Relation entre la longueur du cycle et les critères de sélection de la semence au sein des différentes populations étudiés

La structure de la diversité observée pour la phénologie pour les différentes populations des mêmes types nommés précoces et ceux correspondant généralement à des mils à cycles longs, montre finalement que les populations Maewa et Somno des localités du nord sont très proches des populations des types nommés précoces (Guéro et Haïni kiré) des mêmes localités. Globalement, pour les autres caractères, ces populations sont aussi plus proches des types nommés précoces que des populations des mêmes types nommés des localités situées au sud (Annexe 5). Par ailleurs, il n'est pas toujours possible de différencier les couples précoces et tardifs de notre collection à partir des caractères post-récolte utilisés comme critères de sélection par les agriculteurs (CE, LE), (figure 18). Je me suis donc interrogé sur les conséquences potentielles, sur la différenciation entre types nommés, de la sélection par les agriculteurs au moment du choix des chandelles réservées pour la semence, et qui porte principalement sur les caractéristiques des chandelles.

J'ai donc quantifié les corrélations au sein de chaque population de type nommé, entre CE et LE d'une part et les variables de la floraison d'autre part.

Aucun des deux caractères ciblés par la sélection des agriculteurs (LE et CE) n'est corrélé dans toutes les conditions expérimentales à la durée du cycle (ETP et 50% Flo). En effet, on observe des corrélations significatives entre 50% Flo et LE pour la variété Moro (P8) à la deuxième date de semis de Gaya ($r=0,40$, $P=0,05$), entre l'ETP et CE pour le Maewa de Bagagi (P1) pour la première date de semis du site expérimental de Maradi ($r=0,56$, $P=0,01$), entre 50 % Flo et LE pour le Somno de Tanda (T2) à la deuxième date de semis de Maradi.

En méthode non paramétrique (spearman), à l'exception du Somno de Tanda (T2) à la deuxième date de Maradi entre 50 % Flo et LE ($Rho = -0,55$, $=0,02$), il n'y a pas de corrélation significative entre les caractères phénologiques d'une part et LE et CE d'autre part.

Ces résultats sont très curieux, parce qu'ils ne sont pas en faveur d'une sélection disruptive entre les deux types variétaux, et cela, même dans les localités le plus au sud où nous avons pourtant une bonne différenciation pour la longueur du cycle entre les deux types variétaux (cf. partie ci-dessus, III-2). En effet, si la sélection des agriculteurs était efficace pour maintenir la différence de la durée du cycle entre les variétés précoces et tardives de la même localité, on s'attendrait à l'existence d'une corrélation significative entre les critères énoncés par les agriculteurs comme étant ceux utilisés pour le choix des semences d'une part et les

caractéristiques de floraison (EPP, 50 %Flo) d'autre part, avec en plus, un coefficient de corrélation qui varierait en sens inverse entre les deux types variétaux.

Dans la mesure où les agriculteurs ont une image globale de l'architecture des plantes, je me suis aussi intéressé à tester les niveaux de corrélation entre la phénologie d'une part et les composantes principales déterminées à partir d'analyses intra-populations prenant en compte l'ensemble des caractères post-récoltes d'autre part (circonférence et la longueur de la chandelle, hauteur de la plante et poids de grains par poquet). Ces analyses n'ont révélé aucune corrélation significative permanente.

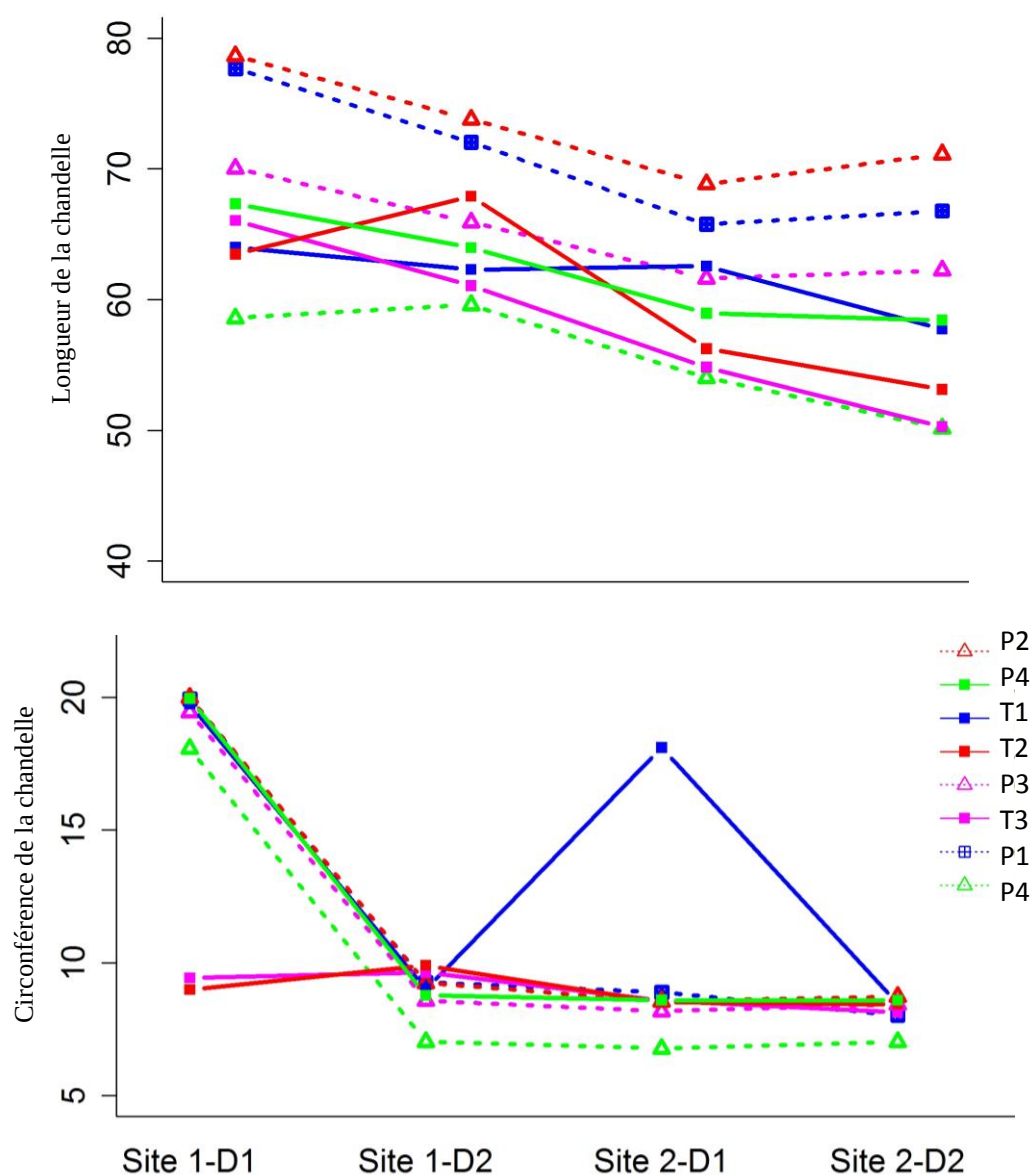


Figure 18: Moyenne des caractères cibles de la sélection au moment du choix des semences en fonction du site et de la date de semis (Site 1= Gaya, Site 2 = Maradi).

V-Analyse de la stabilité des caractères mesurés

La capacité d'adaptation des variétés et la possibilité qu'ont les agriculteurs à identifier sans ambiguïté les types nommés sont vraisemblablement une condition importante pour l'adoption pérenne des semences issues d'une autre localité eut égard aux variations édaphiques et pluviométriques entre les localités évoqué dans la partie introductive de cette partie.

L'analyse de variance générale a mis en évidence l'existence d'effets d'interactions significatifs entre l'effet population et l'effet site, et entre l'effet population et l'effet date de semis, pour la majorité des caractères mesurés (cf. plus haut).

L'analyse de stabilité que nous présentons dans les paragraphes suivants a un triple objectif :

Identifier les populations de mils qui contribuent le plus aux interactions Populations x Environnement (date de semis et site) que nous avons mis en évidence et identifier les types nommés qui restent stables pour les caractères de reconnaissance (format de la chandelle (CE et LE) par les agriculteurs, dans différentes conditions environnementales.

Déterminer les types nommés présentant une durée du cycle plus plastique

A-Stabilité statique

1- Circonférence de la chandelle :

Pour la circonférence de la chandelle, la variance environnementale (σ^2) est répartie entre 0,45 pour le Somno de Tanda et 35,1 pour le Maewa de Bagagi (tableau 13).

Les résultats montrent que la circonférence de la chandelle est stable seulement pour les mils tardifs issus du Sud, c'est-à-dire le Somno et le Maewa issu de Tanda (T2) et de lido (T3) respectivement (figure. 19).

Curieusement, les mils précoces et les autres populations tardives ont montré des variances environnementales similaires ($\sigma^2 = 30.17$ à 35.1) (Tableau 13, figure 19). La circonférence de la chandelle de ces types nommés varie donc beaucoup selon les différentes conditions environnementales de notre essai.

Tableau 13: Variance environnementale (σ^2) des différentes populations pour la circonférence (CE), la longueur de la chandelle (LE) et le délais semis-épiaisons de la tige principale (ETP). La localité d'origine des populations ainsi que le type nommé sont également indiqués.

Variance environnementale σ^2					
Population	Localité	Type nommé	CE (cm)	LE (cm)	ETP (jours)
P1	Bagagi	Guéro	31.7	29.97	92.96
T1	Bagagi	Maewa	35.1	7.29	57.56
P2	Tanda	Haini Kiré	31.23	17.7	72.4
T2	Tanda	Somno	0.45	45.19	23.26
P3	Lido	Guéro	30.64	15.04	75.36
T3	Lido	Maewa	0.51	48	27.36
P4	Wanzerbé	Haini Kiré	31.08	19.04	103.88
T4	Wanzerbé	Somno	32.01	18.07	37.07
P5	Moujia	Kanawan Hatsi	32.51	16.02	78.3
P8	Boudoum	Moro	31.19	0.85	125.06
P6	Kalfou	Wiyani Bijini	30.17	4.38	130.7
P7	Boudoum	Boudouma	31.89	0.98	90.18

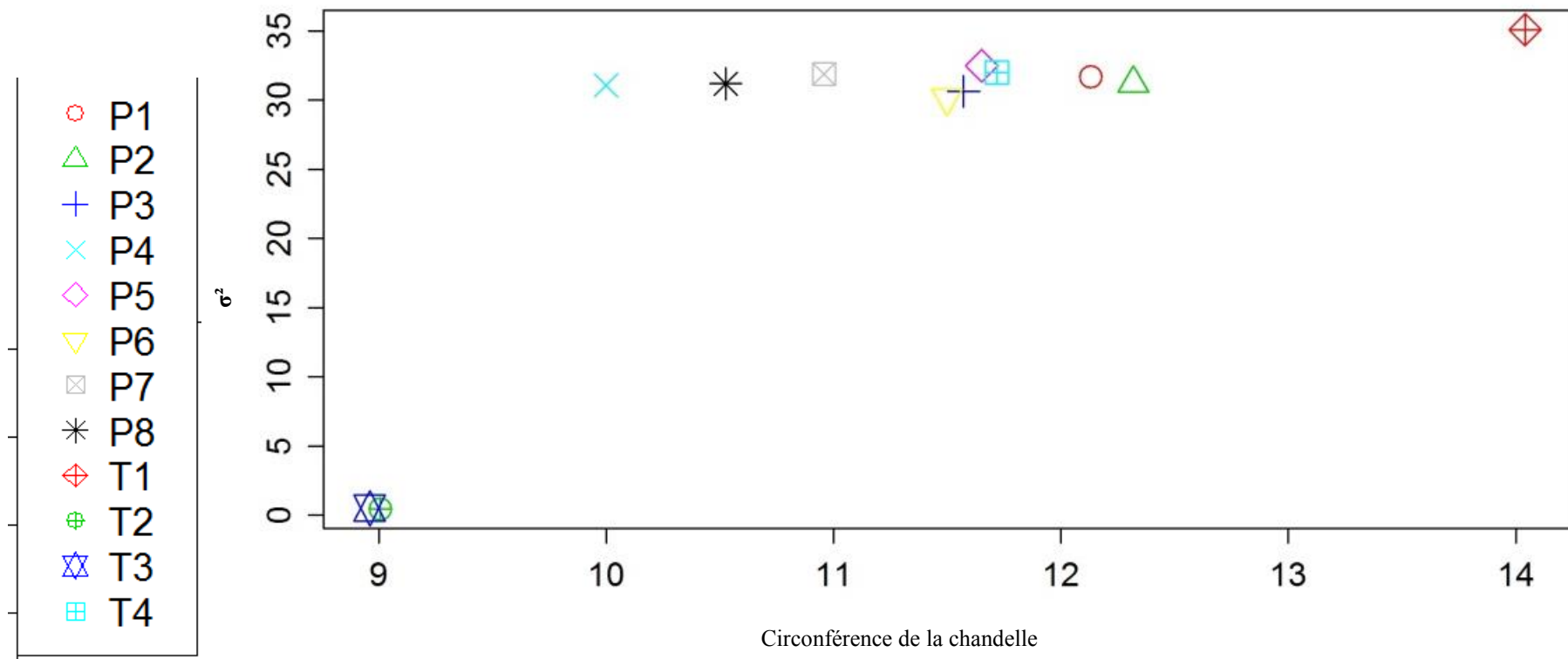


Figure 19: Relation entre la variance environnementale (σ^2) et la circonférence moyenne de la chandelle (CE en cm) (moyenne sur les quatre environnements).

2-La longueur de la chandelle

En ce qui concerne la longueur de la chandelle, les variances environnementales sont réparties entre $\sigma^2 = 0.85$ (Moro de Boudouma) et $\sigma^2 = 48$ (pour le Maewa de Lido) (tableau 13).

Il est remarquable que la variance environnementale des mils tardifs de Lido (Maewa) et de Tanda (Somno) diffèrent significativement des autres populations ($P=0,03$).

Les types nommés dont les longueurs des chandelles sont plus stables sont en général les mils de type précoce, auxquels s'ajoute le Maewa de Bagagi mais pour lequel nous avons montré qu'il était vu en réalité un mil précoce aussi dans nos conditions d'essais (figure 20). Contrairement au caractère CE, les deux types nommés Maewa issu de Lido et Somno issu de Tanda montrent la plus forte instabilité de la longueur de la chandelle (LE) au sein de notre collection.

Ainsi, les deux populations tardives des deux localités situées au sud (Lido et Tanda) montrent un comportement totalement opposé à celui des autres populations de notre collection y compris les mêmes types nommés du Nord, avec une plasticité phénotypique beaucoup plus importante pour la longueur de la chandelle dans nos conditions d'essai, mais importante pour la circonférence de la chandelle.

Aucune des populations ne paraît donc stable eu égard aux deux critères de reconnaissance des variétés (CE et LE), même si les deux types nommés de mils des Kanuri sont clairement distinguables de tous les autres types nommés dans les 4 conditions de l'essai sur la base de leurs chandelles plus courte, très caractéristiques (Figures 9, 21 et 22). Cette instabilité d'origine environnementale ainsi que les chevauchements des distributions de ces deux caractères montrent que les confusions entre tous les autres types nommés sont donc clairement possibles dans certaines conditions environnementales.

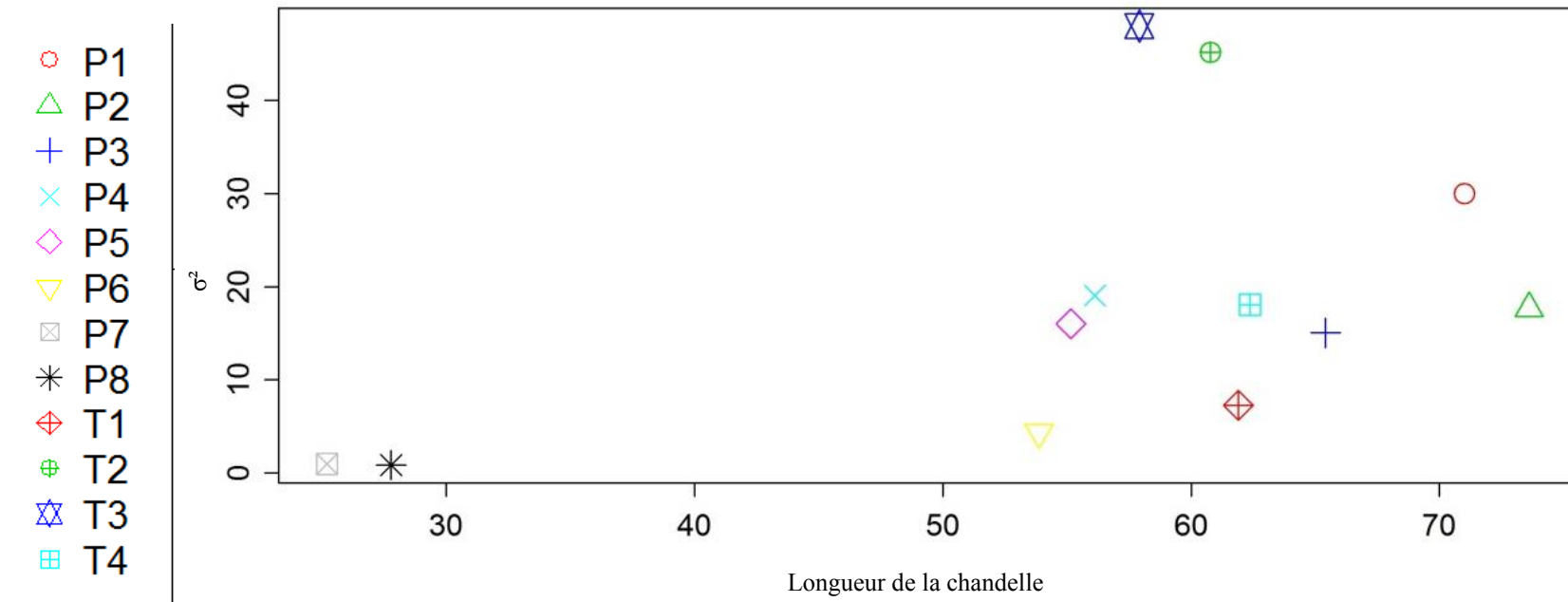


Figure 20: Relation entre la variance environnementale (σ^2) et la longueur moyenne de la chandelle en cm (moyenne des 4 environnements).

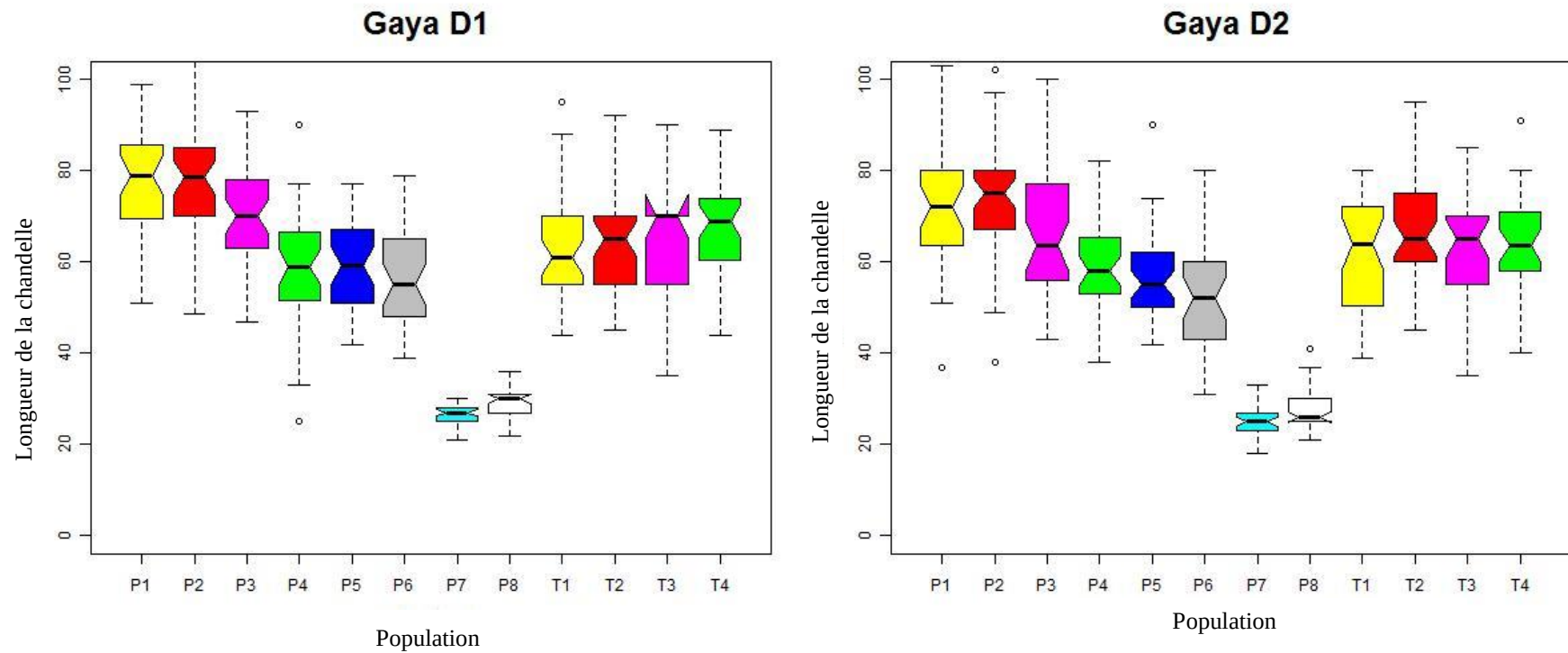


Figure 21: longueur de la chandelle (en cm) en fonction des populations sur le site expérimental de Gaya ; le trait noir correspond à la médiane.

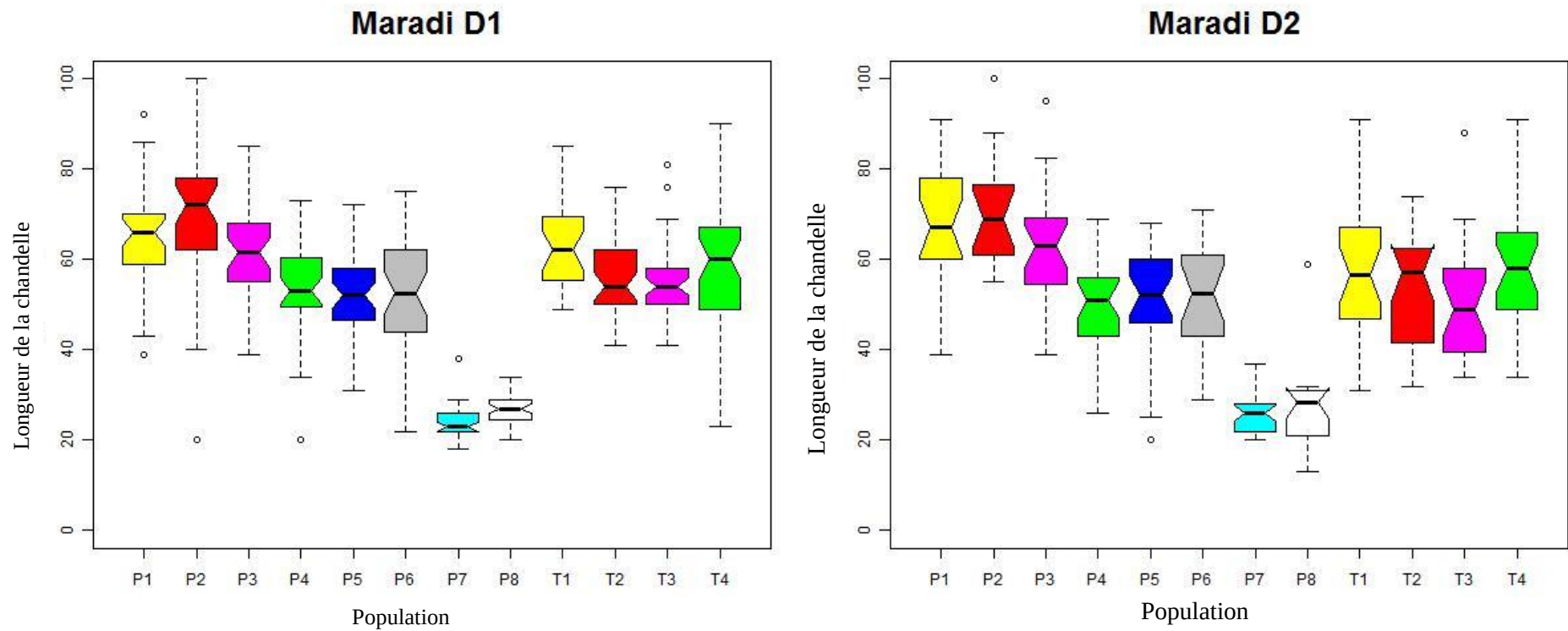


Figure 22: longueur de la chandelle (en cm) en fonction de la population sur le site expérimental de Maradi ; le trait noir correspond à la médiane.

3-Epiaison de la tige principale

Pour l'épiaison de la tige principale, la variance environnementale (σ^2) est répartie entre 23,26 pour le Somno de Tanda et 130, 7 pour le Wiyan Bijini de Kalfou (tableau 13).

Les résultats montrent que l'épiaison de la tige principale est globalement plus stable chez les mils de type tardif y compris les deux populations collectées dans les localités du nord malgré leur absence de photopériodisme dans nos conditions d'essais et leur cycle court (tableau 13). Ces résultats suggèrent donc, de manière plutôt inattendue, une plus grande plasticité pour la durée du cycle, dans nos conditions d'essais, des populations de type précoce de mil bien que non photopériodiques. Cette instabilité est clairement liée à l'effet site (cycle plus long à Maradi), mais aussi à une différence marquée, pour le site de Maradi seulement, entre les deux dates de semis (cycle plus long pour la seconde date de semis à Maradi).

B-Stabilité dynamique

B-1-écovalence de Wricke

L'écovalence de Wricke (1962) permet de déterminer la contribution relative de chacune de nos populations dans les interactions génotype x environnement identifiées dans l'analyse de variance globale.

La stabilité ici est relative à celle des autres types nommés dans l'essai. L'écovalence la plus faible indique le génotype le plus stable. Je me suis focalisé ici sur les caractères de productivité (NTPRO, PD), l'objectif étant d'identifier des populations qui seraient plus adaptées à une gamme d'environnement diversifiés, et donc pouvant être plus aptes à « migrer » de manière efficace.

a)-Nombre de talles productifs (NTPRO)

L'analyse combinée des deux dates de semis et des deux sites expérimentaux montrent que pour le nombre de talles productifs, l'écovalence varie de 0,02 (Wiyan bijini de Kalfou, P6) à 1,63 (Moro de Boudoum, P8) (tableau 14, figure 23).

Les populations les plus stables sont généralement les variétés précoces, par ordre croissant : les mils précoces de Kalfou, de Moujia et de Lido (figure 23). Les types nommés les plus instables pour ce caractère sont aussi ceux qui produisent le plus de talles productifs, à savoir les deux types nommés des Kanuri, le Moro et le Boudouma.

Par ailleurs, les types nommés tardifs issus des zones les plus au sud (T3 et T2) produisent plus de talles que les mils précoces du sud. Cependant la valeur du nombre de talles productifs du Maewa de Lido (T3) est beaucoup moins stable que celle des types nommés précoces Haini-kiré, Guéro, Kanawan hatsi et Wijan bijini (figure 23, tableau 14). Le Somno de Tanda (T2) montre la même tendance, mais dans une moindre mesure. Cette instabilité traduit aussi bien une interaction population * site que population * date de semis (annexe 5).

Pour les localités situées plus au nord, la tendance est la même à Bagagi que pour les localités du sud, même si le nombre de talles productifs n'est que faiblement supérieur chez le Maewa par rapport au Guéro de la même localité. En revanche, à Wanzerbé, le Haini-kiré, précoce, est de loin plus productif avec une stabilité comparable au Somno (tardif) de la même localité (tableaux 14, figure 23). Ces résultats confirment donc que les populations des types nommés tardifs des localités du sud (Lido, Tanda) ont un comportement très différent des populations des mêmes types nommés collectés dans les localités du nord (Wanzerbé, Bagagi).

Tableau 14: Valeurs de l'écovalence de Wricke pour le nombre de talles productifs (NPROD) et le poids des grains par poquet (Pd). La localité d'origine des populations ainsi que le type nommé sont également indiqués.

Ecovalence de Wricke W_i				
Population	localité	Type nommé	NPROD	Pd
P1	Bagagi	Guéro	0.24	208.14
T1	Bagagi	Maewa	0.64	603.05
P2	Tanda	Haini Kiré	0.22	1968.52
T2	Tanda	Somno	0.45	3012.4
P3	Lido	Guéro	0.09	377.16
T3	Lido	Maewa	1.02	193.19
P4	Wanzerbé	Haini Kiré	0.28	962.39
T4	Wanzerbé	Somno	0.23	75.32
P5	Moujia	Kanawan Hatsi	0.08	85.09
P6	Kalfou	Wiyan Bijini	0.02	346.32
P7	Boudoum	Boudouma	0.94	117.56
P8	Boudoum	Moro	1.63	275.39

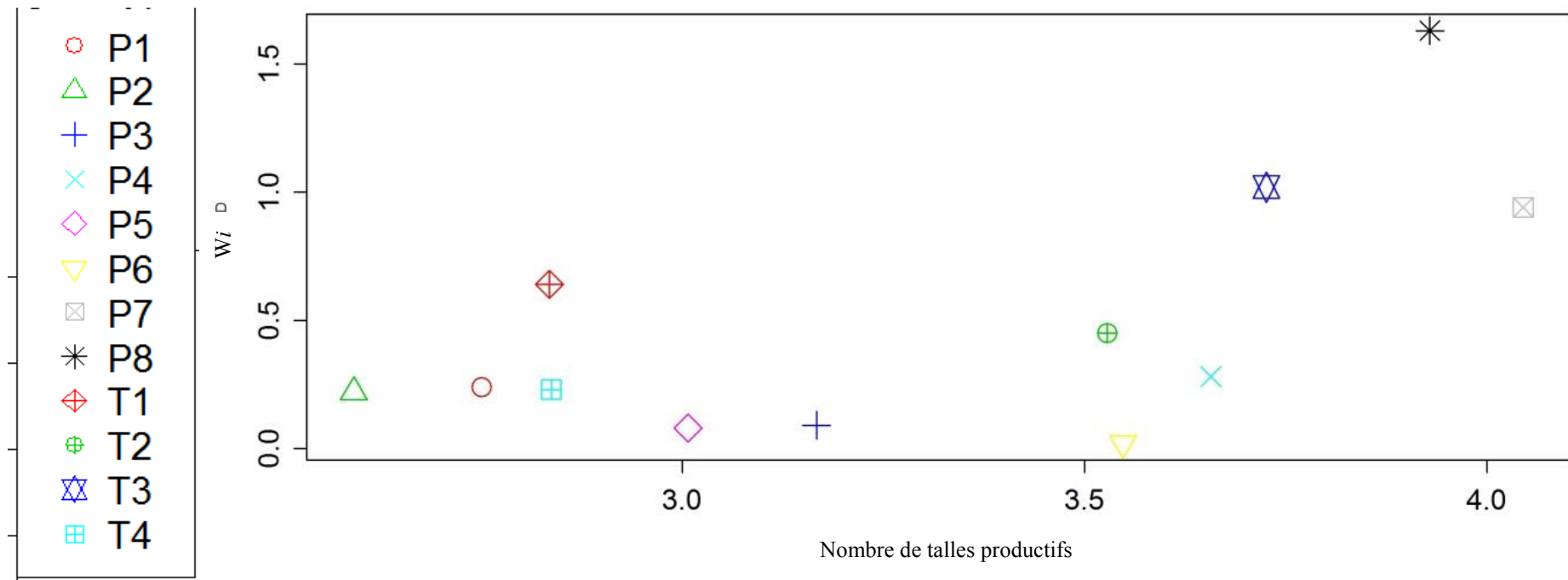


Figure 23: Relation entre l'écovalence de Wricke et le nombre moyen de talles productifs (moyenne des 4 environnements).

b)-Poids de grains par poquet

En ce qui concerne le poids de grains par poquet, l'écovalence varie de 75 ,32 (Somno de Wanzerbé) à 3012 pour le Somno de Tanda (tableau 14, figure 24). Le Somno de Wanzerbé et le Kanawan Hatsi de Moujia sont les types nommés les plus stables.

On constate que les populations de Tanda (précoces et tardives) sont non seulement les plus productives en termes de poids de grains par poquets en moyenne (moyenne dans les 4 environnements), mais aussi les plus instables (figure 24), avec un rendement en grain largement supérieur dans le site de Gaya par rapport au site de Maradi (figures 4 et 5; annexe 5). Il faut rappeler que Tanda est une localité proche du site expérimental de Gaya, et les valeurs observées pour ce caractère pourraient donc traduire le bon niveau d'adaptation de ces deux populations aux conditions locales, et donc à celles qui ont prévalu sur le site expérimental de Gaya.

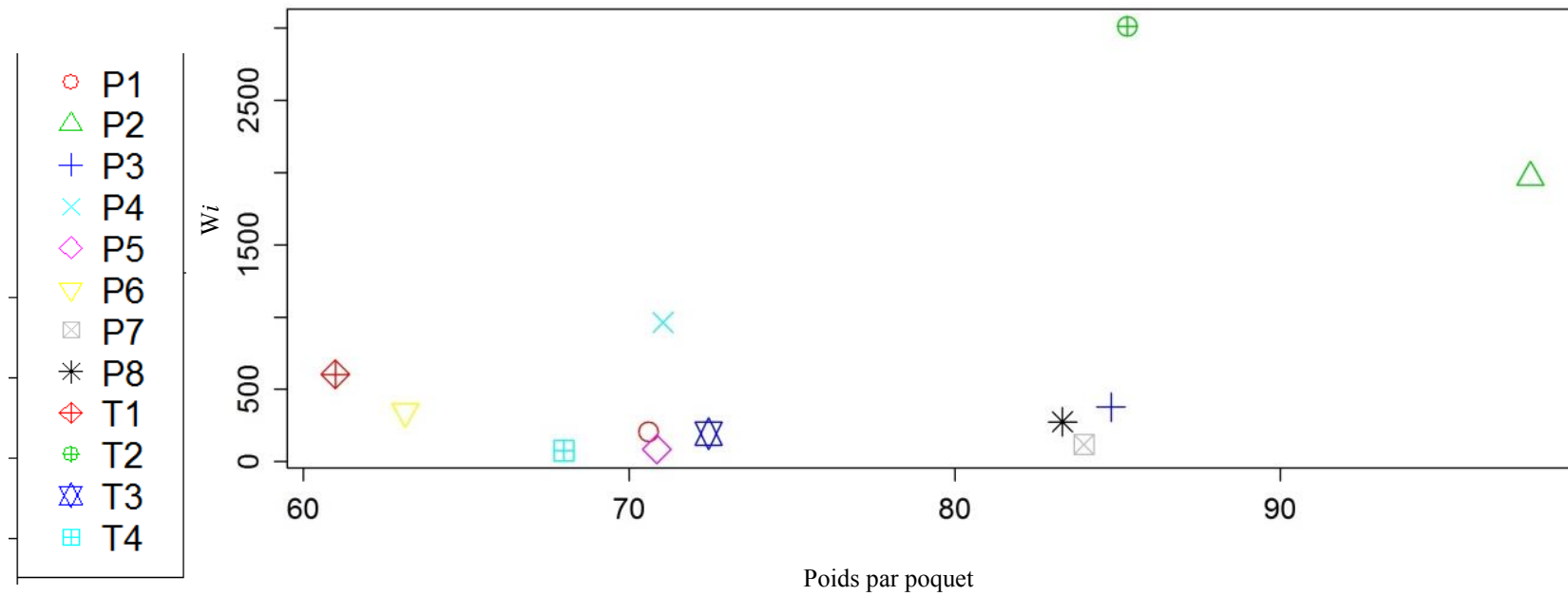


Figure 24: Relation entre l'écovalence de Wricke et le poids de grains par poquet (en g) (moyenne des 4 environnements).

B-2- Paramètres de régression

Selon Eberhart & Russel (1966), la moyenne des carrés de la déviation par rapport à la régression ($S^2 d_i$) est la vraie mesure de la stabilité. Un type nommé stable serait celui qui aurait un rendement plus élevé que la moyenne des rendements, un coefficient de régression b_i proche de 1 et une moyenne des carrés de la déviation à la régression, $S^2 d_i$ proche de 0 (Lin *et al.*, 1986 ; Crossa, 1990).

Cependant, dans nos données, la valeur de b_i est fortement négativement corrélée à la valeur de $S^2 d_i$ (valeurs des coefficients de Spearman : $\rho = -0,97$ (***) pour NTPROD et $-0,90$ (*) pour Pd).

Les valeurs des indices environnementaux montrent que l'environnement le plus favorable à la production de talles productifs et à la production en grains est le site de Gaya, 2^{ème} date de semis suivi du même site, première date de semis, les conditions de Maradi étant nettement moins favorables pour ces deux caractères (Tableau 15).

a)-Nombre de talles productifs

Pour le nombre de talles productifs, le coefficient de régression (b_i) varie de 0,39 à 0,99 (tableau 16 et figure 25). Selon le concept développé par Eberhardt et Russel décrit ci-dessus, les types nommés issus de la limite nord et nord-est des zones d'agricultures au Niger en l'occurrence le Wiyan bijini de Kalfou (P6), le Moro de Boudoum (P8), Kanawan Hatsi de Moujia (P5) seraient les plus stables, tous étant des types nommés à cycle court. Le Guéro de Lido (cycle court) (P3) et le Somno de Wanzerbé (T4) (qui présente aussi un cycle court bien que le type nommé corresponde généralement à des mils photopériodiques, à cycle long selon le discours des agriculteurs), montrent aussi une forte stabilité au sens dynamique du terme. Tous ces types nommés montrent donc une forte variation du nombre de talles productifs selon les environnements mais aussi une bonne prédictibilité de leurs comportements dans les différents environnements (coefficient de régression fort et significatif et variance résiduelle faible). Le Somno de Wanzerbé se distingue donc encore une fois clairement de celui de Tanda de par sa stabilité.

b)-Poids de grains par poquet

En ce qui concerne le poids de grains par poquet, le coefficient de régression (b_i) varie de 0,54 (Somno de Tanda) à 0,99 (Moro de Boudoum) (Tableau 16, figure 26). À l'exception du

Haini-kiré de Wanzerbé et du Somno de Tanda, les coefficients de régression de toutes les autres populations sont proches de 1 montrant leur forte stabilité au sens dynamique (figure 26, tableau 16).

Tableau 15: Indices environnementaux pour les différentes conditions d'essais.

Environnement	Talles productifs	Poids par poquet (g)
Gaya, date 1	0.58	20.46
Gaya, date 2	0.68	32.53
Maradi, date 1	-0.28	-15.47
Maradi, date 2	-0.98	-37.52

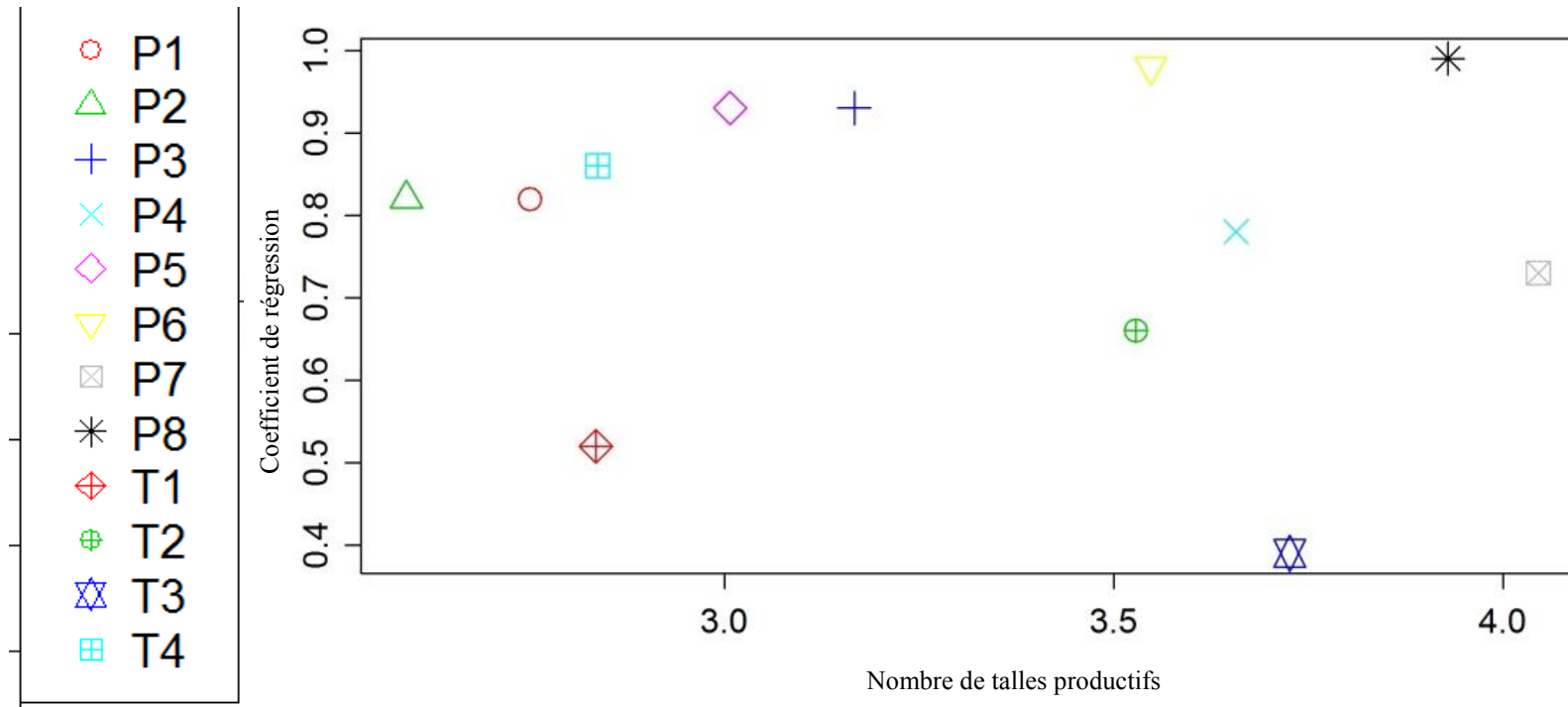


Figure 25: Relation entre le coefficient de régression et le nombre de talles productifs (moyenne des 4 environnements).

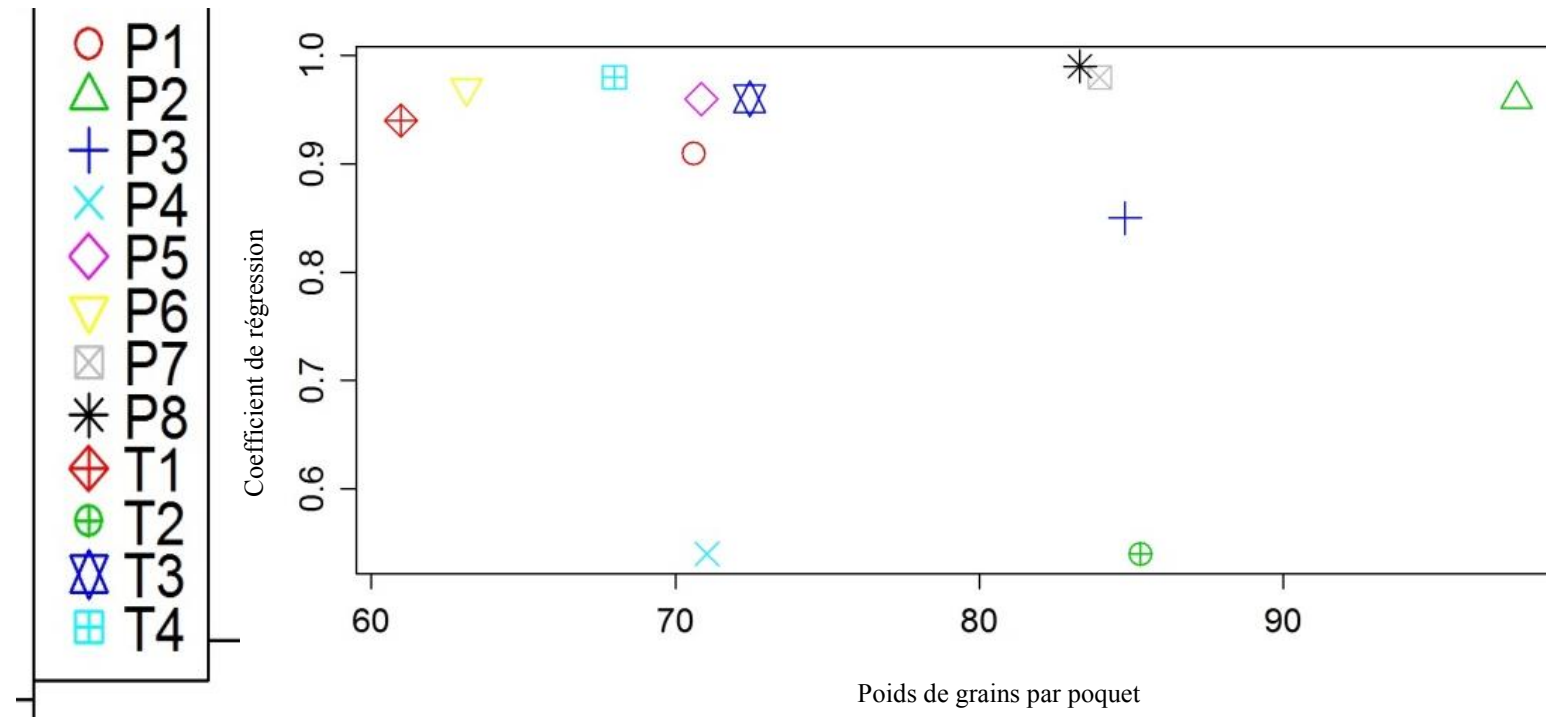


Figure 26: Relation entre le coefficient de régression et le poids de grains par poquet (g) (moyenne des 4 environnements).

Tableau 16: Paramètres de stabilité estimés à partir des analyses de régression pour le nombre de talles productifs (NPROD) et le poids des grains par poquet (Pd). La localité d'origine des populations et le type nommé correspondant sont également indiqués dans le tableau.

			Coefficient de régression (b_i) et déviation à la régression (Sd_i)					
			NPROD			Pd		
Population	localité	Type nommé	b_i	Sd_i	p-value	b_i	Sd_i	p-value
P1	Bagagi	Guéro	0.82	0.28	0.06	0.91	8.39	0.03
T1	Bagagi	Maewa	0.52	0.54	0.18	0.94	4.69	0.02
P2	Tanda	Haini kiré	0.82	0.31	0.06	0.96	11.8	0.01
T2	Tanda	Somno	0.66	0.46	0.12	0.54	35.89	0.17
P3	Lido	Guéro	0.93	0.2	0.02	0.85	13.69	0.05
T3	Lido	Maewa	0.39	0.71	0.23	0.96	7.51	0.01
P4	Wanzerbe	Haini kiré	0.78	0.32	0.08	0.54	17.41	0.17
T4	Wanzerbe	Somno	0.86	0.23	0.05	0.98	4.29	0.01
P5	Moujia	Kanawan Hatsi	0.93	0.2	0.02	0.96	5.92	0.01
P6	Kalfou	Wiyani Bijini	0.98	0.1	0.01	0.97	3.73	0.01
P7	Boudoum	Boudouma	0.73	0.6	0.09	0.98	3.58	0.01
P8	Boudoum	Moro	0.99	0.15	0	0.99	3.6	0

IV-DISCUSSION

Il nous semble nécessaire de rappeler au lecteur avant d'entamer la discussion de ce chapitre que les résultats présentés doivent être considérés avec beaucoup de prudence. En effet, les analyses non paramétriques que nous avons dû utiliser du fait de la nature de nos données (non normalité et surtout hétéroscédasticité c'est à dire que la variance des erreurs du modèle n'est pas la même pour toutes les observations) réduisent sans doute la puissance de nos tests d'hypothèse, en particulier ceux des analyses de variances. Cependant, l'analyse de variance paramétrique donne à quelques exceptions près des résultats très similaires (résultats non présentés). D'autre part, l'analyse de stabilité dynamique selon la méthode d'Eberhart & Russel (1966) a été réalisée sur seulement 4 points (2 dates de semis et 2 sites expérimentaux). Les conclusions restent donc fragiles et critiquables. Compte tenu de la difficulté pratique de réaliser des essais sur plusieurs années (ou plusieurs sites, ou encore plusieurs dates de semis), les analyses de stabilité portant sur un nombre plus importants de conditions environnementales restent rares dans la littérature des recherches sur le mil. On peut cependant citer les travaux de Munawwar *et al.* (2007), qui ont étudié la stabilité du rendement en grains de 7 variétés améliorées de mil au Pakistan dans 25 conditions environnementales différentes. En revanche, à titre d'exemple, Singh *et al.* (2016) ont utilisé 8 conditions environnementales tandis que Ezeaku, *et al.* (2014) n'en ont utilisé que 5 pour évaluer la stabilité du rendement en grains de variétés de mil.

Une autre limite non négligeable de nos travaux est sans doute l'installation tardive de nos essais expérimentaux qui nous a été imposée par des contraintes pratiques. Il est en effet possible que le seuil d'induction florale de certaines variétés photopériodiques ait été déjà dépassé lors de nos premières dates de semis. Si tel est le cas, certaines variétés pourraient sembler non photopériodiques alors qu'elles le sont dans la réalité. L'une des principales études de quantification de la sensibilité à la photopériode d'un grand nombre de variétés africaines de mil a été réalisée par Haussmann *et al.* (2006). Ces auteurs ont réalisé des essais expérimentaux au sud Niger avec deux dates de semis comparables aux nôtres (14 juillet et 15 août). Malgré ces implantations tardives des essais, leurs résultats permettent de mettre en évidence une large variabilité de la durée du cycle et une large gamme de sensibilité à la photopériode. Cette étude nous rend donc relativement confiant dans la robustesse de nos observations concernant la sensibilité à la photopériode des populations que nous avons analysées malgré les dates tardives des semis de nos essais.

Enfin, le lecteur doit aussi garder à l'esprit que les interprétations que je présente dans la suite, quant aux mécanismes évolutifs impliqués dans les différenciations entre populations observées, supposent implicitement que ces variations sont héritables, ce qui reste évidemment à démontrer. Cependant, compte tenu de notre dispositif expérimental (blocs avec répétitions) et du fait que toutes nos populations ont été évaluées dans les mêmes sites, cette supposition paraît raisonnable même si nos résultats poussent au bout du compte à mettre en oeuvre dans le futur une évaluation des bases génétiques des traits observés.

1-Une variation des interactions populations*environnements selon les variétés ?

Les analyses de stabilité présentées dans ce chapitre ont jusque-là été utilisées surtout par les sélectionneurs pour étudier la stabilité des rendements des variétés améliorées de mil. C'est donc la première fois, à ma connaissance, que de telles analyses sont utilisées pour comprendre la dynamique locale et spatiale des flux de gènes et plus généralement l'organisation de la diversité phénotypique et phénologique dans une collection de ressources génétiques du mil, afin de mieux comprendre les conséquences de la circulation des semences et des processus d'adaptation locale au sein d'un espace géographique restreint sur cette diversité.

Mes résultats montrent, à l'instar de tous les travaux effectués à ce jour, la présence chez le mil de fortes interactions populations*environnement (Bashir *et al.*, 2014; Ezeaku, *et al.*, 2014; Singh & Singh, 2016). Notre collection est constituée de mil originaires de 7 villages qui présentent des caractéristiques environnementales très différentes (figure 11). En effet, dans les villages situés plus au nord, les dates des débuts et de fin de la saison des pluies ainsi que les moyennes pluviométriques annuelles sont très variables (figure 3). Par exemple l'échec des essais expérimentaux du site de Tahoua, localité située aussi très au nord de la zone de culture du mil au Niger, est dû à l'installation très tardive de la saison des pluies dans cette région, une des plus arides du Niger. En revanche, dans les localités du sud, les pluies sont plus régulières et les échecs de semis sont beaucoup moins fréquents.

L'existence des fortes interactions populations*date de semis et populations*site révélées dans nos essais expérimentaux pourrait donc témoigner des adaptations des populations analysées aux conditions locales d'origine qui présentent de fortes variabilités des dates d'installations et de fin des saisons de pluies et une forte hétérogénéité des conditions écologiques. Par ailleurs, il est notable que les différentes populations de notre collection

n'interagissent pas de la même manière avec l'environnement (date de semis et site expérimental). En effet, les deux populations de type tardif (Somno et Maewa) qui ont été collectées dans des localités du sud Niger semblent beaucoup plus contribuer que les autres aux interactions populations date de semis et populations site, à l'exception des deux variétés des Kanuri (Moro et Boudouma) pour le nombre de talles productifs, une spécificité sur laquelle nous revenons plus loin dans ce chapitre.

2-Diversité de la durée du cycle des mils des Hausa et des Zarma-Songhay

La variabilité de la durée du cycle du mil, en particulier la durée semis-floraison (ou semis épiaison) est un indicateur intéressant de la plasticité phénotypique au Sahel puisqu'il contribue à la capacité exceptionnelle de cette espèce à s'accommoder de la forte variabilité de l'installation de la saison des pluies qui ne dure qu'environ 3 mois au Niger.

Il a été montré par plusieurs auteurs, l'existence d'une relation forte entre la sensibilité à la photopériode et la capacité de modification de la durée du cycle des variétés locales de mil (cf. introduction de ce chapitre). Ainsi, les mils à cycle long seraient des mils photopériodiques et les mils à cycle court seraient peu ou pas photopériodiques (Clerget *et al.*, 2007; Hausman *et al.*, 2006).

Nos résultats montrent effectivement que les mils les plus tardifs (Somno et Maewa de Tanda et de Lido) sont les plus photopériodiques comparativement aux autres variétés et populations de notre collection. En revanche, lorsque ces populations sont exclues des analyses, il n'y a pas d'association statistique entre la longueur du cycle et le coefficient de photopériodisme (Kp), peut-être par manque de variation importante dans la durée du cycle entre ces populations restantes.

Chez les mils issus de Wanzerbé et de Bagagi, en particulier, on observe une durée de cycle comparable entre les mils de type précoce (Haini-kiré et Guéro) et les mils de type tardif (Somno et Maewa) de ces localités. Les populations de types précoce et tardif issues des localités de Wanzerbé et de Bagagi, ne diffèrent donc ni sur la base du polymorphisme des marqueurs microsatellites (cf. Chapitre I), ni pour la durée du cycle, ni même dans toutes les conditions expérimentales de nos essais, sur la base des critères de reconnaissance des variétés (LE et CE). Pourtant, les agriculteurs continuent de distinguer ces deux variétés et de les gérer séparément. Il est possible que d'autres critères distinctifs de ces deux variétés aient

échappé à nos enquêtes. Il est notable que les données de l'essai mené à Tahoua (semis très tardifs, faible pluviométrie, forte pression parasitaire), ont montré que le Somno de Wanzerbé épie significativement plus tardivement que le Haini-kiré (57 et 63 jours respectivement pour ETP).

Cette interprétation de nos résultats doit cependant être considérée avec beaucoup de prudence car les fortes interactions génotype*environnement qui sont observées chez le mil peuvent impacter les observations lorsque celles-ci sont réalisées dans des conditions écologiques qui peuvent être différentes des conditions d'où sont originaires les variétés étudiées. Il reste donc possible que, dans les conditions environnementales contraignantes de leurs localités d'origines (Wanzerbé et même peut-être Bagagi) situées dans une zone de faible pluviométrie et de forte variabilité d'installation des saisons des pluies (figure 3), une différence de la durée du cycle entre les types tardifs et précoces soient encore observables.

2-1 Diversité de la durée des cycles chez les mils de type tardif (Somno et Maewa) et introgressions génétiques

Nos résultats sur la diversité génétique (cf. chapitre I) et sur la variabilité agro morphologique des types nommés précoces et tardifs du sud Niger confortent aussi l'existence probable de flux de gènes entre ces deux types nommés comme cela avait été proposé par Lakis *et al.* (2012) à une échelle beaucoup plus petite. Ces auteurs avaient montré que dans des situations de parapatrie, des flux de pollen pourraient intervenir entre les plantes les plus précoces des mils tardifs et les plantes les plus tardives des mils précoces. Nos résultats suggèrent fortement que ces flux de gènes via le pollen seraient plus importants dans les localités du nord de la zone de culture du mil au Niger. Lakis *et al.* (2012) ont proposé qu'un des déterminants de l'existence de ces flux de gènes serait justement la nécessité dans laquelle sont parfois les agriculteurs de devoir ressemer jusqu'à tard dans la saison, lorsque les pluies s'installent mal ou très tardivement. Ces situations provoquent des chevauchements de floraison entre les deux types de mil, du fait du photopériodisme important des mils de type tardif. Lorsque ceux-ci sont semés tardivement (après fin juin), le raccourcissement des jours va provoquer une transition florale survenant plus tôt après le semis que si les semis ont lieu fin mai ou début juin. Lakis *et al.* (2012) ont également proposé l'hypothèse selon laquelle ces recouvrements de floraison entraîneraient des flux de pollen asymétriques, des mils précoces vers les mils tardifs et pourraient ainsi conduire à un raccourcissement de la durée du cycle des mils tardifs si aucun mécanisme de sélection disruptive ne contrecarre les effets de la

migration (cf. partie IV de ce chapitre). Mes résultats convergent aussi vers cette hypothèse dans la mesure où les localités du nord sont aussi celles qui connaissent la plus forte variabilité pluviométrique, et où j'observe effectivement que les mils de type tardif (Somno, Maewa) ont justement un cycle nettement plus court lorsqu'ils sont issus de ces localités. Cette observation pourrait être le résultat d'introgressions des Somno et Maewa par des gènes de précocité issus des pools de mils de type précoce qu'ils côtoient au sein des terroirs villageois. Enfin, Vigouroux *et al.* (2011), en comparant des variétés locales de mil collectés en 1976 et 2003 dans le cadre d'un essai agronomique, suggèrent un raccourcissement du cycle moyen des variétés de 1,44 jours en trente ans d'intervalle. Les auteurs suggèrent qu'un haplotype de précocité au gène *Phyc* (gène codant pour le phytochrome C), dont il a été montré qu'il était associé à la durée du cycle chez le mil (Saïdou *et al.*, 2009), pourrait avoir été sélectionné au cours de cette période. La diffusion de cet haplotype de précocité pourrait aussi trouver son origine dans des hybridations entre variétés à cycle différenciés. Enfin, nos résultats n'ont pas permis de mettre en évidence des corrélations fortes entre la durée du cycle des variétés et les caractères morphologiques et de productivité qui pourraient, pour une partie au moins d'entre eux, être soumis à sélection de type disruptif lors du choix des semences. De tels effets sélectifs ne sauraient donc, d'après nos données, contribuer au maintien d'une différenciation, pour la durée du cycle, des populations précoces et tardives dans des situations où les hybridations et introgressions sont possibles.

Les conclusions de ce chapitre doivent toutefois être nuancées compte tenu des conditions expérimentales. Il est en effet possible que les seuils d'induction photopériodiques des mils photosensibles utilisés dans nos essais aient été déjà franchis lorsque les plantes avaient atteint le stade de développement auquel elles sont inductibles, et ce y compris pour les premiers semis. Néanmoins, pour avoir une meilleure idée de la gamme de photosensibilité des types nommés testés il serait nécessaire, non seulement de tester d'autres dates de semis, plus tôt au cours de la saison, mais aussi d'effectuer l'essai dans les localités d'origine des types nommés testés. On ne peut exclure en effet, en relation avec la variabilité des conditions pluviométriques locales, que les seuils photopériodiques critiques pour le déclenchement de la transition florale soient finement ajustés aux conditions locales sous l'effet des pressions de sélection naturelle ou anthropique locales comme l'ont déjà souligné Sanon *et al.* (2014).

2-2 Plasticité de la durée du cycle chez les mils à cycle court, non photopériodiques

La présence de valeurs négatives du coefficient photopériodique K_p dans nos essais, et en particulier sur le site de Maradi pour les variétés à cycle court (dans nos conditions d'essai) indique que leur phase végétative est rallongée dans les conditions de la deuxième date de semis. Il est bien connu chez les plantes que les stress hydriques modifient profondément la croissance des plantes et que les stratégies de réponse aux stress hydriques sont diverses. Par exemple, le déficit hydrique peut accélérer la sénescence, en induisant, précocement l'expression des gènes associés à la remobilisation des protéines qui sont redirigées vers les organes reproducteurs et induisent la floraison (Tardieu, 2013). La réduction de la durée du cycle à la suite d'un stress hydrique est un mécanisme d'adaptation qui permet aux plantes de boucler leurs cycle pendant qu'il est encore possible, c'est-à-dire pendant que le sol contient encore de l'humidité (Tardieu, 2013). Chez le mil, il est aussi connu qu'en période de stress hydrique en fin de cycle végétatif ou en début de phase reproductive, les plantes ont la capacité à interrompre leur croissance qui reprend lorsque les précipitations reviennent (Bidingier *et al.*, 1982). S'il ne nous a pas été possible d'identifier ce qui a réellement pu se produire sur le site de Maradi (un épisode sec en particulier a été noté, juste avant le second semis), nos résultats suggèrent néanmoins que les variétés de type précoce possèdent elles aussi une plasticité de la durée du cycle, mais qui est, contrairement aux variétés de type tardif, totalement indépendante du photopériodisme (les variétés de type tardifs issues des localités du nord, pourtant non photopériodiques et à cycle court, tout au moins dans nos conditions d'essais, ne montrent pas le même comportement). Ainsi, dans les localités du nord, une vraie différence subsisterait entre variétés de type précoce et variétés de type tardif qui concernerait cette différence de plasticité du développement végétatif, attestée par les résultats de nos analyses sur la stabilité statique de la durée semis-épiaison, et montrant que les variétés de type précoce sont plus plastiques. Cette plasticité se traduit par un allongement du cycle pour la date la plus tardive de semis, et possiblement suite à des conditions de stress. Il est aussi intéressant de constater que cet allongement de la durée du cycle n' a pas significativement affecté la production en grains de ces variétés. Il est ainsi possible que la distinction que les agriculteurs des localités du nord continuent à faire entre les deux types variétaux précoce et tardif se base en fait sur cette différence de plasticité. Malheureusement, ce point, qui n'a cependant pas fait l'objet d'investigations spécifique, n'est pas ressorti spontanément de nos enquêtes.

3-Structure de la diversité phénotypique des variétés cultivées, variabilité génétique et circulation des semences entre groupes ethno-linguistiques.

La possibilité pour un agriculteur de reconnaître, sans se tromper, une variété de mil sur la base des critères de reconnaissances est essentielle pour éviter des confusions lorsqu'il doit acheter des semences sur le marché.

Nos résultats suggèrent que les critères de reconnaissance des variétés de mils précoces cultivées par les deux groupes ethno-linguistiques diffèrent significativement entre ces variétés (Guéro chez les Hausa et Haini-kiré chez les Zarma-Songhay). Cette différence est observée à la fois pour les populations issues des localités plus au nord (Bagagi et Wanzerbé) que pour celles issues des populations collectées plus au Sud (Lido et Tanda). Cependant, il est remarquable que dans les conditions de nos essais, il n'est pas toujours possible de distinguer, sur la base des critères de reconnaissance des variétés, les Somno et les Maewa (tardifs) au nord (Bagagi et Wanzerbé) comme au sud (Lido et Tanda). Il est donc possible que des phénomènes de confusions conduisent à des échanges de mil tardifs entre ces deux entités sociales, qui dans certains cas cohabitent dans des régions de mixité sociale. Ces résultats apportent cependant un certain support aux hypothèses faites dans le chapitre I. Nous avons posé l'hypothèse de barrières sociales aux flux de gènes entre populations de mil cultivés par les différents groupes ethno-linguistiques à l'ouest du bassin du lac Tchad, et en particulier entre Hausa et Zarma-Songhay. Ainsi, nos résultats montrent aussi que sur le plan de la morphologie les variétés de type précoce cultivées par les uns et les autres sont bien distinguables selon les critères de reconnaissance des variétés qui portent surtout sur la morphologie des chandelles. Cette capacité à distinguer ces variétés, et donc à éviter le cas échéant sans doute aussi des confusions, doit contribuer à l'efficacité de ces barrières sociales aux flux de gènes, et peut-être plus pour les variétés précoces que pour les tardives, même si une généralisation de cette conclusion ne serait possible qu'à l'aide d'évaluations multi-locales sur la base d'un échantillonnage beaucoup plus grand.

Nous avons voulu aller un peu plus loin dans l'analyse comparative des patrons de diversité neutre des types nommés pour l'ensemble Zarma-Songay et Hausa. Les résultats sur les polymorphismes des marqueurs microsatellites révèlent une différence de structure génétique des populations des deux types de mil. En effet, alors qu'aucun IBD n'est détecté pour les mils précoces, un léger IBD est détecté en revanche pour les types tardifs. Par ailleurs, les analyses de classification bayésiennes montrent clairement une structure génétique différente entre les deux types de mil au sein de cet ensemble géographique (figures 27). Il se pourrait

donc que la circulation des gènes à travers l'ensemble Zarma-Songhay-Hausa soit un peu différente pour les deux types de mils, les tardifs s'échangeant alors (volontairement ou involontairement du fait de confusions possibles lors des recours aux marchés) peut-être plus. Ces tendances mériteraient sans doute des études beaucoup plus approfondies, sur la base d'échantillonnages beaucoup plus dense, en particulier dans les zones de mixité sociales, ainsi que sur la base d'enquêtes anthropologiques beaucoup plus poussées sur les réseaux d'échanges de semences.

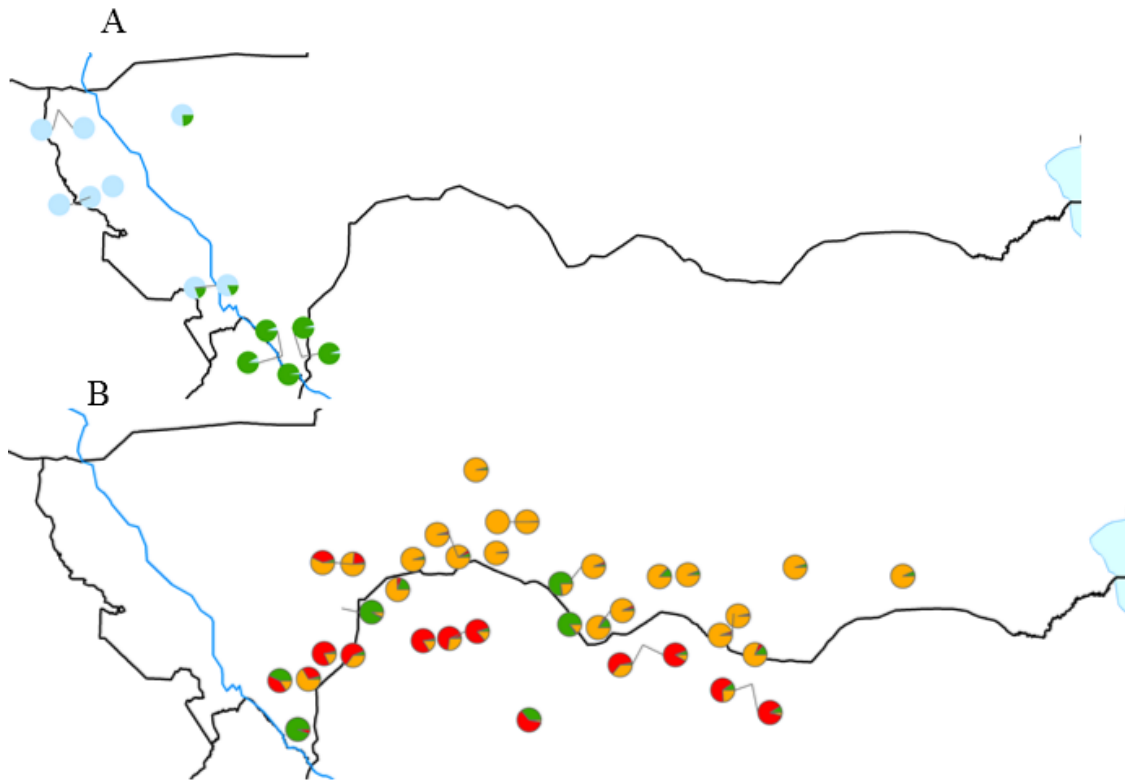


Figure 27: A) Structure génétique fine des mils de l'aire culturelle Zarma-Songhay.
B) Structure génétique fine des mils de l'aire culturelle Hausa.
Chaque camembert représente une population et chaque couleur représente un groupe génétique.

4-Patrons de diversité des variétés cultivées au sein des aires culturelles Hausa et Zarma-Songhay et circulation des semences : adaptation locale ou limites aux échanges de semences ?

Globalement, nos résultats suggèrent qu'un agriculteur originaire des localités au nord de la zone de culture du mil au Niger (Bagagi, Wanzerbé) est capable de reconnaître des variétés issues des localités plus au Sud (Lido, Tanda), sur la base du format de la chandelle. Cette possibilité de distinction pourrait cependant ne pas être la même selon les variétés (tardives ou précoces) et selon les groupes ethno-linguistiques.

En effet, au sein du groupe ethno-linguistique des Zarma-Songhay, dans toutes les conditions expérimentales de nos essais, les mils de type précoce (Haini-kiré) du Nord (Wanzerbé) sont significativement différenciés de ceux du Sud (Tanda) pour les critères de reconnaissance des variétés, alors qu'au sein de la région Hausa, la deuxième date de semis du site expérimental de Maradi ne montre pas de différence significative entre les variétés de type précoce (Guéro) originaire du Nord (Bagagi) et ceux provenant du Sud (Lido).

En ce qui concerne les mils tardifs (Maewa et Somno), dans les conditions de nos essais expérimentaux, il n'est pas possible, sur la base des critères de reconnaissances des variétés (LE et CE), de distinguer les populations originaires du Nord de celles qui proviennent du sud et cela au sein des deux groupes ethno-linguistiques.

Allinne *et al.* (2008) ont étudié la diversité génétique des variétés locales de mil sur la base de marqueurs AFLP dans une région Zarma-Songhay du Niger. Ces auteurs ont suggéré que les flux de semences semblent être préférentiellement orientés du sud vers le nord. Nos résultats nous interrogent sur les variétés qui pourraient circuler du sud vers le nord. L'analyse des patrons de variabilité génétique (marqueurs microsatellites) observés au sein de chacun des deux groupes ethno-linguistiques montre clairement une structure nord/sud (parallèlement à la distribution des isohyètes dans cette région du globe). Cette structure est observée chez les Hausa (Figure 28), chez lesquels on ne détecte pas d'IBD (p value = 21%). Une structure est aussi détectée chez les Zarma-Songhay (Figure 27 A) chez lesquels deux groupes génétiques distincts sont mis en évidence. De même, chez les Hausa, trois groupes génétiques sont identifiés. Un groupe génétique correspond à des variétés de type tardif spécifiques (Maewa baka, Maewa Ellambara), les deux autres groupes étant clairement organisés sur un axe nord-sud, comme déjà noté dans le chapitre I. On ne peut exclure que des limites aux flux de gènes efficaces (via le pollen et les graines) dues à l'adaptation des populations aux conditions pluviométriques locales contribuent à cette organisation nord/sud des diversités

moléculaires et phénotypiques, du fait d'une moins bonne adaptation des hybrides entre populations qui entraînerait une résistance à l'introgession. Si de nombreuses régions du génome sont impliquées dans ces adaptations locales, des niveaux de différenciation pourraient être ainsi maintenus entre populations du nord et du sud de manière générale dans le génome via des déséquilibres de liaison généralisés, ce qui expliquerait l'existence de ces deux entités génétiques mises en évidence par l'analyse bayésienne sur les polymorphismes des marqueurs microsatellites.

En particulier, comme nous l'avons vu précédemment, les caractéristiques de floraison structurent aussi fortement les mil de type tardif (Somno et Maewa) selon un gradient latitudinal. Les populations du sud sont photopériodiques dans les conditions de nos essais contrairement à celles du nord, mais elles ont aussi un cycle plus long même dans les conditions de semis très tardif (fin Juillet). On peut imaginer que cette longueur de cycle puisse être un obstacle à la migration de ces populations de type tardif du sud vers les conditions nettement plus arides du nord.

Cette hypothèse est d'autant plus probable que les mils de type tardif présentent justement une moindre plasticité de la date d'épiaison de la tige principale, indépendamment de leur photopériodisme, que les mils de type précoce.

Lors de nos enquêtes de terrains, dans le village de Wanzerbé, un agriculteur voulant attirer mon attention sur ses préférences envers le Haïni kiré (mil de type précoce) me dit : « *un de nos collègues a semé du Somno, et voilà que la saison des pluies est finie alors que ses mils n'ont pas encore épié* ». Cependant, étant donné que nos essais n'ont pas été réalisés dans les sites d'origine des variétés, cette interprétation doit être considérée avec beaucoup de prudence. Des essais expérimentaux croisés du comportement des variétés dans les conditions des villages d'origine permettraient de tester cette hypothèse d'adaptation locale.

Nos résultats permettent donc de suggérer une nouvelle hypothèse selon laquelle les variétés de type précoce et les variétés de type tardif ne circulent pas de la même manière au sein des groupes ethno-linguistiques. La plasticité de la durée du cycle des variétés de type précoce (Haïni kiré et Guéro), liée non pas à du photopériodisme, mais plutôt à une forte plasticité du développement végétatif, leur conférerait un potentiel d'adaptation à des régimes pluviométriques de forte variabilité, et donc une plus forte capacité à « voyager » efficacement. Pourtant, une structure nord/sud existe aussi pour ces mils. D'autres facteurs que la tolérance à la variabilité pluviométrique pourraient donc limiter les échanges nord/sud pour les mils précoces.

En raison des convergences phénotypiques des différentes variétés et de l'instabilité des critères de reconnaissance des variétés, en particulier dans les localités les plus au nord, des confusions pourraient se produire certaines années lorsque les agriculteurs doivent avoir recours à des apports extérieurs pour compléter leurs stocks de semences. Il est possible que des savoirs empiriques autour de ces phénomènes aient conduit, au cours du temps, les agriculteurs à être prudents vis-à-vis des semences qui ne sont pas autoproduites. On peut comprendre alors, que dans ce type de situation, les relations de confiance que les agriculteurs entretiennent avec les personnes auprès desquelles ils obtiennent des semences soient de première importance. De ce point de vue, nos résultats pourraient fournir des éléments supplémentaires de compréhension des données d'enquêtes anthropologiques qui révèlent que les agriculteurs, en cas de pénurie de semences préfèrent s'en procurer auprès de la parentèle ou du voisinage. Un tel comportement pourrait-il contribuer à cette structuration nord/sud observée aussi chez les mils précoces ?

5-Les variétés des Kanuri : une ressource génétique bien spécifique

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que les mils cultivés par les Kanuri (Moro et Boudouma) diffèrent génétiquement des mils cultivés par les autres populations de l'ouest du Niger. Cette différenciation pour des polymorphismes neutres correspond assez bien avec ce que nous observons sur les caractères phénotypiques.

Selon Bezançon *et al.* (2009), la culture du Moro, légèrement plus tardif, aurait régressé alors que les Boudouma, plus précoces seraient de plus en plus cultivés.

Cependant lors de nos travaux de terrain, il nous a été notifié par les agriculteurs que les Boudouma et les Moro qui étaient jadis distinguables sur la base de la longueur de leur chandelle (les Moro auraient des chandelles normalement beaucoup plus longues que les Boudouma), sont aujourd'hui difficilement distinguables. Dans le chapitre précédent, nous avons vu que ces deux variétés présentent une forte diversité intra population et une très faible différenciation génétique (cf. figure 2 du chapitre I). Les résultats de nos essais agronomiques confirment qu'effectivement ces deux types nommés ne sont pas différents sur la base des caractères que nous avons mesurés, y compris pour la durée du cycle. Il est donc possible que des flux de gènes soient responsables de l'absence de différenciation entre ces deux types nommés à l'image de ce que nous observons dans les régions du nord des aires socio-culturelles Hausa et Zarma-Songhay. Cette hypothèse est d'autant plus probable que les

conditions pluviométriques de la région de Boudoum d'où sont issus nos échantillons sont comparables à ceux des localités Nord des régions Zarmaphones et Hausaphones (figure 3).

Par ailleurs un fait remarquable est la présence, chez ces deux types nommés, de talles aériennes. On constate en particulier une plasticité plus grande pour le nombre de talles productifs de ces mils caractérisés par leurs chandelles plus courtes que les autres variétés et leur cycle un peu plus précoce. Ces caractéristiques, en particulier le tallage aérien et sa plasticité vis-à-vis des conditions du milieu, rapprochent ces deux variétés des mils adventices (soun) et sauvages. Généralement, chez les graminées sauvages, comme la téosinte, le tallage dépend fortement des conditions environnementales (telle que la densité des populations et donc l'intensité des compétitions entre plantes par exemple) en absence de compétitions. Cette caractéristique a notamment été démontrée expérimentalement chez la téosinte (forme sauvage du maïs). En particulier, le gène *Tb1* et son niveau d'expression dans les méristèmes axillaires sont impliqués dans cette plasticité (Lukens & Doebley, 1999). Or ce gène semble aussi avoir été recruté dans la réduction du tallage associée à la domestication du mil (Remigereau *et al.*, 2011), même si son implication semble quantitativement moins importante que ce qui a été montré chez le maïs (Doebley et Stec, 1991; 1993). Une piste de recherche possible serait donc d'explorer, de manière comparative, les niveaux d'expression de ce gène chez différents types nommés de mil (dont le Moro et le Boudouma) ainsi que chez les mils adventices et sauvages.

Par ailleurs, ces mils sont également distinguables des autres sur le plan de la longueur de leurs chandelles remarquablement plus courtes que les mils de l'ouest du Niger et aussi pour la durée de leur cycle qui est un peu plus brève que les types nommés de l'ouest du Niger.

Saïdou *et al.*, (2009) ont montré que des polymorphismes dans le gène *PhyC* étaient associés à la longueur du cycle et également à la taille des chandelles de mil. Il se pourrait ainsi que des haplotypes particuliers du gène *PhyC* aient été sélectionnés par les agriculteurs Kanuri, une hypothèse qui vaudrait la peine d'être vérifiée.

6-Implications des résultats sur la conservation des ressources génétiques

Nos résultats montrent que la pertinence d'utiliser le type nommé comme porte d'entrée dans la collecte des ressources génétiques du mil doit être prise avec beaucoup de précaution compte tenu de la très grande variabilité génétique intra-type nommé que nous mettons en évidence, y compris pour des caractères tels que la durée du cycle, généralement considérée comme structurant la diversité du mil en grandes catégories variétales. Par exemple la Conférence des Ministres de l'Agriculture de l'Afrique de l'Ouest et du Centre (CMA/AOC)

a classé en 1995 les variétés de mil d’Afrique de l’Ouest en deux grands groupes, les mils dits précoces (Guéro au Niger et Nigeria et Souna au Sénégal et au Mali) ayant un cycle de 75 à 100 jours, et les mils dits tardifs (Maiwa au Niger et Nigeria et Sanio au Sénégal et au Mali) ayant un cycle de 110 à 150 jours (Akanvou *et al.*, 2012).

La situation que j’observe dans mes essais et en particulier l’absence de différenciation entre populations dont les noms les désignent à priori comme des mils précoces ou tardifs, s’explique sans doute essentiellement par la variabilité dans l’intensité des flux de gènes entre ces deux grands groupes, du fait des situations climatiques locales (variabilité des dates d’installation des pluies, mais aussi forte variance des épisodes pluvieux au cours de la saison) et des pratiques agricoles autour de ces mils (semis répétés ; situations de parapatrie versus allopatrie). Par ailleurs, les processus d’adaptation locale ont vraisemblablement conduit à des ajustements très fins de la durée du cycle des populations de mil cultivé en fonction des latitudes d’origine (ajustement par rapport à la photopériode et à la pluviométrie locales). Cette structuration, qui semble être généralisable à de plus grands ensembles géographiques (Sako, 2015) est donc une information essentielle pour la constitution des collections des ressources génétiques représentatives de la diversité mais aussi pour la définition de stratégies efficaces pour leur valorisation.

V-CONCLUSION

Au-delà du rôle des barrières sociales limitant la circulation des semences entre groupes ethno-linguistiques (chapitre I), les résultats de cette partie montrent l'existence d'une structure de la diversité phénotypique du mil qui semble suivre le gradient pluviométrique (nord-sud), au même titre que la variabilité génétique révélée par les marqueurs microsatellites. La circulation des semences pourrait donc être en partie entravée par des processus d'adaptation aux conditions locales. Les flux de gènes par le pollen entre variétés ou ceux qui pourraient être induits dans des cas possibles de confusion entre variétés lorsque l'agriculteur doit acheter des semences sur le marchés, affectent sans doute fortement l'intégrité des types nommés en particulier dans les localités du nord. La classification en types nommés, recouvrant souvent une différenciation phénologique des mils, tout au moins dans le discours des agriculteurs, ne rend pas totalement compte des comportements phénologiques et de leur variation, au moins dans les conditions expérimentales de nos essais.

Par ailleurs les résultats obtenus dans ce chapitre posent des questions sur les pratiques des sélectionneurs consistant à prendre le poids des grains des chandelles de mil comme un des critères de sélection. L'analyse des variables de productivité des types nommés montre que le mil produisant le plus grand nombre de chandelles n'est pas forcément celui qui produit la plus grande valeur de poids de grains par poquets. Or, pour les agriculteurs, la compétence en tant que cultivateur de mil s'apprécie au nombre de bottes récoltées et non en terme de poids des grains récoltés. Les critères de sélection des sélectionneurs peuvent donc être différents des critères d'évaluation de la production par les agriculteurs. Cette différence d'appréciation pourrait impacter l'adoption de variétés améliorées en milieu paysan.

Enfin, dans les localités du nord, malgré l'absence de différences entre les mils de type précoce et les mils de type tardif dans les conditions de nos essais, les agriculteurs continuent à distinguer ces derniers, à les nommer différemment des types précoces et à les utiliser aussi différemment d'après nos enquêtes (usage culinaire). Nos données et enquêtes de terrain ne permettent pas de comprendre les raisons de cette distinction dans les localités du nord, si ce n'est cependant la différence de stabilité de la durée du cycle végétatif indépendamment du photopériodisme, que nous mettons en évidence dans ce chapitre. Il reste vraisemblable que d'autres facteurs tels que la couleur des grains, les qualités nutritionnelles ou gustatives, qui nous ont sans doute échappé mais que les agriculteurs connaissent, soient impliqués dans cette différenciation.

REFERENCES

- Akanvou, L., Akanvou, R., Kouakou, C. K., Da, H. A. N., & Koffi, G. C. (2012). Evaluation de la diversité agro morphologique des accessions de mil [*Pennisetum glaucum* (L .) R . Br .] collectées en Côte d ' Ivoire. *Journal of Applied Biosciences*, 50, 3468–3477.
- Allinne, C., Mariac, C., Vigouroux, Y., Bezançon, G., Couturon, E., Moussa, D., ... Robert, T. (2008). Role of seed flow on the pattern and dynamics of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.) genetic diversity assessed by AFLP markers: A study in south-western Niger. *Genetica*, 133(2), 167–178. doi:10.1007/s10709-007-9197-7
- B I G Haussmann, A Boubacar, S. S. B., & Vigouroux, Y. (2006). Multiplication and Preliminary Characterization of West and Central African Pearl Millet Landraces. *ICRISAT, International Sorghum and Millets Newsletter* (2006), 2(1), 1–3. Retrieved from http://oar.icrisat.org/1130/1/ISMN-47_110-112_2006.pdf
- Bacci, L., Cantini, C., Pierini, F., Maracchi, G., & Reyniers, F. N. (1999). Effects of sowing date and nitrogen fertilization on growth, development and yield of a short day cultivar of millet (*Pennisetum glaucum* L.) in Mali. *European Journal of Agronomy*, 10, 9–21. doi:10.1016/S1161-0301(98)00046-X
- Balme, M., Galle, S., & Lebel, T. (2005). Démarrage de la saison des pluies au Sahel : variabilité aux échelles hydrologique et agronomique, analysée à partir des données EPSAT-Niger. *Sécheresse*, 16(1), 15–22.
- Bashir, E. M. a., Ali, A. M., Ali, A. M., Ismail, M. I., Parzies, H. K., & Haussmann, B. I. G. (2014). Patterns of pearl millet genotype-by-environment interaction for yield performance and grain iron (Fe) and zinc (Zn) concentrations in Sudan. *Field Crops Research*, 166, 82–91. doi:10.1016/j.fcr.2014.06.007
- Becker, H. C. (1981). Correlations among some statistical measures of phenotypic stability. *Euphytica*, 30(3), 835–840. doi:10.1007/BF00038812
- Becker, H. C., & Leon, J. (1988). Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding*, 101, 1–23. doi:10.1111/j.1439-0523.1988.tb00261.x
- Belliard, J. (1982). *Analyse génétique et physiologique du système de contrôle*

photopériodique de la floraison chez le mil africain Orsay, Université Paris-sud.

- Belliard, J., & Pernes, J. (1985a). *Pennisetum typhoides*. In *CRC Handbook of flowering* (pp. 22–37).
- Belliard, J., & Pernes, J. (1985b). *Pennisetum typhoides*. *CRC Handbook of flowering*, (4), 22–37.
- Bezançon, G., Pham, J. L., Deu, M., Vigouroux, Y., Sagnard, F., Mariac, C., ... Chantereau, J. (2009). Changes in the diversity and geographic distribution of cultivated millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) and sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) varieties in Niger between 1976 and 2003. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56(2), 223–236. doi:10.1007/s10722-008-9357-3
- Bidinger, F. R., Mahalakshmi, V., Talukdar, B. S., & Alagarswamy, G. (1982). Improvement of drought resistance in pearl millet. In *Drought resistance in crops with emphasis on rice* (pp. 357–375).
- Bilquez, A.F.;Clément, J. (1969). Etude du mode d'hérédité de la précocité chez le mil pénicillaire (*Pennisetum typhoides* Stapf et Hubb.) II. Déterminisme génétique des variations de précocité des mils du groupe souna. *L'Agronomie Tropicale*, 24(3), 258–262. doi:0151-1238
- Bost, I. (2009). *Les agriculteurs hausa face à la « faiblesse des pluies »*. Paris 10 Nanterre.
- Boster, J. S. (1985). Selection for perceptual distinctiveness: Evidence from aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany*, 39(3), 310–325. doi:10.1007/BF02858802
- Bowcock, A. M., Kidd, J. R., Mountain, J. L., Hebert, J. M., Carotenuto, L., Kidd, K. K., & Luca Cavallisforza, A. L. (1991). Drift, admixture, and selection in human evolution: A study with DNA polymorphisms. *Evolution*, 88(February), 839–843. doi:VL - 88
- Clerget, B., Haussmann, B. I. G., Boureima, S. S., & E Weltzien. (2007). Surprising flowering response to photoperiod : Preliminary characterization of West and Central African pearl millet germplasm. *SAT eJournal*, 5(1), 23–26.
- Clerget, B., Haussmann, B., & Sacko, A. (2009). *Photoperiodism in pearl millet landraces from WCA*.

- Clerget, B., Rattunde, F., Weltzien, E., & Haussmann, B. (2006). *Photoperiod response and crop intensification in Sorghum and Pearl Millet*.
- Clerget, B., Rattunde, H. F. W., Dagnoko, S., & Chanterreau, J. (2007). An easy way to assess photoperiod sensitivity in sorghum : Relationships of the vegetative-phase duration and photoperiod sensitivity. *Open Access Journal Published by ICRISAT*, 3(1), 1–4.
- Cleveland, D., Soleri, D., & Smith, S. (1994). Do folk crop varieties have a role in sustainable agriculture? *BioScience*, 44(11), 740–751.
- Cocheme, J., & P. Franquin. (1967). *A study of the agroclimatology of semi- arid area south of the Sahara in west Africa*. (FAO-UNESCO, Ed.) (FAO-UNESCO.). Paris.
- Cooper, H., Spillane, C., & T Hodjin. (2001). *Broadening the genetic base of crop production*. T, eds.
- Doebley, J., & Stec, A. (1991). Genetic Analysis of the Morphological Differences Between Maize and Teosinte. *Plant Biology*, 129(1), 285–95. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1682215>
- Doebley, J., & Stec, A. (1993). Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: Comparison of results for two F2 populations. *Genetics*, 134(2), 559–570.
- Dussert, Y., Remigereau, M. S., Fontaine, M. C., Snirc, A., Lakis, G., Stoeckel, S., ... Robert, T. (2013). Polymorphism pattern at a miniature inverted-repeat transposable element locus downstream of the domestication gene Teosinte-branched1 in wild and domesticated pearl millet. *Molecular Ecology*, 22(2), 327–340. doi:10.1111/mec.12139
- Eberhart, S. a., & Russell, W. a. (1966). Stability Parameters for Comparing Varieties1. *Crop Science*, 6(1), 36. doi:10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x
- Ezeaku, I. E., Angarawai, I. I., Aladele, S. E., & Mohammed, S. G. (2014). Genotype by environment interactions and phenotypic stability analysis for yield and yield components in parental lines of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br). *African Journal of Agricultural Research*, 9(37), 2827–2833. doi:10.5897/AJAR2014.8930
- Finlay, K. W., & Wilkinson, G. N. (1963). The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal Of Agricultural Research*. doi:10.1071/AR9630742

- Flores, F., Moreno, M. T., & Cubero, J. I. (1998). A comparison of univariate and multivariate methods to analyze G x E interaction. *Field Crops Research*, 56(3), 271–286. doi:10.1016/S0378-4290(97)00095-6
- Francis, T. R., & Kannenberg, L. W. (1978). Yield stability studies in short-season maize. I. A descriptive method for grouping genotypes. *Canadian Journal of Plant Science*, 58(4), 1029–1034.
- Gibson, R. W. (2009). A review of perceptual distinctiveness in landraces including an analysis of how its roles have been overlooked in plant breeding for low-input farming systems. *Economic Botany*, 63(3), 242–255. doi:10.1007/s12231-009-9086-3
- Hajjar, R., Jarvis, D. I., & Gemmill-Herren, B. (2008). The utility of crop genetic diversity in maintaining ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123(4), 261–270. doi:10.1016/j.agee.2007.08.003
- Haldane, J. B. S. (1930). A mathematical theory of natural and artificial selection. (Part VI, Isolation.). *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 26(02), 220. doi:10.1017/S0305004100015450
- Hausmann, B. I. G., Boureima, S. S., Kassari, I. A., Moumouni, K. H., & Boubacar, A. (2007). Mechanisms of adaptation to climate variability in West African pearl millet landraces – a preliminary assessment. *SAT eJournal*, 3(1), 2–4.
- Hill, J. (1975). Genotype-environment interaction – a challenge for plant breeding. *The Journal of Agricultural Science*, 85(03), 477. doi:10.1017/S0021859600062365
- Holm, S. (1979). A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Statistics*, 6(2), 65–70. doi:10.2307/4615733
- J M Kowal, & Kassam, A. H. (1978). A. ecology of savanna. A. study of W. A. O. U. P. . (1978). *Agricultural ecology of savanna*. (O. U. Press., Ed.). Oxford.
- Kassam, A. H., & Andrews, D. J. (1975). Effects of Sowing Date on Growth, Development and Yield of Photosensitive Sorghum at Samaru, Northern Nigeria. *Experimental Agriculture*, 11(03), 227. doi:10.1017/S0014479700006761
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x

- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621. doi:10.1080/01621459.1952.10483441
- Lakis, G., Navascués, M., Rekima, S., Simon, M., Remigereau, M. S., Leveugle, M., ... Robert, T. (2012). Evolution of neutral and flowering genes along pearl millet (*pennisetum glaucum*) domestication. *PLoS ONE*, 7(5). doi:10.1371/journal.pone.0036642
- Lakis, G., Ousmane, A. M., Sanoussi, D., Habibou, A., Badamassi, M., Lamy, F., ... Robert, T. (2012). Evolutionary dynamics of cycle length in pearl millet: the role of farmer's practices and gene flow. *Genetica*, 139(11-12), 1367–1380. doi:10.1007/s10709-012-9633-1
- Le Corre, V., & Kremer, A. (2012). The genetic differentiation at quantitative trait loci under local adaptation. *Molecular Ecology*, 21(7), 1548–1566. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05479.x
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 5347(1996), 183–189.
- Lin, c. s., & binns, m. r. (1988). a superiority measure of cultivar performance for cultivar × location data. *Canadian Journal of Plant Science*, 68(1), 193–198. doi:10.4141/cjps88-018
- Lin, C. S., Binns, M. R., & Lefkovitch, L. P. (1986). Stability Analysis: Where Do We Stand? *Crop Science*, 26(1), 894–900.
- Lukens, L. N., & Doebley, J. (1999). Epistatic and environmental interactions for quantitative trait loci involved in maize evolution. *Genetical Research*, 74(3), 291–302. doi:10.1017/S0016672399004073
- Mahalakshmi, V., & Bidinger, F. R. (1985). Water stress and time of floral initiation in pearl millet. *The Journal of Agricultural Science*, 105(02), 437. doi:10.1017/S0021859600056483
- Mangat, K. (1990). Detection of cross over genotype x environment interactions in pearl millet, (1988), 193–199.

- Marteau, R., Sultan, B., Moron, V., Baron, C., Traoré, S. B., & Alhassane, A. (2010). Démarrage de la saison des pluies et date de semis du mil dans le sud-ouest du Niger. In *Actes du {XXIII}e colloque de l'association internationale de climatologie Risques et changement climatique* (Vol. 1, pp. 379–384). Retrieved from <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00514811/>
- Ministry of Environment and Forests. (2006). *National Meteorological Department, average annual rainfall covering the period 1975 to 2004 in National Adaptation Programme of Action (NAPA). Change*. doi:10.1016/j.jip.2012.07.008
- Mounkaïla, H. (2002). De la migration circulaire à l'abandon du territoire local dans le Zarmaganda (Niger) Pagination. *Revue Européenne Des Migrations Internationales*, 18(2), 161–187.
- Munawwar, M. H., Fateh, J., Javed, H. I., Malik, H. N., & Hussain, M. (2007). Stability Analysis of Millet Varieties Across Diverse Environments in Pakistan. *Sarhad J. Agric*, 23(3).
- Mustapha, M., Bakari, H., & Alkali, A. K. (2014). Statistical Evaluation of Grain Yield in Millet Trials Using Principal Component Analysis, 6, 422–428.
- Onyewotu, L. O. Z., Stigter, C. J., Oladipos, E. O., & Owanubi, J. J. (1998). Yields of millet between shelter belts in semi-arid northern Nigeria, with a traditional and a scientific method of determining sowing date, and at two levels of organic manuring. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 46, 53–64.
- Ouendeba, B., Ejeta, G., Hanna, W. W., & Kumar, A. K. (1995). Diversity among African Pearl Millet Landrace Populations. *Crop Science*, 35(3), 919. doi:10.2135/cropsci1995.0011183X003500030048x
- Perkins, J. M., & Jinks, J. L. (1968). Environmental and genotype-environmental components of variability. 3. Multiple lines and crosses. *Heredity*, 23(3), 339–356. doi:10.1038/hdy.1969.11
- Plucknett, D. L., Smith, N. J. H., Williams, J. T., & Anishetty, N. M. (1987). *Gene banks and the world's food*. (P. U. Press, Ed.). Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- R Development Core Team. (2010). R: A language and environment for statistical computing.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Remigereau, M.-S., Lakis, G., Rekima, S., Leveugle, M., Fontaine, M. C., Langin, T., ... Robert, T. (2011). Cereal domestication and evolution of branching: evidence for soft selection in the Tb1 orthologue of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.). *PloS One*, 6(7), e22404. doi:10.1371/journal.pone.0022404
- Robert, T., Mariac, C., Allinne, C., & et al. (2005). Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* spp. *glaucum*) au Sud-Niger. In *Colloque National du BRG: Un Dialogue pour la Diversité Génétique*. Lyon.
- Saïdou, A. A., Mariac, C., Luong, V., Pham, J. L., Bezançon, G., & Vigouroux, Y. (2009). Association studies identify natural variation at PHYC linked to flowering time and morphological variation in pearl millet. *Genetics*, 182(3), 899–910. doi:10.1534/genetics.109.102756
- Sako, A. F. M. (2015). *Vulgarisation d'un caractère prometteur d'adaptation à la variabilité environnementale : Où peut-on promouvoir le photopériodisme des variétés de mil et sorgho sous les climats actuels et futurs en Afrique de l'Ouest?* UNIVERSITE PARIS VIII – VINCENNES-SAINT-DENIS ECOLE.
- Sanon, M., Hoogenboom, G., Traoré, S. B., Sarr, B., Garcia Y Garcia, a., Somé, L., & Roncoli, C. (2014). Photoperiod sensitivity of local millet and sorghum varieties in West Africa. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 68, 29–39. doi:10.1016/j.njas.2013.11.004
- Scheirer, C. J., Ray, W. S., & Hare, N. (1976). The analysis of ranked data derived from completely randomized factorial designs. *Biometrics*, 32(2), 429–434. doi:10.3102/10769986005002169
- Shukla, G. K. K. (1972). Some statistical aspects of partitioning genotype-environmental components of variability. *Heredity*, 29(2), 237–245. doi:10.1038/hdy.1972.87
- Sidikou, A. H. (1974). Sedentarité et mobilité entre Niger et Zgaret. *Etudes Nigériennes*, (34).
- Singh P., Singh U., B., O. E., K., A. K., & Andrews. (1987). Nutritional evaluation of high protein genotypes of pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Journal of the*

Science of Food and Agriculture, 38, 41–48.

- Singh, O. V., & Singh, A. K. (2016). Assessment of GxE interaction in pearl millet [Pennisetum glaucum (L.) R. Br.] germplasm in hot-arid climate of Rajasthan. *Indian Journal Of Agricultural Research*, 50(1), 92–95. doi:10.18805/ijare.v50i1.8591
- Sivakumar, M. V. . . (1988). Predicting rainy season potential from the onset of rains in Southern Sahelian and Sudanian climatic zones of West-Africa. *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Sivakumar, M. V. K. (1993). Agroclimatology of west Africa: Niger. *Bulletin D'information N °5 de L'Institut International de Recherche Sur Les Cultures Des Zones Tropicales Semi-Arides (ICRISAT)*, 99 p.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236(4803), 787–792. doi:10.1126/science.3576198
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1995). *Introduction to biostatistics. Disease, medicine and society in England, 1550–1860* (Vol. 1081). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511608117.001
- Sultan, B., & Janicot, S. (2003). The West African monsoon dynamics. Part II: The “preonset” and “onset” of the summer monsoon. *Journal of Climate*, 16(21), 3407–3427. doi:10.1175/1520-0442(2003)016<3407:TWAMDP>2.0.CO;2
- Tardieu, F. (2013). Plant response to environmental conditions: Assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in Physiology*, 4 FEB(February), 1–11. doi:10.3389/fphys.2013.00017
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2), 350–363. doi:10.2307/2265614
- Tostain, S., Riandey, M. F., & Marchais, L. (1987). Enzyme diversity in pearl millet (Pennisetum glaucum) : West Africa. *Theoretical and Applied Genetics*, 74(2), 188–193. doi:10.1007/BF00289967
- Via, S., & Lande, R. (1985). Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution*, 39(3), 505–522. doi:10.2307/2408649

- Vigouroux, Y., Mariac, C., de Mita, S., Pham, J. L., Gérard, B., Kapran, I., ... Bezançon, G. (2011). Selection for earlier flowering crop associated with climatic variations in the Sahel. *PLoS ONE*, 6(5), e19563. doi:10.1371/journal.pone.0019563
- Wilson, J. P., Burton, G. W., Zongo, J. D., & Dicko, I. O. (1990). Diversity Among Pearl Millet Landraces Collected in Central Burkina Faso. *Crop Science*, 30(1), 40. doi:10.2135/cropsci1990.0011183X003000010009x
- Yau, S. K. (1995). Regression and AMMI Analyses of Genotype $\times$ Environment Interactions: An Empirical Comparison. *Agronomy Journal*, 87(1), 121. doi:10.2134/agronj1995.00021962008700010021x

CHAPITRE III

Variabilité biochimique des grains de mil et flux de gènes

SOMMAIRE

I-INTRODUCTION	229
1.Caractéristique morphologique et composition des grains :	230
2.Caractéristiques biochimique des grains de mil:	232
A-Les glucides	233
B-Les protéines:	234
C-Les lipides :	236
D-Les fibres:	237
E-Minéraux et vitamines:.....	238
F-Autres facteurs nutritifs du mil.....	240
G-Facteurs anti nutritionnels:	240
H-Autres facteurs antinutritionnels.....	243
I-Vertus médicinales du mil.....	243
3-Présentation des approches utilisées:	245
1-Protéomique :.....	246
2-Métabolomique:.....	246
II-MATERIEL ET METHODES	248
2.1 Matériel végétal :	248
2.2 Techniques de biochimie:	251
2.2.1 L'électrophorèse 1D :	251
2.2.2 Électrophorèse 2D.....	252
2.2.3 Métabolomique:	254
2.3 Analyses des données	257
III- RESULTATS	260
A-Protéomique 1D.....	260
B-Protéomique 2D	263
C-Métabolomique	264
1-Selection des métabolites à analyser.....	264
2-Différences entre mils domestiques et mils sauvages	266

3-Etude de la différenciation des mils de type précoce et tardif	268
4-Etude de la différenciation des mils des Kanuri et des variétés les plus répandues au sein des populations Hausa et Zarma-Songhay	268
IV-DISCUSSION.....	269
1-De la présence des champignons :.....	269
2-Que dire sur la valeur nutritive des grains de mil ?.....	271
3-De l'évolution de la qualité nutritive des mils	273
4-Du lien entre les composées biochimiques et les usages culinaires:.....	275
<i>Type précoce Vs type tardif</i>	275
<i>Kanuri vs l'ouest du Niger</i>	275
V-CONCLUSION.....	276
REFERENCES:.....	277

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1:** Origine, nom vernaculaire des variétés étudiées, cycle et abréviation des accessions utilisées dans l'analyse biochimique. Le mil H 24 est une variété à morphologie intermédiaire entre les mils sauvages et les mils cultivés « soun », ; P=précoce ; T= tardif ; S=Sauvage. _____ 250
- Tableau 2:** liste des métabolites identifiés et non significativement corrélés au tréhalose ; AA : acide aminé SUG : sucres ; OA: acides organiques ; APO : composés apolaires ; FLAV : flavonoïdes ; OTHER : composés phosphorylés ; PHOSPH : composés phosphorylés. ____ 265
- Tableau 3:** métabolites qui varient significativement entre les mils domestiques et la population de mils sauvages. Les métabolites non identifiés sont indiqués par leur indice de rétention/masse _____ 267

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Schéma de la section longitudinale du grain de mil _____ 232
- Figure 2:** Gel 1D , représente le premier replicat de toutes les variétés entouré par des marqueurs de tailles. _____ 260
- Figure 3:**Concentration des protéines totales en moyenne exprimé en µg/g de farine. ____ 261
- Figure 4:** Analyse en composante principale, sur l'ensemble des variétés, des masses moléculaires de 18 bandes majoritaires quantifiées. Seuls les barycentres des variétés ont été représentés _____ 262
- Figure 5 :** Gel 2D des mils précoces (gauches) et tardifs (droite) _____ 263

I-INTRODUCTION

Sous l'effet de la dérive génétique et des pressions de sélection exercées par les agriculteurs et les conditions biotiques et abiotiques, la domestication du mil a conduit à une très grande diversification de cette espèce se traduisant par une large gamme de variétés nommées et reconnues par les agriculteurs comme nous l'avons vu dans les deux chapitres de la présente thèse.

Les agriculteurs utilisent cette diversité pour faire face aux contraintes environnementales comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent (cf. chapitre II), mais aussi, en vue d'usages différents tenant compte de certaines caractéristiques organoleptiques³⁰ des grains, et selon leurs préférences. Rooney *et al.*, (1987) rapportent que les principales catégories d'aliments traditionnels à base de mil sont essentiellement le pain fermenté (comme les galettes) et non fermenté, les bouillies fines et épaisses, des produits passant par une cuisson à la vapeur (comme le couscous), des boissons alcoolisées et non alcoolisées (Rooney *et al.*, 1987 in ICRISAT, 1987c).

À ce jour, aucune étude n'a recensé les préférences culturelles des groupes ethnolinguistiques relativement à l'affectation de variétés spécifiques à des usages alimentaires précis. Nos enquêtes de terrain montrent que selon les groupes ethnolinguistiques, les usages du mil peuvent varier au Niger. Dans la région de Diffa qui occupe la partie sud-est du Niger, nous avons enquêté chez 7 agriculteurs dans quatre villages appartenant aux groupes ethnolinguistiques « Kanuri ». Le mil, la céréale principale de ces populations, est consommé sous diverses formes avec cependant un mets particulier dominant: le « Brabousko » qui est une forme de couscous de mil identitaire des Kanuri. Ce couscous qui peut être préparé aussi bien avec le Moro qu'avec le Boudouma ou le Gysré³¹ est très souvent accompagné de « Karassou », une sauce à base de feuille de *Hibiscus sabdariffa* (l'oseille de Guinée).

Chez les Zarma-Songhay de la région de Gaya, nos enquêtes chez 8 agriculteurs appartenant à 3 villages, relèvent que bien que le mil ait des usages divers, le mets principal est une bouillie de mil particulière localement appelée « commandi », nécessitant une étape de fermentation.

Chez les Zarma-Songhay, le « labdourou », une sorte de crème (boule non cuite), est faite uniquement à partir de grains de variétés précoces. Chez ces derniers, la rondeur est un critère

³⁰ Relatif à l'odeur, au goût, à la couleur et à la texture

³¹ Il s'agit des 3 variétés cultivées par les Kanuri, ces variétés ont toutes des chandelles courtes comparativement aux autres mil cultivés à l'ouest du Niger. Par ailleurs les plus communément cultivés sont le Moro et le Boudouma, le Moro étant considéré comme un mil tardif par les agriculteurs (cf. Chap II).

important de beauté. Aussi, les femmes aiment-elles à consommer le son des mils précoces (jamais celui du mil tardif), dans leur alimentation, une pratique nommée « hangandi » (littéralement gavage).

On peut imaginer que la diversité de ces usages et pratiques repose, au moins en partie, sur une diversité des qualités nutritives et des constituants biochimiques des grains des différentes variétés de mil.

Toutes les études biochimiques du grain de mil effectuées à ce jour ont été réalisées essentiellement dans le cadre de comparaisons entre des variétés améliorées et, à chaque fois, des panels restreints de variétés locales, ou des mélanges de farines issues de variétés locales.

L'objectif de cette partie de notre travail est d'apporter une première contribution à l'évaluation de la variabilité biochimique des grains entre variétés locales de mil, compte tenu de l'importance de ce type de connaissance pour une meilleure conservation et valorisation des ressources génétiques locales. Je me suis en particulier intéressé à la comparaison des variétés du groupe des mils précoces avec celles du groupe des mils tardifs, ainsi qu'à la comparaison des variétés cultivées par des groupes ethnolinguistiques différents. Pour ce faire, j'ai utilisé les variétés de mil cultivées sur le même site dont les caractéristiques génétiques et agro morphologiques ont été présentées dans les chapitres I et II.

Il m'est apparu intéressant d'ajouter une population sauvage et une population de mil spontané adventice des champs (soun) à cette étude, afin d'amorcer aussi une analyse de l'effet de la domestication de cette céréale sur l'évolution de ses qualités nutritionnelles et anti nutritionnelles. L'utilisation des soun dans l'alimentation des populations rurales lors de situations de pénuries explique notre choix (cf. introduction générale).

Les paragraphes qui suivent présente une synthèse des connaissances actuelles sur la biochimie des grains de mil afin de permettre au lecteur de mieux comprendre l'articulation de nos recherches au regard de ce qui a déjà été produit en mettant en évidence les questions restant sans réponse à l'entame de mon travail de thèse.

1. Caractéristique morphologique et composition des grains

À l'exception du maïs, les grains de céréales ont de manière générale des formes très proches. Le grain de mil (figure 1) contient à la fois les téguments séminaux et la semence. C'est donc un caryopse dont le poids des 100 grains varie de 0,5 à plus de 2 g (Zeleznač *et al.*, 1982).

Le grain de mil (*Pennisetum glaucum*) est plus petit que les autres céréales³² les plus cultivées, mais plus grand que les autres millets³³. Sa forme est si variable (de globulaire à lancéolée) que dès 1977, Brunken et ses collaborateurs ont proposé une classification en sous espèces (races) basée sur la morphologie du grain.

La couleur du grain va du blanc crème au jaune, du brun clair au brun foncé, du bleu foncé au gris et au violet avec diverses nuances. Elle est fonction de la couleur et de l'épaisseur du mésocarpe, et de la couleur et de la vitrosité de l'albumen. D'autres facteurs peuvent affecter la couleur. Par exemple, une infection bactérienne ou de champignons comme *Aspergillus spp* et *Penicillium spp* dans le péricarpe peut provoquer une moisissure superficielle et changer la couleur du grain ; la couleur gris-ardoise est souvent due à la présence de flavonoïdes, qui peuvent être présents à la fois dans le péricarpe et les périphéries de l'albumen (Reichert, 1979; Andrews & Kumar, 1992).

Sur le plan anatomique, le grain de mil est constitué de 3 parties distinctes (figure 2):

- le péricarpe qui est une couche protectrice constituée d'une partie externe protégeant le grain des conditions environnementales (épicarpe), suivie d'une partie centrale dont l'épaisseur varie d'un génotype à l'autre (mésocarpe) et enfin d'une partie plus interne appelée endocarpe (Sullins & Rooney, 1977).
- l'albumen qui est situé dans le péricarpe est constitué d'une couche à aleurone externe, d'un albumen corné et d'un albumen farineux.
- le germe est constitué d'un scutellum et d'une gemmule. Il est fermement ancré dans l'albumen.

³² Maïs, riz, blé, orge, sorgho.

³³ Le terme millet réfère à des graminées qui sont caractérisées par les faibles dimensions de leurs grains. Il s'agit notamment de l'eleusine (*Eleusine coracana*), du teff (*Eragrostis tef*), du fonio à grosse graine (*Brachiaria deflexa*), du fonio blanc (ou noir) (*Digitaria exilis*), du millet japonais (*Echinochloa spp*), du millet commun (*Panicum miliaceum*), de l'herbe à épée (*Paspalum scrobiculatum*), du millet des oiseaux (*Setaria italica*).

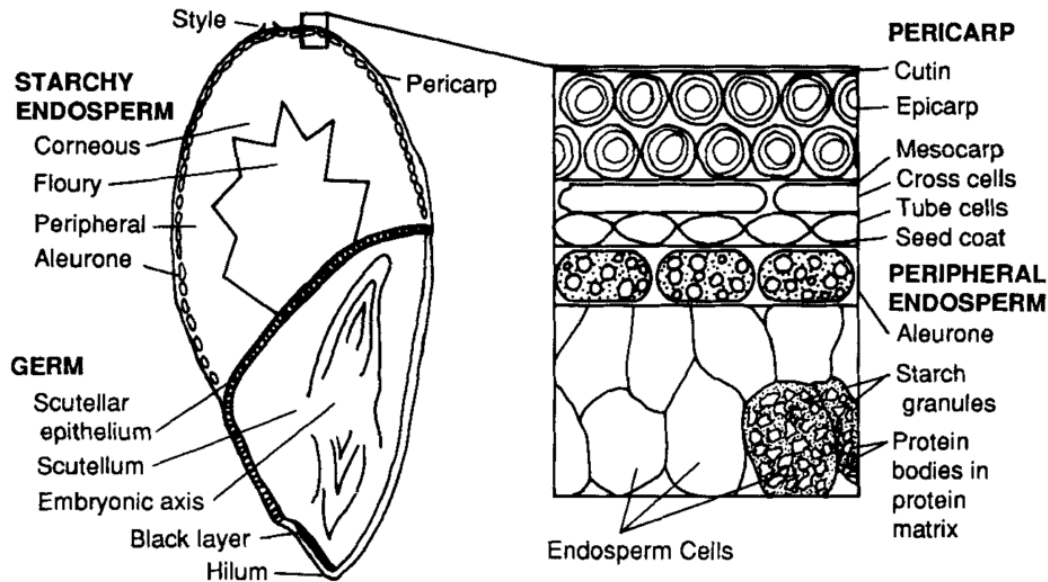


Figure 1: Schéma de la section longitudinale du grain de mil (D'après Andrews et Kumar 1992).

2. Caractéristiques biochimique des grains de mil

Parmi les 49 éléments nutritifs essentiels aux besoins métaboliques de l'homme (Welch & Graham, 2004), le mil contient tous les glucides, un taux important de protéines avec tous les acides aminés essentiels (la teneur en lysine étant cependant en moyenne faible), tous les acides gras, tous les macroéléments, une majeure partie des microéléments et presque toutes les vitamines, à l'exception des vitamines D, C, B12 (National Academy of Sciences, 1996; ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003).

Les grains de mils tels qu'ils sont consommés par les populations africaines peuvent être considérés comme complets en matière d'apports nutritionnels notamment parce que les repas à base de mil sont généralement accompagnés de sauce³⁴, de lait ou de légumes-feuilles.

³⁴ La sauce peut être faite de diverses manières. Par exemple, les kanuri au Niger, sont bien connus pour leur plat identitaire, le brabousko, presque exclusivement accompagné d'une sauce à base de feuilles d'oseille (*Hibiscus sabdariffa*) appelé « karassou » ; la sauce peut également être à base d'autres feuilles comme les feuilles de baobab (*Adansonia digitata*) ou à base de grains d'arachide (*Arachis hypogaea*) ou de fruits de malvacée comme le gombo (*Abelmoschus esculentus*).

L'on comprend donc pourquoi dès 1973, Annegers, en se basant sur des travaux et des enquêtes antérieures a conclu qu'en Afrique de l'ouest, l'état nutritionnel des populations consommatrices de mil était meilleur que celui des populations situées dans les zones plus humides dont l'alimentation est à base d'autres céréales et tubercules (Annegers, 1973).

A- Les glucides

Les sucres ou glucides ou encore carbohydrates sont les composés les plus abondants dans le grain de mil pouvant aller de 59 à 77,3% (Sawhney and Naik 1969 in Common Fund for Commodities, 2003).

Les polysaccharides interviennent dans la structure des grains, et de fait peuvent influencer leur texture. Dans les grains de céréales, les sucres se répartissent essentiellement en 2 groupes: l'amidon et les autres sucres dits solubles.

A1 L'amidon

L'amidon est le principal composant du grain de mil, représentant plus de 50% du grain (R. Jambunathan and V. Subramanian in ICRISAT, 1987c). Il est composé d'environ 2/3 d'amylopectine³⁵ et 1/3 d'amylose³⁶ (National Academy of Sciences, 1996).

L'absorption d'eau par le grain transforme l'amidon en provoquant une solubilisation de l'amylose et de l'amylopectine pour former une solution colloïdale (gélatinisation) qui après refroidissement tend à revenir à un état insoluble (rétrogradation).

Les teneurs en amidon chez le mil varient en fonction des auteurs (voir Hoover *et al.*, 1996; Abdalla *et al.*, 1998).

A2- Les glucides solubles

En utilisant une méthode d'extraction développée par Dubois *et al.* (1956) et une séparation par chromatographie sur colonne, Subramanian *et al.*, (1981) ont étudié 3 variétés locales, 4 hybrides et deux lignées de mils cultivées en Inde. Dans leurs échantillons, les teneurs en sucres des grains variaient très peu (2,16 à 2,78%).

Le saccharose était le sucre prédominant (60-68%) suivi du raffinose (25 à 31%), du glucose et du fructose représentant ensemble (3,2 à 6,3%), du stachyose (2,4 à 4,7%) et deux autres sucres à concentration faible que les auteurs n'ont pas pu identifier (Subramanian *et al.*,

³⁵ Polymère à chaînes ramifiées et insolubles formant à température ambiante une pâte

³⁶ Polymère à chaîne linéaire, soluble formant du gel en solution aqueuse

1981). Malleshi *et al.* (1986) ont travaillé sur une variété certifiée de mil indien (Co-6). Si ces auteurs montrent qu'effectivement, en matière d'abondance, le saccharose était le sucre majoritaire (0,79g/100g), ils trouvent contrairement à leurs prédécesseurs qu'il est suivi du glucose et du fructose montrant des concentrations presque équivalentes (respectivement de 0,18 g/100g, et 0,17 g/100g). Ensuite, vient le raffinose avec 0,15 g/100g, les sucres les moins abondants étant le stachyose et le maltose en quantités équivalentes (0,08 g/100g). Il faut noter que ces deux derniers sucres n'ont pas été trouvés par Subramanian *et al.* (1981).

B- Les protéines

La solubilité des protéines dans différentes solutions permet de les classer en quatre catégories (Osborne, 1924): les albumines solubles dans l'eau; les globulines qui sont solubles dans des solutions de sel, les prolamines qui sont solubles dans l'éthanol et enfin les glutélines solubles dans des solutions alcalines et acides.

Les trois dernières catégories sont des protéines de réserve des graines.

Ces différentes classes de protéines ne sont pas systématiquement présentes dans les graines de toutes les espèces végétales. Par exemple, les prolamines³⁷ (fraction contenant le gluten) sont exclusivement présentes chez les herbacés et les céréales sous forme de protéines de réserve. Chez la betterave à sucre, seules les albumines, la globuline et les glutélines sont présentes. Les protéines des grains de céréales tropicales, le mil inclus, sont essentiellement constituées de prolamines qui représenteraient plus de 50% des protéines contenues dans le grain (Leite *et al.*, 1999 in Shewry & Casey, 1999).

Les teneurs en protéines du mil sont très variables et influencées à la fois par le génotype et les conditions agronomiques (Serna-Saldivar *et al.*, 1995). La plupart des études ont concerné des variétés améliorées alors même que Frey *et al.*, (1977) rapportaient une corrélation négative entre le rendement en grain et la teneur en protéines des grains chez plusieurs céréales, dont le sorgho (Kumar *et al.*, 1983 in Andrews & Kumar, 1992; Henry & Kettlewel, 1996; Buerkert *et al.*, 1998).

Ainsi, on observe une forte variabilité allant de 5% jusqu'à 24% de la teneur en protéines du grain de mil (ICRISAT, 1987; Hulse *et al.*, 1980).

R. Jambunathan 1987 (in ICRISAT, 1987) ont étudié des variétés améliorées indiennes de mil. Une des variétés présente une teneur en prolamine supérieure à celle cumulée de l'albumine et de la globuline. La deuxième variété montre une tendance opposée.

³⁷ Les prolamines du mil sont souvent appelé pennisetine

Chandna & Matta, 1990 montrent chez 8 lignées de mil (dont le péricarpe a été enlevé avant d'écraser les graines) que les teneurs des différentes fractions protéiques étaient extrêmement variables entre lignées.

Certains auteurs rapportent que les prolamines sont deux fois plus importantes que les globulines et une absence de gluten (fraction protéique constituée des glutélines et des gliadines) alors que d'autres auteurs rapportent une très large variation de l'albumine (6,1 à 26,5%), des globulines (3,5 à 14,7%), et des glutélines (23,8 à 37,7%)(Ali *et al.*, 2009 ; Chandna & Matta, 1990, National Academy of Sciences, 1996; Sawhney et Naik 1969).

Lagudah et Hanna (1990) ont étudié les patterns de variation des protéines du grain de mil au sein des différents pools génétiques issues d'Afrique et de l'Inde. Ces auteurs ont extrait d'une part les albumines et les globulines et d'autre part les prolamines. En faisant migrer ces différentes fractions protéiques sur gel (SDS page), ces auteurs montrent l'existence d'une différence de polymorphisme de la globuline entre *P. schweinfurthi* et le mil domestique, par contre, ils ne trouvent aucune différence du polymorphisme des bandes de l'albumine. En ce qui concerne les prolamines, ces auteurs trouvent que les mils sauvages *P. monidii* présentent une plus forte diversité des bandes sur gel que les mils domestiques (Lagudah & Hanna, 1990).

Enfin, Joshi et ses collaborateurs ont montré la présence chez le mil de certaines protéines qui présentent des activités antifongiques (Joshi *et al.*, 1998).

Il faut cependant noter qu'il est difficile de connaître les sources de variations parce toutes les études ont utilisé des semences qui n'ont pas fait l'objet d'un essai agronomique, c'est à dire que les grains étudiés n'ont pas été cultivés dans les mêmes conditions environnementales par conséquent les variations observées peuvent être d'origine environnementale, variétale ou encore expérimentale.

Composition des protéines en acides aminés

Sur le plan nutritionnel, la qualité des protéines est essentiellement fonction de leur composition en acides aminés dit essentiels et aussi de la facilité avec laquelle ils sont assimilés par l'organisme.

C'est dans les années 1950 que Rose *et al.*, ont proposé de distinguer les acides aminés essentiels des autres acides aminés non essentiels (Darmaun, 2008).

Le Mil présente un profil d'acides aminés et une digestibilité (60 à 97%) meilleurs que ceux du sorgho et de nombreuses variétés de maïs³⁸, comparable à ceux des céréales à petits grains telles que le blé, l'orge et le riz (Ejeta, Hassen, & Mertz, 1987). Le mil présente un profil en acides aminés très variable (Singh *et al.*, 1987 ; Elyas *et al.*, 2002).

Shewri *et al.*, (2002) rapportent que les différentes fractions protéiques du mil ont des teneurs différentes en acide aminée. Ainsi, les prolamines (encore appelées pennisetines) contiendraient de fortes teneurs en glutamates + glutelines (23 à 24% du poids totales), en alanines (8-9%) et en leucines (14%), et, de très faibles teneurs en proline (8%), en cysteine+méthionine (environs 1%). Ces mêmes auteurs rapportent que les teneurs du mil en méthionine, isoleucine et leucine sont très faibles (allant de 2.3% du grain pour la méthionine et 3% pour la lysine) (Shewri *et al.*, in Belton & Taylor, 2002).

C- Les lipides

Les lipides sont des composés insolubles, ou à faible solubilité dans l'eau, mais solubles dans des solvants organiques apolaires. Chez les céréales, les lipides sont des sources d'acides gras, de vitamine E (les tocophérols), de pro vitamine A (caroténoïdes), et présentent une valeur énergétique métabolisable élevée. Les lipides se répartissent en 3 groupes : les lipides neutres ou non polaires, les glycolipides et les phospholipides. Les lipides non polaires forment la majeure partie des lipides dans la plupart des tissus, et sont constitués d'acides gras libres et des glycérides simples (principalement des triglycérides) qui sont saponifiables, ainsi que des esters de cire, des esters de stéryles, des stérols libres, des tocophérols et des caroténoïdes (Morrison, 1977), qui sont pour la plupart insaponifiables. Les principaux glycolipides sont le digalactosyl diglycéride et le mono galactosyl diglycéride , ils sont généralement localisés dans l'albumen (Morrison, 1977). Ces mêmes auteurs précisent qu'on note parfois selon les céréales analysées la présence de six ou sept autres glycolipides mineurs.

De toutes les céréales à l'exception de l'avoine, le mil présente la plus forte teneur en lipides (Souci *et al.*, 2000 ; Serna-Saldivar & Rooney, 1995).

Mais comme pour les autres composants, la composition et la teneur en lipides chez le mil sont très variable, cette variabilité dépend non seulement de la fraction analysée mais aussi de l'écotype. Par exemple, Andrews & Kumar, 1992, Hosene *et al.*, 1987 rapportent des teneurs allant de 3 à 7,4 % du grain.

³⁸ C'est-à-dire non sélectionnées par les programmes d'amélioration génétique pour cette caractéristique.

Osagie & Kates, 1984 ont rapporté des teneurs en lipides de 7,2% du poids sec des grains, répartis comme suit : 85% de lipides neutres, 12% de phospholipides et 3% de glycolipides. Cette même tendance a été observée par Hoover *et al* (1996).

Hoover *et al.*, (1995) ont étudié les teneurs des granules de l'amidon en lipides et rapportent que les lipides neutres sont quantitativement plus importants, ensuite viennent les phospholipides. Par ailleurs, ils précisent que l'acide linoléique est le plus abondant dans la fraction neutre tandis que l'acide palmitique est le principal acide gras dans la fraction des phospholipides. Serna-Saldivar et Rooney (1995) rapportent que l'acide linoléique (C18: 2) et l'acide oléique (C18: 1) sont les plus abondants dans les grains de mils

D- Les fibres

Trowell, 1976, définit les fibres alimentaires comme étant la somme de la lignine et des polysaccharides qui ne sont pas hydrolysés par les enzymes endogènes du tube digestif de l'homme. Les constituants des fibres sont essentiellement la cellulose, les hémicelluloses, la lignine, les pectines et les gommés (pentosanes) (FAO, 2016).

Le mil contient à la fois des fibres solubles et des fibres insolubles dont les teneurs sont très variables. Les sources de variations de la teneur en fibre du mil sont largement méconnues, les auteurs dans la plupart des cas ont utilisé des techniques différentes et des grains issus d'environnements différents.

Par exemple, dans le livre « Sorghum and Millets in Human Nutrition » publié par Food and Agriculture Organisation of the United Nations, il est rapporté que Kamath et Belavady (1980) ont déterminé que la teneur en fibres alimentaires totales du mil était de 20,4%. Cependant, Saxena *et al.*, (1992) rapportent des teneurs de 0,5 à 4 % (Saxenama *et al.*, 1992).

Serna-Saldivar *et al.*, (1994), trouvent 6,3% de fibres insolubles et 0,6% de fibres solubles. Serna-Saldivar & Rooney, (1995) trouvent également que le mil contient 1,9% de cellulose. Hadimani *et al.* (2001) rapportent que le mil contiendrait du pentosane (0,7 à 2,6%). Ces mêmes auteurs ont également trouvé que le glucose, l'arabinose et le xylose étaient les principaux sucres constitutifs des pentosanes et ont fait un lien entre les aptitudes des grains au broyage et la proportion de pentosanes totaux.

Bailey *et al.*, (1979) ont également isolé les pentosanes des grains de mil à l'aide de différents solvants et ont montré que ceux-ci contenaient sept sucres, avec prédominance de l'arabinose,

des xyloses et du galactose, suivis du rhamnose et du fructose (Bailey *et al.*, in Lestienne, 2004).

E- Minéraux et vitamines

Les minéraux

Dans l'alimentation humaine, les minéraux peuvent être répartis en deux groupes : les microéléments dont l'organisme a besoin en très petites quantités et les macroéléments dont l'organisme requiert une assez grande quantité.

Le mil est une importante source de micro- et macroéléments. En effet il comprend tous les macroéléments essentiels au métabolisme (Na, K, Ca, Mg, S, P, Cl), et aussi la plupart des micro-éléments (Fe, Zn, Cu, Se).

La faim cachée « hidden hunger » est le terme utilisé pour qualifier la malnutrition due à une carence en micronutriments (Satyavathi *et al.*, 2015). Cette carence est le plus souvent due à une faible biodisponibilité des éléments minéraux dans l'alimentation. Dans le monde, on estime à environ 11% les décès des enfants de moins de cinq ans attribuables à des carences en micronutriments (Black *et al.*, 2008).

La carence en fer et en zinc sont les deux troubles nutritionnels les plus répandus. La déficience de ces deux minéraux chez la femme enceinte et l'enfant de moins de 5 ans est donc un réel problème de santé publique notamment dans les pays en voie de développement comme ceux dont le mil est l'aliment de base. Cela a conduit les scientifiques à s'intéresser à l'amélioration génétique pour accroître les teneurs et la biodisponibilité de ces minéraux dans le mil (bio fortification) (Adeola & Orban, 1995; ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003; Lestienne, 2004; Lestienne *et al.*, 2005; Rao *et al.*, 2006; Velu *et al.*, 2008; Gupta *et al.*, 2009; Govindaraj *et al.*, 2013; Rai *et al.*, 2013; Kanatti *et al.*, 2014).

Leurs teneurs dans les grains de mil, très variables, sont influencées non seulement par les génotypes mais aussi par la nature des sols agricoles et les conditions environnementales.

Buerkert *et al.*, (1998), ont montré que si l'application des engrais minéraux (phosphates) contribuait à accroître les rendements, elle contribue par la même occasion à augmenter certains facteurs anti-nutritifs (phytates) tout en abaissant les teneurs en zinc et en protéines. D'autres auteurs ont montré que l'influence de l'environnement pouvait varier en fonction des génotypes. Ainsi, les travaux de Satyavathi *et al.*, (2015), étudiant 12 variétés de mils présentant de fortes teneurs en fer et en zinc sur 8 sites expérimentaux représentatifs des

régions agroécologiques de cultures de mil en Inde, ont montré que certaines variétés présentaient une relative stabilité de la teneur en fer et en zinc sur les 8 sites. Par ailleurs, il semble exister des liens entre les concentrations en fer et en zinc et le rendement. Cependant, à l'heure actuelle, les résultats sont encore très discutés et ne permettent pas de conclure définitivement (cf. Govindaraj *et al.*, 2013 ; Kanatti *et al.*, 2014).

Les vitamines

Le mil présente une bonne teneur en vitamines B, surtout dans le germe (voir Hoover *et al.*, 1996).

Simwemba *et al.*, (1984) en étudiant les différents types de vitamines B chez le mil dans des essais expérimentaux multi-locaux, en utilisant 6 lignées et 4 localités, concluent qu'il y a très peu de variation pour la riboflavine (B2) et la thiamine (B1) entre variétés cultivées dans la même localité. En revanche, la teneur en niacine (B3) variait significativement entre variétés au sein du même site expérimental. Ces auteurs concluent que l'environnement a une forte incidence sur la teneur en thiamine, un effet modéré sur la niacine, et aucun effet sur la teneur en riboflavines. Ces auteurs ont montré que les teneurs varient en fonction de la fraction protéique considérée et rappellent les travaux de Hinton *et al.* (1953) signalant que la taille du grain pouvait avoir un effet sur les variations observées au sein d'une même variété.

Certains auteurs indiquent seulement la présence de thiamines (B1), riboflavine B(2) et niacine (B3) (National Académie of Sciences, 1996), alors que d'autres rajoutent à ces 3 vitamines l'acide panthoténique (B5) et la choline (ICRISAT & Common fund for Commodities, 2003). Cette dernière, parfois considérée comme une vitamine B, est un précurseur de l'acétylcholine, un neurotransmetteur qui joue un rôle particulièrement important dans le contrôle musculaire et la mémoire. Certains auteurs la considèrent comme une vitamine parce qu'elle est indispensable au métabolisme des animaux et son absence dans l'alimentation cause des symptômes caractéristiques. D'autres la considèrent comme un nutriment ou un simple métabolite parce qu'elle est synthétisée par l'organisme (chez les animaux) et qu'elle entre dans la constitution d'autres composés, notamment les phospholipides (Larbier & Leclercq, 1992).

Par ailleurs, il est important de noter que le mil contient du bêta-carotène qui est un précurseur de la vitamine A. Quelques auteurs se sont intéressés aux teneurs en bêta-carotène du mil et ont rapporté des teneurs très variables (National Academy of Sciences, 1996; Johns &

Eyzaguirre, 2007; Bouis & Welch, 2010; Bouis *et al.*, 2011; Sahya *et al.*, 2014). Cette variabilité est à la fois attribuable à l'environnement et aux variétés.

F- Autres facteurs nutritionnels du mil

Les graminées et certains champignons ont une longue histoire d'interactions allant du mutualisme à l'antagonisme, surtout chez les plantes tropicales (Keith Clay, 2009). La fonction physiologique de ces champignons dans la plante hôte est très bien documentée. La plante leur offre un abri, une bonne nutrition et une possibilité de dissémination par des propagules. Les champignons quant à eux augmentent la valeur sélective des plantes en les protégeant contre certains insectes (notamment par la production d'alcaloïdes), certains herbivores et les nématodes qui attaquent les racines (Keith Clay, 2009). Ils peuvent aussi accroître la tolérance à la sécheresse et combler l'absence de certains nutriments (Krishnaveni *al.*, 2014).

La transmission verticale de certains champignons pourrait permettre un enrichissement supplémentaire des grains qui sont consommés, rehaussant ainsi, dans certains cas au moins, la qualité nutritionnelle des grains utilisés dans l'alimentation humaine.

Ce type de transmission a été observé chez plusieurs espèces (Schardl *et al.*, 2004).

Très peu d'études ont concerné les endophytes du mil. Zida *et al.* (2008) ont collecté 102 échantillons de mils dans 43 localités du Burkina Faso. Ils ont identifié à travers des méthodes très classiques³⁹ la présence de 27 espèces de champignons dont plusieurs se transmettent verticalement. Certaines espèces comme *Fusarium moniliforme* étaient systématiquement présentes dans les échantillons étudiés. Par ailleurs, ces auteurs ont noté la présence d'autres champignons saprophytes (Zida *et al.*, 2008).

Malheureusement, il n'y a que peu d'études sur les endophytes non pathogènes du mil.

G- Facteurs anti-nutritionnels

À quelques exceptions près, toutes les céréales subissent un certain nombre de traitements mécano-chimiques avant d'être consommées. Les sociétés humaines ont très vite compris la nécessité d'éliminer certains facteurs anti-nutritifs⁴⁰ pour une meilleure alimentation.

³⁹ C'est-à-dire des méthodes non moléculaires : culture des champignons et identification à partir de l'observation au microscope des mycéliums et/ou des conidies

⁴⁰ Composés réduisant l'utilisation des éléments nutritifs ou l'apport alimentaire de végétaux ou produits végétaux lorsqu'ils sont utilisés dans l'alimentation humaine (Soetan *et al.*, 2010).

Chez le mil, le son est couramment enlevé. L'albumen et le germe subissent un certain nombre de traitements qui sont fonction des habitudes alimentaires. L'une des exceptions connues au moins au Niger est la consommation des premiers épis de mil produits dans les champs, qui sont seulement passés au feu et consommés légèrement grillés (*Tumu* en Hausa, ou *guirmaye* en Zarma -Songhay). La cuisson sur braise permet de raffermir le grain laiteux ou pateux pour libérer les glumes.

Ces traitements influent en réalité sur les facteurs dits anti-nutritifs qui réduisent la disponibilité pour l'organisme de certains composants biochimiques du grain.

Les facteurs antinutritionnels sont présents de manière générale dans tous les grains de céréales (surtout chez les formes sauvages). Ces éléments font partis des moyens de défense et de survie des plantes terrestres et jouent un rôle important dans la protection des plantes contre les herbivores et également contre certains pathogènes (Harborne, 1988).

Ces facteurs anti-nutritifs se répartissent essentiellement en 3 groupes: les polyphénols, les phytates et les inhibiteurs d'enzymes digestives.

Les tannins forment des complexes avec les protéines et l'amidon, limitant ainsi leur assimilation et leur digestibilité (Thompson & Yoon, 1984; Pawar et Parlikar, 1990 in ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003). Les phénols réduisent aussi la disponibilité des minéraux et des vitamines (Singh et Nainawatee, 1999 in ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003).

1- Les composées phénoliques : les polyphénols

Ces composés généralement rencontrés dans le péricarpe des grains sont surtout connus pour leur rôle néfaste chez le mil⁴¹ car ils inhibent plusieurs enzymes hydrolytiques notamment la trypsine, la chymotrypsine, l'amylase, la cellulase et la bêta-galactosidase. Ils peuvent également se complexer aux protéines et aux minéraux réduisant ainsi leurs biodisponibilités (ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003, Lestienne *al.*, 2005, Lestienne, *et al.*, 2007). Ces composés peuvent également jouer un rôle dans la coloration des grains (ICRISAT, 1987b).

Chez les plantes, les composés phénoliques font partie des plus importants métabolites en termes de nombre avec plus de 8000 structures connues à ce jour (Bravo, 2009). Ce sont des produits du métabolisme secondaire des plantes (Bravo, 2009).

⁴¹ C'est surtout cet aspect qui a été étudié. Cependant, ils peuvent dans certains cas avoir des vertus médicinales exceptionnelles que nous détaillerons dans la partie qui y est consacrée.

Ils sont généralement répartis en 3 groupes majeurs : les flavonoïdes, les tanins et la lignine. Ils ne sont pas directement impliqués dans des voies métaboliques liées à la croissance ou à la reproduction et sont donc considérés comme des métabolites secondaires.

Harbone (1982) a proposé que les polyphénols tendent à être éliminés au cours de la domestication parce que justement leur absence améliore les qualités nutritives. En revanche, leur absence rend la plante plus vulnérable aux pathogènes, herbivores ou compétiteurs pour lesquels l'ancêtre sauvage est résistant. Une très bonne synthèse sur les polyphénols a été faite par Bravo, 2009 et aussi L G Butler in ICRISAT, 1987a.

Il semble que le mil ne contiendrait pas de polyphénols condensés comme les tanins observés chez le sorgho (Vadez *et al.*, 2012, Hulse *et al.*, 1980; Reichert *et al.*, 1979).

Les grains de mil présentent une forte variabilité des teneurs en polyphénols. Namibiard *et al.*, 2012 en étudiant 6 variétés commerciales de mil en Inde rapporte des teneurs en polyphénols allant de 268,5 à 420mg/100g du poids sec des grains (Nambiar *al.*, 2012).

Cette variabilité de la teneur en polyphénols influence la variabilité de la couleur du grain.

McDonough et Rooney, 1985 rapportent que les grains de couleur bronze (brunes) ont des teneurs plus élevées en polyphénols que les grains gris, jaune ou bleu (Andrews & Kumar, 1992).

2- Les phytates

L'acide phytique, encore appelé phytate lorsqu'il est sous forme de sel, est en fait le myo-inositol (1,2, 3,4, 5,6) acide hexakisphosphorique. C'est un puissant chélateur d'ions c'est-à-dire qu'il se lie à eux pour former des sels de cations (qui sont connus sous le nom de phytates) affectant ainsi la digestion et l'absorption de ces minéraux (Raboy, 2001).

Plus de 70% du phosphate total contenu dans les grains de céréales sont sous forme de phytate et sont donc mal digérés par l'organisme lors de l'alimentation (O'Kennedy, *et al.*, 2006).

Au niveau de la couche d'aleurone, les minéraux sont en grande partie sous la forme de phytates (O'Kennedy *et al.*, 2006).

Les teneurs en phytates chez le mil sont globalement inférieures à celles des autres céréales (Reddy 2002 in Sathe & Reddy, 2002). Les teneurs rapportées semblent varier à la fois en fonction du génotype et de l'environnement. Par exemple Abdalla *et al.* (1998 a), en étudiant 10 variétés de mils provenant des collections de l'ICRISAT et dont 3 sont originaires du Yémen, ont trouvé des valeurs allant de 0,35 à 0,80 mg/100 g.

Simwemba *et al.* (1984), ont déterminé les teneurs en acide phytique de 2 variétés hybrides de mil cultivées dans 4 zones géographiques des États-Unis. Ils ont montré que les teneurs variaient à la fois entre localités différentes et entre variétés différentes. Ces résultats ont plus tard été confirmés par Buerkert *et al.* (1998).

3- Les inhibiteurs d'enzymes digestives

Les inhibiteurs enzymatiques réduisent l'activité des enzymes digestives. Chez le mil leur importance nutritionnelle n'est pas très bien connue (ICRISAT & Common Fund for Commodities, 2003).

Chandrasekher *et al.* (1981) ont travaillé sur 14 variétés de mils provenant des collections de l'ICRISAT. Parmi les 14 variétés, une seule ne présentait pas une activité inhibitrice d'amylase salivaire, toutes les autres variétés présentant une activité inhibitrice pour les 4 amylases testées (amylase salivaire humaine, amylase pancréatique humaine, amylase pancréatique porcine et amylase pancréatique bovine).

Dans un deuxième article publié par ces mêmes auteurs, ils mettent en évidence la présence d'inhibiteurs de trypsine chez les 12 variétés qu'ils ont étudiées.

H- Autres facteurs antinutritionnels

Certains auteurs ont rapporté la présence de goitrogènes dans certaines variétés de mils (Osman, 1981; Klopfenstein *et al.*, 1983, 1985 in ICRISAT, 1987a), et d'acide oxalique dans les feuilles de mil (Cherney *et al.*, 1990; Léder, 2004).

I- Vertus médicinales du mil

Comme nous venons de le voir, le mil présente une richesse exceptionnelle en nutriments. Tel qu'il est consommé dans les sociétés africaines, une alimentation à base de mil peut être considérée comme complète. Par ailleurs il contient des facteurs dits anti-nutritifs dont le rôle dans le métabolisme de la plante reste largement méconnu.

Les sociétés africaines depuis la nuit des temps utilisent le mil pour soigner nombre de maladies humaines comme animales, psychologiques comme somatiques. Ainsi, la partie aérienne du mil associée à la plante entière de *Uraria picta*, carbonisée, est utilisée pour les soins des piqûres d'animaux venimeux (Adjanohoun & Assi 1979). Ces mêmes auteurs rapportent aussi qu'au Niger, une application locale de la tige défeuillée du mil carbonisée et délayée dans un mélange d'eau et d'urine de cheval est utilisée dans la guérison de la teigne.

La tige carbonisée et délayée est utilisée dans les soins contre le parasitisme intestinal (Adjanohoun & *et al.*, 1980).

La tige et les feuilles du mil réduites en poudre sont utilisées en pharmacopée vétérinaire pour lutter contre les ectoparasites (Puffet, 1985). Les fleurs sont utilisées comme antifongiques, le son combiné à la potasse de cendres de bois et de la sève du ficus est utilisé dans le traitement des maux de dents et de la gingivite (Koumare, 2008), une infusion de racine de maïs, de mil, de *Éleusine coracana* est utilisé dans le traitement des vertiges, des évanouissements et des syncopes (Bossard, 1996).

Omoba *et al.* (2015) ont étudié les propriétés antioxydantes de biscuits fabriqués à partir d'un mélange de mil et de souchet (*Cyperus esculentus*). Ces auteurs montrent en particulier que ces biscuits présentent un fort potentiel antioxydant.

Nambiar *et al.* (2011) rapportent que le mil, à cause de sa forte teneur en fer, peut aider à lutter contre l'anémie en augmentant le taux d'hémoglobine et peut également être utilisé dans le traitement des constipations.

La biodisponibilité en minéraux tels que le fer et le zinc varie en fonction des écotypes (Lestienne, 2004). Il a cependant été rapporté que les traitements mécaniques (décortilage notamment) et d'autres processus tels que les fermentations, le traitement thermique⁴² et la germination subie par le mil avant consommation abaissaient la teneur en éléments nutritifs et amélioraient la biodisponibilité de certains minéraux (Chang *et al.*, 1977 ; Nayini & Markakis, 1983; Eskin et Wiebe, 1983 in Sathe & Reddy, 2002; Marfo *et al.*, 1990; Akingbala, 1991; Sharma & Kapoor, 1996; Abdalla *et al.*, 1998; El Hag *et al.*, 2002).

Ces dernières années, les scientifiques se sont lancés dans l'amélioration de la teneur en fer et en zinc du mil. En abaissant le plus souvent les teneurs en facteurs antinutritionnels (Lestienne, 2004). Il faut pourtant rappeler que les composées antinutritionnels dont les molécules sont assez méconnues de manière générale et en particulier chez le mil, peuvent présenter des intérêts médicaux (voir Bravo, 2009, Yu *et al.*, 2012).

Ainsi, la plupart des composés phénoliques (comme les flavonoïdes qu'on trouve en grande quantité) ont des propriétés anti-oxydantes⁴³ et certains d'entre eux peuvent avoir des vertus anti-cancéreuses en inhibant le développement des tumeurs comme l'ont montré plusieurs auteurs (Huang *et al.*, 1992; Ravishankar *et al.*, 2013). Par ailleurs en 2012 Nambiar et ses collaborateurs montrent la présence chez le mil de flavonoïdes ayant des

⁴² La température et l'humidité entraîne des modifications dans les grains et active des d'hydrolases.

⁴³ Les antioxydants jouent un rôle important dans le système de défense de l'organisme contre les espèces réactives de l'oxygène (Ou *et al.*, 2002)

propriétés chemopréventives, ces auteurs iront d'ailleurs jusqu'à suggérer une relation inversement proportionnelle entre la consommation du mil et les maladies coronariennes dues à des crises cardiaques.

Plusieurs auteurs ont rapporté que la consommation de fibres permettrait une réduction du risque de diabète du type 2, de maladie coronarienne, d'obésité et permettent de traiter les constipations (voir Jenkins *et al.*, 2000, Nambiar *et al.*, 2011).

Malgré la très bonne teneur et surtout la forte variabilité des fibres chez le mil (voir partie D), ils ne font l'objet d'aucun programme d'amélioration génétique pour ces caractéristiques.

Mani *et al.*, (1993) à la suite d'une étude sur 36 patients de plus de 40 ans malades de diabète du type 2 (diabète non insulino-dépendant), en utilisant 6 recettes à base de plusieurs aliments (*Paspalum scrobiculatum*, *Paspalum scrobiculatum* + *Phaseolus aureus* Roxb, *Paspalum scrobiculatum* + *Phaseolus aureus* Roxb (cette fois-ci en entier), *Pennisetum typhoides*, *Sorghum vulgare*, *Euleusine coracana*) ont conclu que le mil présentait l'index glycémique⁴⁴ le plus faible parmi ces espèces et qu'il pouvait jouer un rôle essentiel dans la gestion de l'hyperglycémie.

La présence d'acides gras oméga-3 dans le mil comparativement aux autres céréales souligne toute son importance potentielle dans la prévention et le traitement des maladies cardiovasculaires, le diabète, l'arthrite et certains types de cancer.

Le mil est une excellente alternative pour la personne ayant la maladie cœliaque parce que certaines variétés de mil ne contiennent pas de gluten (Nambiar *et al.*, 2011).

Le mil est la seule céréale connue qui conserve ses propriétés alcalines après cuisson ce qui est idéal dans le cas d'allergie au gluten (Nambiar *et al.*, 2011)⁴⁵.

3-Présentation des approches utilisées

Si le génome est identique dans toutes les cellules de l'organisme permettant ainsi plus facilement des inférences à des niveaux populationnels, le protéome et le métabolome sont très dynamiques et varient d'une cellule à l'autre, d'un stade du développement à un autre, d'un environnement à un autre. L'exploration par des approches « -omiques » de la diversité

⁴⁴ L'index glycémique est une mesure de la capacité d'un glucide à élever la glycémie.

⁴⁵ Pour aller plus loin, Yu *et al.* ont écrit en 2012 un livre intitulé « Cereals and Pulses: Nutraceutical Properties and Health Benefits » dont la partie 12 est consacrée aux propriétés médicinales et nutraceutiques du sorgho et du mil.

biochimique des grains de mils pourrait donc permettre, dans un futur proche, l'identification des gènes responsables de certaines caractéristiques nutritionnelles ou médicinales.

1-Protéomique

Le terme "protéome" a été utilisé pour la première fois par Wilkins *et al.* en 1996 mais avant lui, O'Farrell (1975) et Klose (1975) ont inventé ce qui est appelé aujourd'hui l'électrophorèse à 2 dimensions. Ces auteurs ont indépendamment décrit les protéines totales de l'organisme, en faisant une électrophorèse sur gel dans deux plans perpendiculaires (Farrells, 1975; Klose, 1975), et selon deux principes de séparation différents, selon la charge et selon la masse.-

Les termes «protéomique» et «protéome» très proches des termes «génomique» et «génome», qui décrivent l'ensemble de la collection de gènes dans un organisme, ont été inventés par Marc Wilkins et ses collègues au début des années 1990 (Liebler & Yates, 2002).

La protéomique est l'étude du protéome, c'est-à-dire l'ensemble des protéines présentes dans un système vivant (cellule, organe, individu, population) à un instant donné.

On peut donc étudier la diversité protéique au sein d'une même variété comme cela a déjà été réalisé chez plusieurs espèces modèles telles que le maïs (Agapito *et al.*, 2013), le blé (Ford *et al.*, 2011).

2-Métablomique

En 1952, Martin et Synge ont reçu un prix Nobel pour l'invention de la chromatographie de partition, qu'ils avaient développé dès les années 1940-1950 (Martin & Synge, 1941; Roda, 2010).

Dans les années 1970-71, le terme « Metabolic profiling » a été inventé et appliqué pour la première fois dans les études de stéroïdes et dérivés de stéroïdes, des acides aminés et des métabolites de médicaments (Horning & Horning, 1971). Il faut attendre les années 1990 pour que la métabolomique trouve définitivement sa place dans la recherche en sciences du végétal. Oliver et ses collaborateurs ont été les premiers, en 1998, à introduire les termes métabolome et métabolomique

Le métabolome désigne l'ensemble des petites molécules présentes dans un organisme.

La métabolomique est la technique permettant d'avoir un aperçu exhaustif, qualitatif, quantitatif et sans biais, des métabolites présents dans un organisme (Hall, 2006).

L'objectif de cette approche est de quantifier les différents métabolites primaires (composition en acides aminés, hydrates de carbone, acides gras, vitamines, etc....) ou secondaires c'est à dire qui ne sont pas directement impliqués dans les processus de croissance des organismes vivants, contrairement aux métabolites primaires.

La chromatographie en phase gazeuse combinée à la spectrométrie de masse (Gas chromatography-mass spectrometry ou GC-MS) est un outil puissant permettant une très bonne séparation chromatographique, avec une quantification robuste, et une bonne identification des métabolites même lorsqu'ils sont présents à l'état de trace, c'est pourquoi elle est souvent désignée comme une «norme d'or» en métabolomique (Harrigan & Goodacre, 2003; Wolfram *et al.*, 2013).

La chromatographie en phase Gazeuse est la meilleure technique permettant de séparer et d'identifier les métabolites de bas poids moléculaire qui sont volatiles ou pouvant être convertis en composés volatiles et thermostables par dérivation chimique (Hall, 2006).

Les méthodologies utilisées dans notre étude dérivent des travaux de Fiehn, 2006 *et Fiehn et al.*, 2008).

II-MATERIEL ET METHODES

2.1 Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans les approches biochimiques a été choisi sur la base des résultats des chapitres I et II de la présente thèse, mais aussi sur la base des données d'enquêtes anthropologiques. En effet, le mil des Kanuri est presque exclusivement utilisé dans la préparation du brabousko, qui est identitaire de ce groupe ethnique. Les Haini Kiré et les Guéro (mils précoces chez les Zarma-Songhay et les Hausa respectivement), ont globalement les mêmes usages alimentaires. Dans les régions Hausa comme Zarma-Songhay, les mils tardifs et les mils précoces ont des usages culinaires généralement différents (cf. introduction de ce chapitre).

L'analyse de la structure génétique des populations a montré une différenciation des populations de mil qui coïncide bien avec les zones de peuplement ethnolinguistiques, en particulier à l'ouest du lac Tchad (voir chapitre I). Ces analyses ont permis de dégager des tendances fortes:

- les variétés cultivées par les Kanuri constituent un groupe génétique clairement différencié des autres groupes mis en évidence, y compris ceux présents plus à l'ouest au Niger.
- les mils des Zarma-Songhay montrent des différences génétiques avec les mils des Hausa, excepté dans la zone de mixité sociale où les estimations des taux d'admixture sont plus élevées qu'ailleurs, ce que nous avons interprété comme une résultante des flux de pollen plutôt que des échanges de semences.
- lorsque des couples de variétés de type précoce et tardif ont été échantillonnées au sein d'un même village, nos résultats ont montré que dans les villages du nord, la différenciation génétique entre les deux types de variétés était plus faible qu'au sud.

Les essais agronomiques présentés au chapitre II sont en accord avec les données d'enquêtes anthropologiques et des résultats du chapitre I. Ils montrent en particulier que sur le plan architectural, comportemental (viguer à la levée et rendement) et phénologique, seules les variétés tardives de Tanda et de Lido, villages situés très au sud dans notre aire d'échantillonnage, diffèrent des variétés précoces. Par ailleurs les variétés des Kanuri ont des longueurs d'épis qui les distinguent des autres et ce sont les seuls à avoir émis des talles aériennes productives.

Sur la base de ces conclusions, 24 variétés de mils ont été utilisées pour un premier criblage en analyse électrophorétique 1D (tableau 1). A ces variétés, nous avons ajouté une population de mils sauvages et une population de mils adventices (*soun*).

.

Tableau 1: Origine, nom vernaculaire des variétés étudiées, cycle et abréviation des accessions utilisées dans l'analyse biochimique. La variété V24 est une variété à morphologie intermédiaire entre les mils sauvages et les mils cultivés (« soun ») ; P=précoce ; T= tardif ; S=Sauvage.

Nom local	Cycle	Localité de collecte	Pays	Population
Guéro	Précoce	Bagagi	Niger	V1
Moro	Précoce	Boudoum	Niger	V2
Maiwa	Tardif	Bagagi	Niger	V3
Somno	Tardif	Tanda	Niger	V4
Kanawan Hatsi	Précoce	Moujia	Niger	V5
Maiwa	Tardif	Lido	Niger	V6
Guéro	Précoce	Lido	Niger	V7
Somno	Tardif	Wanzerbé	Niger	V8
Wiyani Bijini	Précoce	Kalfou	Niger	V9
Boudouma	Précoce	Boudoum	Niger	V10
Haini Kiré	Précoce	Tanda	Niger	V11
Haini Kiré	Précoce	Wanzerbé	Niger	V12
Boudouma	Précoce	Ngarwa	Niger	V13
Gysré	Précoce	Ngarwa	Niger	V14
Moro	Précoce	Boudoum	Niger	V15
Maiwa Baka	Tardif	Garin Mahalba	Niger	V16
Maiwa Baka	Tardif	Sabon Gari	Niger	V17
Maiwa ja	Tardif	Montéré	Niger	V18
Damro	Tardif	Shinkafi	Nigeria	V19
Population	Sauvage	Tahoua	Niger	V20
Tein	Tardif	Bemouli	Tchad	V21
Murio	Tardif	Djon	Cameroun	V22
Dukhum	Précoce	Farcha Ater	Tchad	V23
Soun	-	Garin kiabbey	Niger	V24

2.2 Techniques de biochimie

2.2.1 L'électrophorèse 1D

L'électrophorèse 1 D ou SDS-PAGE est une technique classique pour l'étude des protéines. L'échantillon de protéines est dissous dans un tampon de charge qui contient un agent réducteur de ponts disulfures (mercaptoéthanol ou DTT) et un détergent et tensioactif ionique fort, le SDS (dodécylsulfate de sodium). Le SDS se lie à la protéine et lui confère une charge négative globale, qui permettra la séparation des protéines sur un seul critère de masse moléculaire. Le gel est soumis à une tension élevée ce qui entraîne une migration à travers un gel polyacrylamide. Les protéines sont ainsi séparées en bande dans un ordre correspondant à l'ordre du poids moléculaire.

a- Extraction des protéines

À l'issue de l'essai expérimental, les grains ont été collectés et le battage a été réalisé séparément par plante mère. Seuls les grains collectés sur les plantes les plus centrales pour chaque parcelle utile ont été utilisés dans cette analyse pour réduire le risque de prendre des grains introgressés par le pollen des variétés voisines. Trois réplicats biologiques (i.e. 3 échantillons de grains collectés sur 3 plantes mères différentes) ont été analysés par accession. Nous n'avons pas fait de réplicats techniques.

Pour chaque plante mère incluse dans l'analyse, 150g de grains ont été broyés à l'aide de mortiers dans de l'azote liquide jusqu'à l'obtention d'une poudre homogène.

L'inhibiteur de protéase a été préparé à l'aide de *Complete mini-protease inhibitor* (Roche- 25 tablets 1836-153).

840 µl de tampon d'extraction, 140 µl d'inhibiteur de protéase et 20 µl de DTT 1M ont été rajoutés à la poudre. Après une incubation de 30 minutes à 4°C sous agitation, les échantillons ont été centrifugés à 20.000 g pendant 15 minutes. Les surnageants contenant les protéines ont été récupérés et transférés dans de nouveaux tubes, puis conservés au congélateur (-20°C).

Le tampon d'extraction était constitué de 50 mM Tris base, pH 7,8 et de SDS 1%.

b-dosage des protéines

Les protéines ont été dosées par le protocole RC/DC: (Kit Biorad ; méthode de Lowry modifiée).

Le dosage des extraits est réalisé à partir d'une gamme de référence de BSA. Les extraits ont été dilués au 1/15e de façon à être situés dans la gamme linéaire de coloration. Le dosage est réalisé en suivant le protocole du Kit Biorad. La lecture est faite grâce à un spectrophotomètre à absorbance de 690 nM.

c- Migration

La migration a été réalisée sur des gels d'acrylamide 12% dans une cuve Criterion contenant du tampon (25 mM Tris, 192 mM glycine, 0.1% SDS). Chaque échantillon en mélange avec du Laemmli buffer 1X (63 mM Tris-HCl pH 6.8, 0.1% 2-mercaptoethanol, 2% SDS, 10% glycerol, 0.0005% bromophenol blue) a été déposé ainsi qu'un marqueur de taille (*precision unstained* (biorad 1610363)).

La migration s'est effectuée à intensité constante de 0,06 A, et pendant 45 minutes. Les gels ont été colorés au bleu de Coomassie (Biosafe Biorad) toute la nuit, puis scannés à 300 DPI. L'analyse des profils protéiques a été réalisée avec le logiciel image Quand TL (GE Healthcare).

2.2.2 Électrophorèse 2D

L'électrophorèse 2D est une combinaison de deux types de séparations différentes.

Dans la première séparation, les protéines sont séparées sur la base de leur point isoélectrique (IEF), ensuite ces protéines séparées sont séparées une deuxième fois par électrophorèse sur gel de polyacrylamide. Les protéines se retrouvent donc séparées dans une première dimension en fonction de leur point isoélectrique et dans une deuxième dimension par leur masse moléculaire.

L'extraction des protéines a été réalisée suivant le même protocole que pour la 1D sauf le tampon d'extraction qui a été remplacé par le Tampon d'extraction 2D qui ne contient pas de sel mais de l'urée.

Les protéines ont été séparées sur la base d'un gradient de pH puis en fonction de leur masse moléculaire (après réduction, alkylation et dépôt de chaque extrait sur gel de polyacrylamide) en condition dénaturante en présence de SDS. Les gels ont ensuite été colorés au nitrate d'argent et les images des spots protéiques, ont été analysées sur le logiciel image Quant pour détection et quantification de chaque signal.

a- Extraction

Nous avons pesé environ 100 mg de grains de mils que nous avons broyés en utilisant de l'azote liquide et un mortier. Au broyat, nous avons ajouté 650 µl de tampon d'extraction 2D, 107 µl d'un cocktail d'inhibiteurs de protéases (Complete Roche) 7x. Le broyat est transféré dans un tube Eppendorf auquel nous avons rajouté 15µl de DTT 1M ; 4 µl de DNase (10 unités/µL), 24 µl de RNase. Le mélange a été vortexé avant d'être agité par inversion pendant 1h à 4°C puis centrifugé 15 minutes à 20 000 g. Le surnageant contenant les protéines a été récupéré et transféré dans un nouveau tube.

b- Réhydratation passive

Nous avons préparé un mélange contenant nos échantillons et du tampon de réhydratation.

Nous avons également préparé un mix contenant l'ensemble des extraits de l'analyse à volume égal qui servira de référence au logiciel dans l'analyse.

c- Focalisation isoelectrique (IEF)

C'est la première dimension de l'électrophorèse 2D, elle est réalisée sur des bandes de gels (strip) à gradient de pH immobilisés « IPG strip (immobilized pH gradient strips).

Après focalisation, les strips ont été congelés à -20°C.

d- Equilibration

Les strips ont été incubés pendant 30 mn dans du DTT pour réduction, 5mn dans la solution mère pour rinçage, 20 mn dans une solution iodo-acétamide pour alkylation et enfin rincés pendant 1 mn dans du tampon de cuve.

La solution-mère (pH 8.8) contenait: urée 6M, bis-tris 150 mM, HCl 0.1 M, glycérol 30 % (v/v), SDS 2,5 % (w/v), une solution de DTT à 50 mM, une solution d'iodo-acétamide à 4% (w/v).

e- SDS-PAGE

Le mélange de coulage des gels contenait : de l'acrylamide 10% (w/v), diacrollyl pipérazine 0,33% (w/v), Tris 0,18 M, HCl 0,166 M, pH 8.3, Persulfate d'ammonium 0.07% (w/v), Temed 0,035% (v/v), glycérol 2% (v/v).

Le tampon de cuve était constitué de : Tris 25 mM, taurine 200 mM, thiosulfate 0,15% (w/v), SDS 0,1% (w/v).

Après avoir mis la solution d'inclusion (agarose 1 g, tampon stacking 8X, SDS 10%, H₂O, bleu de bromophénol) dans les puits du gel, nous avons placé 12 strips équilibrés de 24 cm chacun sur 12 gels à l'aide d'une pince. Après 15mn nécessaires à la polymérisation du gel, l'électrophorèse SDS-PAGE a été effectuée en 1 heure à 35 V puis 14h15 à 110 V.

f- Coloration

Nous avons utilisé 4 L de solution de fixation constitué d'éthanol 30% (v/v), acide acétique 5% (v/v), 1 L et 2 L des solutions de coloration au nitrate d'argent :

solution-mère de thiosulfate de sodium à 15% (w/v).

- Solution 1 de sensibilisation : thiosulfate de sodium 0,03% (w/v).
- Solution 2 de coloration : nitrate argent 0,12% (v/v), formaldéhyde 0,0003% (v/v).
- Solution 3 de révélation : carbonate de potassium 3% (w/v), thiosulfate de sodium 0,002% (w/v), formaldéhyde 0,0003% (v/v).
- Solution 4 d'arrêt : EDTA 1,5% (w/v).
- Solution de conservation : éthanol 30% (v/v), glycérol 10% (v/v).

Les gels ont enfin été démoulés en les faisant glisser délicatement dans 300 ml de solution de fixation. Après une incubation d'1h à température ambiante, nous avons lavé les gels à l'eau ultra pure (4 bains de 10 mn).

Les gels ont ensuite été colorés sur un plateau automatique connecté aux solutions 1,2 et 3.

Après coloration, les gels ont été transférés dans des bacs contenant 250 ml de solution 4, incubés pendant 30 minutes sous agitation orbitale avant d'être rincés 3 fois à l'eau UP pour éliminer l'EDTA et mis en solution de conservation éthanol/glycérol. Ils ont ensuite été séchés puis scannés à 300 dpi. L'analyse densitométrique a été réalisée à l'aide du logiciel Sam spot.

2.2.3 Métabolomique

A-Préparation des échantillons

Nous avons utilisé 3 répliques biologiques par variété. Environ 150 grammes de grains de mil par réplique ont été broyés dans un mortier préalablement refroidi, puis immédiatement 100g ont été pesés, transférés dans un tube Eppendorf 2 ml et placés dans l'azote liquide. La

procédure a été respectée pour tous les échantillons. Enfin, ces broyats ont été conservés au congélateur à -80°C.

L'extraction, la dérivation et l'analyse ont été réalisées comme décrit dans Fiehn, 2006 et Fiehn *et al.*, 2008.

B-Extraction

Toutes les étapes ont été réalisées dans un tube Eppendorf Safelock 2 ml. Les échantillons ont été suspendus dans 1 ml de solvant d'extraction porté à -20°C.

Le solvant d'extraction est constitué d'un mélange d'isopropanol / acétonitrile / eau UP avec un rapport volumique de 3: 3: 2 contenant du ribitol⁴⁶ à 4 µg/ml.

Les tubes ont ensuite été placés dans un thermo-mixeur pendant 10 minutes à 4°C à 1400 rpm pour l'extraction des métabolites et la précipitation des protéines qui se font simultanément.

Les composés insolubles ont été éliminés par centrifugation à 20 000 g pendant 5 minutes.

100 µl du liquide contenant les métabolites ont été collectés puis séchés pendant 24h dans un speed-vac avant d'être conservés à -80°C.

3 tubes contrôles⁴⁷ ont été utilisés comme échantillons dans tout le processus.

C-Dérivation

La dérivation chimique permet de rendre volatil ou d'accroître la volatilité des composés, en particulier les métabolites polaires (principalement primaires), en réduisant la polarité des groupements hydroxyle (- OH), amines (-NH₂), carboxyles (- COOH) et thiols (- SH). Elle permet donc de convertir des composés comme les acides aminés, des sucres et les acides organiques en composés volatiles et thermostables.

Ces échantillons dérivés peuvent ensuite être analysés par GC-MS et des informations détaillées sur plusieurs des métabolites primaires dans les plantes peuvent être obtenues en un seul passage chromatographique (Hall, 2006).

Les échantillons congelés à -80°C ont été récupérés puis réchauffés à température ambiante pendant 15 minutes avant d'être ouverts puis séchés au speed-vac pendant 1h30.

⁴⁶ Ps : le ribitol n'est pas recommandé par certains auteurs parce qu'il a été trouvé chez *M. trunculata* et les feuilles de *Medicago* (Scherling, Roscher, Giavalisco, Schulze, & Weckwerth, 2010; Wolfram Weckwerth and Günter Kahl, 2013)

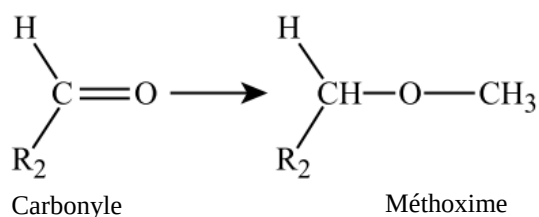
⁴⁷ Tubes ayant subi toutes les opérations mais ne contenant pas d'échantillon de mil

La dérivation a été réalisée en deux étapes successives :

Oximation

Nous avons d'abord ajouté dans chacun des tubes 10 µl de méthoxyamine (à 20 mg/ml dans la pyridine). Les tubes ont été agités dans un thermomixeur à Eppendorf pendant 90 minutes à 28°C.

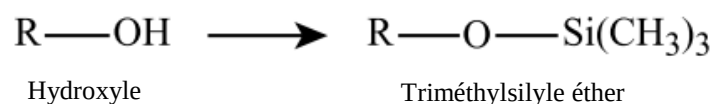
Ce composé permet une oximation, c'est-à-dire que les groupements carbonyles vont être convertis en oximes correspondants selon la réaction suivante:



Silylation

Nous avons ensuite ajouté 90 µl de N-méthyl-N-triméthylsilyl-trifluoroacétamide (MSTFA) (Aldrich 394866-10x1 ml). Nous avons laissé la réaction se poursuivre pendant 30 minutes à 37°C.

Ce deuxième réactif permet le remplacement de l'atome d'hydrogène actif dans les groupements polaires fonctionnels, appelé silylation, selon la réaction suivante :



Après refroidissement, 45µl de chaque échantillon a été placé dans un flacon pour injection dans l'analyseur.

D-Acquisition des données

2 heures après dérivation 1 µl de chaque échantillon a été injecté en mode splitless sur un chromatographe en phase gazeuse Agilent 7890A couplé à un spectromètre de masse Agilent 5975 C.

La colonne était une RXi-5 SilMS de Restek (30 m avec 10 m de colonne Integra-Guard®). Le revêtement (Restek # 20994) a été changé avant chaque série d'analyses des 24 échantillons.

Le gradient de température était de 70°C pendant 7 min, puis 10°C / min à 350°C pendant 3 min (la durée du run était de 36 min).

Le débit constant d'hélium était de 0,7 ml / min.

Les températures ont été les suivantes: injecteur: 250°C, ligne de transfert: 290°C, source: 250°C et 150°C pour le quadripôle.

5 scans par seconde ont été acquis couvrant une gamme 50 à 600 Da.

L'instrument a été réglé avec PFTBA avec les 69 m / z et 219 m / z d'intensités égales. Les échantillons ont été randomisés. Quatre blancs ont été injectés au début et à la fin de l'analyse pour contrôler la stabilité de la dérivation.

Un mélange d'alcane (C10, C12, C15, C19, C22, C28, C32, C36) a été injecté dans le milieu de la file d'attente pour l'étalonnage de l'indice de rétention (RI) externe. 5 scans par seconde ont été réalisés. Une injection en mode split avec un ratio de 01: 30 a été systématiquement réalisée à grande vitesse (20°C / min).

2.3 Analyses des données

1-Protéomique 1D

Après avoir déterminé la concentration de nos extraits protéiques (figure 1), nous avons compté le nombre de protéines par variété à l'aide du logiciel image Quant-TL.

Les analyses de variances ont été réalisées avec le logiciel R.

2-Électrophorèse 2D et métabolomique

En ce qui concerne la protéomique, après une analyse avec le logiciel (sam spot) suivie d'une correction manuelle, nous avons sélectionnés et quantifiés 1067 spots protéiques.

Sur la base des résultats des chapitres précédant (cf. matériel et méthodes), j'ai effectué 3 types de comparaisons. Dans un premier temps, j'ai comparé les groupes domestiques et spontanés. Ensuite j'ai comparé les mils précoces et les mils tardifs. Pour ce faire, j'ai retenu les populations de mils issues des localités de Lido et de Tanda dont j'ai montré, aux chapitres précédents, les niveaux de différenciation phénologique et génétique avérés. Enfin, j'ai comparé les mils du groupe ethnolinguistique des Kanuri avec les mils précoces et tardifs de l'ouest du Niger.

J'ai d'abord testé l'égalité des variances résiduelles des différents fragments avec comme facteur de variation les localités des collectes (ce qui revient aux variétés, V1 à V14). Des analyses de variances paramétriques et non paramétriques ont ensuite été réalisées.

J'ai réalisé le test de Kruskal-Wallis avec un seuil alpha de 10% (Kruskal & Wallis, 1952), et une ANOVA paramétrique en prenant cette fois-ci un seuil plus sévère de 1%.

Des comparaisons multiples avec correction FDR (False Discovery Rate) ont été réalisées (Benjamini & Hochberg, 1995).

Une analyse discriminante pas à pas ascendante a permis de sélectionner des spots qui permettraient de discriminer les différents groupes en prenant en compte tous les métabolites (Précoces vs tardifs, entre différents groupes ethnolinguistiques, domestiques Vs sauvages).

À chaque étape, le modèle examine tous les spots et rajoute celui qui permet de discriminer le mieux les groupes compte tenu de la variabilité résiduelle non expliquée par les variables (spots) précédentes. Le seuil d'arrêt de l'addition de variables est celui par défaut dans statistica (« p-value » associée à l'effet de la variable ajoutée > à 5%).

3-Metabolomique

Les fichiers de données brutes (Agilent) ont d'abord été convertis en format NetCDF et analysés avec AMDIS (Automatic Mass Spectral Deconvolution and Identification System). Il s'agit d'un logiciel qui permet à partir du spectre de chaque composant, d'identifier des composées cibles (Mallard & Reed, 1997).

L'indice de rétention (indice/ masse) et la bibliothèque de spectres de masse ont été construits à partir de National Institute of Standards and Technology. Les bases de données Golm et Fiehn et des composés standards ont été utilisés pour l'identification des métabolites.

L'aire des pics a été déterminée avec le logiciel TargetLynx (Waters) après la conversion du fichier NetCDF en format Mass Lynx.

Etant donnée la présence fréquente de champignons associés aux grains des céréales, en particulier des endophytes, nous avons spécifiquement recherché la présence potentielle de l'ergostérol qui est très souvent considéré comme un biomarqueur de la contamination des champignons (Mille *et al.*, 2004 ;Stanisz & Beszterda, 2015).

La présence du tréhalose et des polyols acycliques en absence de saccharose et de glucose libre est aussi un indicateur de la présence de champignons (Pfyffer & Rast, 1980). C'est pourquoi, nous avons analysé les corrélations entre le tréhalose et les polyols acycliques en particulier le mannitol, le glycérol, le threitol, l'arabitol et l'ergostérol. Les résultats montrent

une très forte corrélation entre ces métabolites dans l'échantillon global. De plus, des travaux réalisés à l'INRA de Versailles sur des grains d'arabette, de lentilles, de haricots mais aussi de céréales comme le blé et le riz montrent une quasi-absence de tréhalose alors même que le champignon *Mycosphaerella graminicola* montrait des teneurs particulièrement élevées en tréhalose (Gilles Clément, Ingénieur Plate-forme métabolomique –INRA, comm. pers.). La présence de l'ergostérol et du tréhalose suggère fortement la contamination par les champignons de nos échantillons.

Cette situation nous a conduit à réaliser une analyse de régression linéaire de la teneur en tréhalose (le tréhalose corrèle fortement à l'ergostérol $R = 0.92$, $\text{value} < 0$, $n=42$) par chacun des métabolites détectés sur l'échantillon global. Nous avons ensuite supprimé tous les métabolites significativement corrélés au tréhalose, et retenu 134 métabolites non significativement corrélés au tréhalose.

Parmi ces 134 métabolites, nous avons pu en identifier 82. Enfin, nous avons comparé les différents groupes variétaux en utilisant une analyse de variance non paramétrique.

III- RESULTATS

A-Protéomique 1D

L'analyse de la concentration en protéines de nos échantillons montre une forte variabilité inter variétale très importante.

La diversité des bandes sur gel 1D ne permet pas de discriminer les variétés tardives des précoces, encore moins les mils spontanés (sauvage et soun) des mils domestiques (figures 1, 3,4).

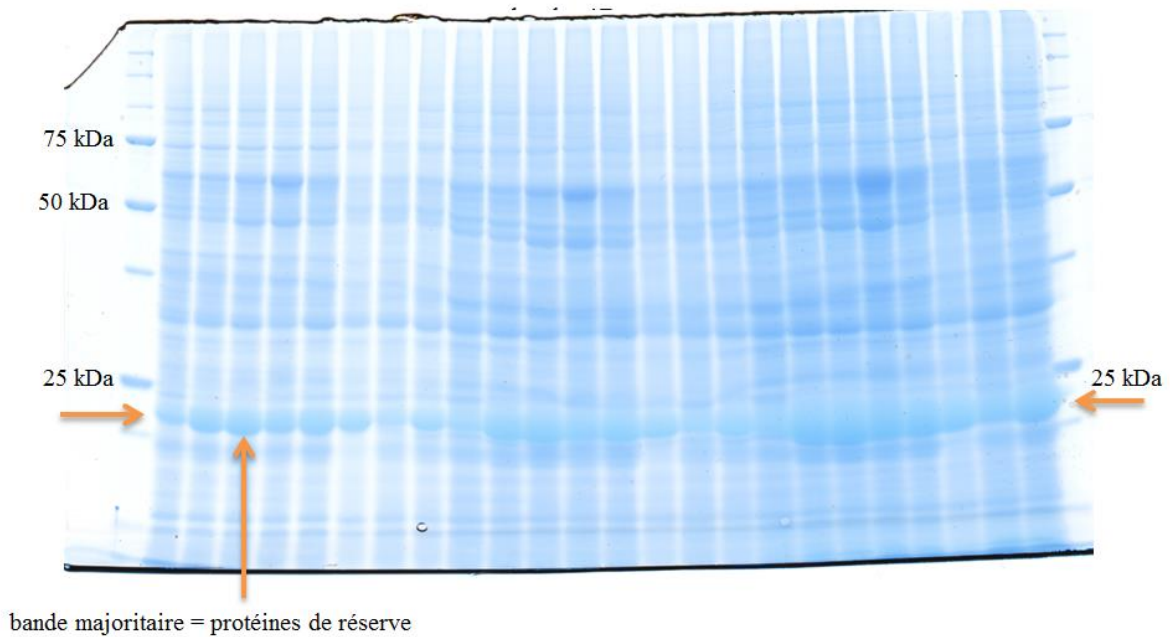


Figure 2: Gel 1D, représente le premier replica de toutes les variétés. Aux extrémités : marqueurs de tailles.

Nous avons identifié et quantifié 18 bandes majoritaires dans chacun de nos replicas. L'analyse des masses molaires des 18 bandes, montre une importante diversité intra-variétale à l'instar de ce qu'on a obtenu au chapitre 1 et 2 et aussi une diversité inter-variétale importante.

L'histogramme suivant représente la variabilité de la concentration pour chacune des 18 bandes majoritaires des 3 replicas des gels 1D.

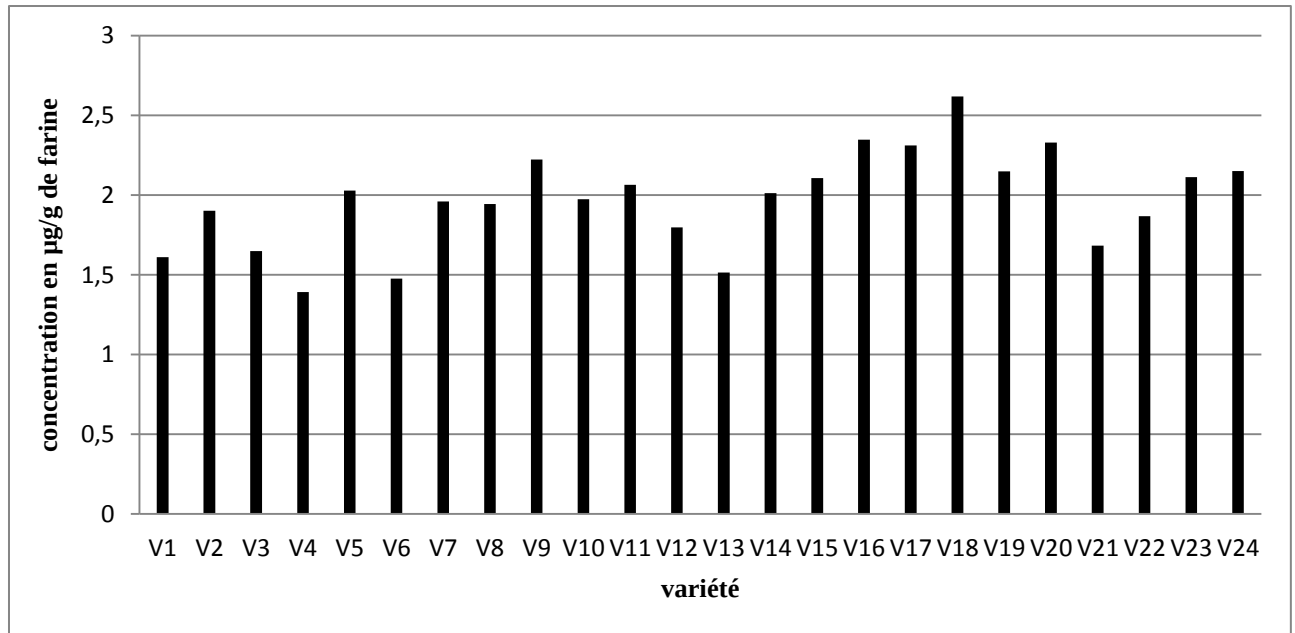


Figure 3: Concentration des protéines totales en moyenne exprimée en µg/g de farine.

L'analyse des deux premiers axes de l'ACP représentant plus de 75% de la variation totale montre la présence d'une forte diversité inter variétale. On constate en particulier que les *soun* (V24) se distinguent parfaitement des variétés cultivées. Il est également remarquable de constater que de tous les couples de variétés collectées chez le même agriculteur, seul le couple de Bagagi montre un pattern différent. Par ailleurs, il est remarquable que tous les couples de variétés précoces et tardives collectées chez le même agriculteur sont proches entre elles. C'est le cas du couple de Lido (V6 et V7) sur les axes 1 et 2, du couple de Tanda (V4 et V11) sur l'axe 2, du couple de Wanzerbé (V8 et V12) sur les deux axes. Ces résultats correspondent curieusement, assez bien à ce que nous avons trouvé dans les deux chapitres précédents à savoir que les couples de variétés cultivées par le même agriculteur sont beaucoup plus proches entre eux qu'avec les mêmes types nommés cultivés par un autre agriculteur.

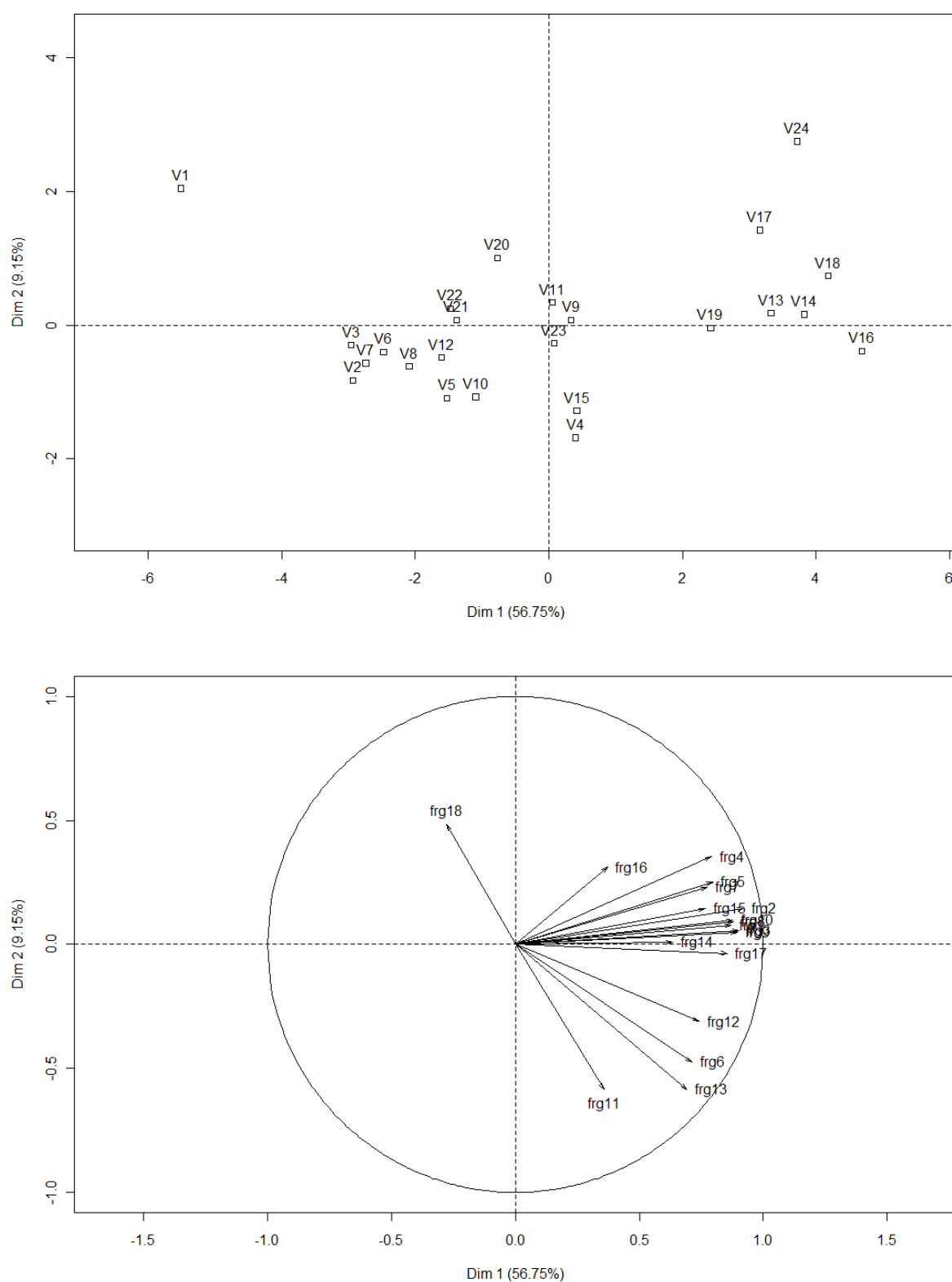


Figure 4: Analyse en composante principale, sur l'ensemble des variétés, des masses moléculaires de 18 bandes majoritaires quantifiées. Seuls les barycentres des variétés ont été représentés.

B-Protéomique 2D

Nous avons quantifié 1072 spots protéiques (figure 5). Les analyses de variance et les analyses discriminantes montrent très peu de spots permettant de discriminer les variétés précoces des variétés tardives, les variétés des Kanuri des variétés de l'ouest du Niger, ou encore les mils sauvages des mils domestiques (tableau 2).

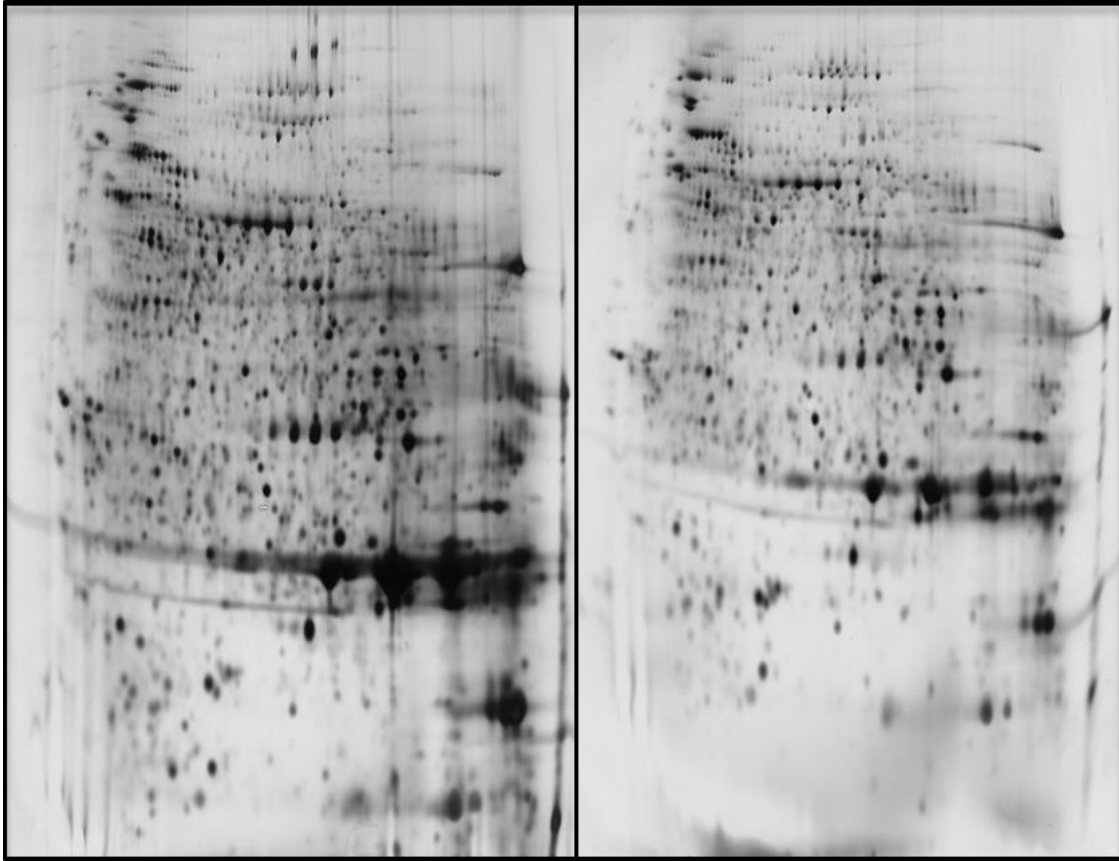


Figure 5 : Gel 2D des mils précoces (gauche) et tardifs (droite).

Un total de 25 spots permettant de discriminer significativement, sur la base de leur intensité relative, les mils domestiques des mils sauvages a été mis en évidence. De même, 7 spots permettent de discriminer les mils précoces des mils tardifs ; 4 spots distinguent les mils du groupe Kanuri des mils précoces ; 3 spots permettent de distinguer les mils des Kanuri des mils tardifs. Cependant, certains spots étaient faibles en abondance ou diffus sur le gel (ce qui rend difficile le découpage). Finalement, seulement 35 spots ont été retenus pour une analyse par LC-MS (chromatographie en phase liquide couplée à une spectrométrie de masse).

À ces spots, nous avons ajouté 9 spots correspondant à des protéines majoritaires qui se retrouvent sur tous les échantillons et qui ne varient pas significativement entre les différents groupes. Cela nous permettra d'avoir une idée de la composition des graines en protéines de

réserve, et de détecter éventuellement si ces spots présentent une richesse particulière en acides aminés.

De plus, étant donné que les gels 1D colorés au bleu de Coomassie permettraient d'avoir une couverture de séquence plus complète, nous avons ajouté 8 bandes⁴⁸ SDS-Page issues de la protéomique 1D afin d'analyser les bandes à 20 kDa (figure 2).

L'identification des protéines par LC-MS est terminée, l'analyse des résultats est en cours de réalisation. Cependant, compte tenu du fait que le génome du mil n'est pas encore séquencé, nous avons pris comme génome de référence *Setaria italica*, qui est l'espèce phylogénétiquement la plus proche du mil.

C-Métabolomique

Les résultats GC/MS révèlent l'existence de 274 métabolites dans les grains de mil, dont 123 ont pu être identifiés, 6 étant en quantité très faible, et 145 non identifiés.

Parmi les métabolites identifiés, 73 ont été quantifiés en " nmoles/mg du poids sec " et les 56 restants ont été déterminés relativement au ribitol (aires de pics normalisées par rapport à l'étalon interne (ribitol) et au poids sec)⁴⁹.

Nous avons classé les métabolites identifiés en 6 groupes (tableau I) il s'agit des sucres (SUG), des acides organiques (OA), des composés apolaires (terpénoïdes et stéroïdes), des acides gras (APO), des flavonoïdes (FLAV). Les composés phosphorylés et d'autres composés non identifiés ont été placés dans la 6^{ème} classe (OTHER).

1-Selection des métabolites à analyser

134 métabolites n'étaient pas significativement corrélés au tréhalose. Parmi ces métabolites, 82 sont identifiés (tableau 5).

⁴⁸ Il s'agit des fragments séparés pendant la protéomique 1D

⁴⁹ L'aire de pic des métabolites est divisée par l'aire de pic du ribitol et la masse de graine. C'est donc une unité arbitraire .

Tableau 2: liste des métabolites identifiés et non significativement corrélés au tréhalose ; AA : acide aminé SUG : sucres ; OA: acides organiques ; APO : composés apolaires ; FLAV : flavonoïdes ; OTHER : composés phosphorylés ; PHOSPH : composés phosphorylés.

classes	metabolites	classes	metabolites	classes	metabolites	classes	metabolites
AA	A.Aminoacide	APO	Monopalmitine	OTHER	Adenine.1	SUG	Galactosylglycerol
AA	Asparagine	APO	Monostearin	OTHER	Allantoin	SUG	Glucopyranose
AA	Aspartate	APO	Stigmasterol	OTHER	beta.indole.3. acetonitrile	SUG	Glucose
AA	beta.aminoisobutyrate	FLAV	Vitexin	OTHER	Ethanolamine	SUG	Mannose
AA	beta.Alanine	OA	Aconitate	OTHER	Galactitol	SUG	Melibiose
AA	Cystein	OA	Ascorbate	OTHER	Guanosine2	SUG	Ribose
AA	GABA	OA	Citramalate	OTHER	Inositol.scyllo	SUG	Stachyose
AA	Glycine	OA	Citrate	OTHER	myo.Inositol	SUG	Sucrose
AA	Homoserine	OA	Erythronate	OTHER	Putrescine	SUG	Xylose
AA	Isoleucine	OA	Galactonate	OTHER	Serotonin	SUG	Xylulose
AA	Leucine	OA	GHB	OTHER	Sorbitol		
AA	Methionine	OA	Gluconate	OTHER	Urea		
AA	Phenylalanine	OA	Glutarate	OTHER	Uridine		
AA	Proline	OA	Glycolate	OTHER	Xanthosine		
AA	Serine	OA	Malate	OTHER	Xylitol		
AA	Tryptophan	OA	Nicotinate	PHOSPH	Adenosine.5.P		
AA	Tyrosine	OA	Oxalate	PHOSPH	Glycerol.3.P		
AA	Valine	OA	Pipecolate	PHOSPH	myo.Inositol.1.P		
AA	4-hydroxyproline	OA	Quinate	PHOSPH	Sucrose.6.P		
APO	alpha.Tocopherol	OA	Shikimate	SUG	Anhydroglucose		
APO	beta.Sitosterol	OA	Sinapinate.trans	SUG	Arabinose		
APO	Campesterol	OA	Threonate	SUG	Digalactosylglycerol		
APO	Cholesterol	OA	Urate	SUG	Fructose		
APO	gamma.Tocopherol	OA	2-Oxoglutarate	SUG	Galactose		

Parmi les métabolites identifiés, on note la présence de 20 acides aminés (tous n'étant pas ceux incorporés dans les protéines), 8 composés apolaires, 1 flavonoïde, 20 acides organiques, 4 composés phosphorés, 15 sucres, et enfin 15 composés azotés et polyols.

2-Différences entre mils domestiques et mils sauvages

La comparaison des populations de mil domestique et sauvage, montre l'absence systématique de 6 métabolites chez les mils sauvages parmi lesquels seulement deux sont identifiés. Il s'agit de la vitexine (flavonoïde) et curieusement du 2-oxoglutarate qui pourtant est un métabolite primaire.

Les tableaux suivants montrent les métabolites qui varient significativement ainsi que les écarts types et les Pvalues corrigées pour les tests multiples entre les mils domestiques et les mils sauvages.

Tableau 3: métabolites qui varient significativement entre les mils domestiques et la population de mils sauvages. Les métabolites non identifiés sont indiqués par leur indice de rétention/masse.

domestiques vs sauvage							
Classe	groupe	P		Domestique	Ecart-type	Sauvage	Ecart type
-	U2501.4/321	0,04	-	0,00932	0,00402	0,00216	0,0001
-	U4539.7/361	0,04	-	0,00054	0,00037	0,00337	0,0004
Acide aminé	Aspartate	0,04	nmoles / mg	0,27898	0,07475	0,11909	0,00656
Acide aminé	GABA	0,04	nmoles / mg	0,08346	0,07399	0,36656	0,04803
Acide Organique	Gluconate	0,04	nmoles / mg	0,54699	0,4128	3,07165	0,28026
Acide organique	Nicotinate	0,04	ribitol	0,00453	0,00122	0,00237	0,00016
Acide organique	Galactonate	0,04	nmoles / mg	0,04424	0,02457	0,40276	0,03902
Acide organique	Urate	0,04	ribitol	0,00079	0,00074	0,00408	0,00037
Sucre	Glucose	0,04	nmoles / mg	2,08249	1,14439	5,63943	0,41211
Sucre	Melibiose	0,04	nmoles / mg	0,05259	0,01752	0,11236	0,00989
Sucre	Anhydroglucose	0,04	ribitol	0,00089	0,00055	0,01079	0,00062
Sucre	Fructose	0,04	nmoles / mg	0,62619	0,51373	3,1293	0,26967
Sucre	Ribose	0,04	nmoles / mg	0,02065	0,00684	0,03744	0,00325
Sucre	Xylose	0,04	nmoles / mg	0,02892	0,01369	0,06744	0,0061
Autre	Galactitol	0,04	ribitol	0,00072	0,00056	0,00728	0,00042
Autres	Allantoin	0,04	ribitol	0,01907	0,00596	0,03377	0,00231
Autres	Xanthosine	0,04	ribitol	0,00033	0,00016	0,00007	0,00001
Autres	myo-Inositol	0,04	nmoles / mg	0,92727	0,29696	2,11189	0,24795
Autres	Xylitol	0,04	nmoles / mg	0,04988	0,02619	0,41582	0,03231
Autres	Sorbitol	0,04	nmoles / mg	0,35317	0,28924	4,14743	0,45649

Les résultats montrent que parmi les métabolites identifiés, à l'exception de la xanthosine, de l'aspartate, du nicotinate et de U2501.4/321, les métabolites sont en moyenne en quantité supérieure chez les mils sauvages.

3-Etude de la différenciation des mils de type précoce et tardif

Il n'y a pas de différence entre les variétés tardives cultivées par les Zarma-Songhay (Somno) et celles cultivées par les hausa (Maiwa) d'une part et d'autre part, il n'y a pas de différences significatives entre les variétés précoces cultivées par les Zarma-Songhay (Haini Kiré) et celles cultivées par les hausas (Guéro).

L'étude séparée des mils précoces et des mils tardifs des localités de Wanzerbé et de Bagagi (Nord) d'une part, et d'autre part les mils des localités de Lido et de Tanda montrent qu'il n'y a pas de différence significative de métabolites entre les mils précoces et les mils tardifs des régions situées plus au nord (Wanzerbé et Bagagi) ainsi que entre les deux types situés plus au sud.

4-Etude de la différenciation des mils des Kanuri et des variétés les plus répandues au sein des populations Hausa et Zarma-Songhay

La comparaison des mils des Kanuri, le Moro et le Boudouma, ne montrent pas de différences avec les mils de l'ouest dans leur ensemble ainsi que lorsqu'on les sépare en précoces et tardifs.

IV-DISCUSSION

1-De la présence des champignons

Les analyses sur le métabolome suggèrent la présence de champignons chez les mils domestiques que nous avons étudiés. Cette présence de champignons peut être liée aux conditions de stockage ou à la présence d'endophytes. Le site de Gaya où ont été collectés les grains de mil et dont le métabolome a été analysé ici, est la région la plus arrosée du Niger. Un taux élevé d'humidité pouvait favoriser le développement de champignons lors de la récolte ou encore du stockage. Après maturité, les chandelles de mils dont les grains ont été analysés ont été coupées puis stockées pour séchage avant d'être battus à l'aide de mortiers (élimination des glumes). C'est après toutes ces opérations que les grains de mils ont été mis dans des sachets étiquetés. À chacune de ces étapes, des spores de champignons pourraient avoir contaminé nos échantillons.

Cependant, il est important de rappeler que de manière générale des processus de coévolution entre les graminées et certains endophytes ont lieu (C L Schardl, 1996 ; Schulz *et al.*, 2002 ; Clay & Schardl, 2002; Christopher *et al.*, 2004 ;Keith Clay, 2009). Nos échantillons pourraient donc dès le départ avoir contenu des endophytes. Wilson *et al.* (1993) ont étudié une variété hybride de mil en utilisant 4 dates de semis en 1991 et 1992 sur des sites expérimentaux en Géorgie. Leurs résultats montrent une présence d'une flore de champignons endophytes relativement stable sur les deux années dont l'importance (en termes de quantités de grains infectés) variait en fonction des conditions environnementales (nombre de jours de pluie, quantité de pluie totale, température de l'air, évaporation et humidité relative).

Comme précisé dans la partie introductive de ce chapitre, Zida *et al.* (2008) ont rapporté la présence systématique de champignons dans des échantillons de mil issus de 43 localités du Burkina Faso. Certains de ces champignons notamment *Phoma sp.* et *Fusarium moniliforme* (ce même champignon a été identifié par Wilson comme étant majoritaire chez le mil) avaient infecté 95 à 100% des grains de mil. Ces mêmes auteurs montrent que, non seulement très peu de ces champignons sont pathogènes, mais aussi que certains champignons à priori non pathogènes présentent une transmission verticale (Zida *et al.*, 2008).

Très peu de choses sont connues sur les champignons non pathogènes mutualistes du mil. Or les endophytes pourraient non seulement contribuer à l'augmentation des valeurs nutritives des mils, mais ils pourraient également jouer un rôle important dans l'adaptation de cette plante aux conditions arides.

Krishnaveni *et al.* (2014) ont étudié l'effet d'un champignon endophyte sur des cultures de sorgho (*Sorghum bicolor*), de mil (*Pennisetum glaucum*) et d'éleusine (*Eleusine coracana*) en conditions contrôlées. Ces auteurs montrent à travers une approche comparative que les plantes infectées par le champignon endophyte *Piriformospora indica* présentaient des niveaux de chlorophylle, de protéines, de phosphate, de calcium et un rendement en grain relativement plus élevés que les plantes témoins sans endophytes.

Ils ont par la suite analysé les métabolites produits par le champignon à travers une approche GC-MS. Ils montrent en particulier que ce champignon contenait beaucoup de composés utiles pour l'homme et pour la plante comme par exemple des antioxydants, des insecticides, des nématocides, des antiparasites, des antifongiques, des antibactériens (Krishnaveni *et al.*, 2014). Nos résultats interrogent donc sur la place que pourraient tenir les caractéristiques biochimiques d'endophytes éventuels dans les résultats des études précédentes ayant trait à la caractérisation des qualités nutritives et médicinales des grains de mil.

Il est aussi possible que certains microorganismes, en fonction des conditions écologiques, aient été sélectionnés au cours de la phase post-récolte et des processus de transformations des grains avant leur consommation. Par exemple des champignons produisant des molécules insecticides, peuvent être favorisés lors des phases de stockage des grains. Des molécules présentant des caractéristiques médicales précises peuvent avoir été sélectionnées dans certaines régions. Dans ce dernier cas, les vertus médicinales seraient attribuées au mil, mais dues en fait aux endophytes, et on pourrait comprendre que ces mêmes vertus ne se retrouvent pas chez les mils évoluant dans un autre écosystème ou cultivés par un autre groupe ethnolinguistique ayant des pratiques de sélection et de conservation différentes.

En 1996, Bossard rapporte que seulement dans certaines régions de l'Angola, une infusion de racine de maïs, de mil et d'éleusine est utilisée dans le traitement des vertiges, des évanouissements et des syncopes. De même, Puffet (1985) rapporte que la tige et les feuilles de plants de mil réduites en poudre sont utilisées en pharmacopée vétérinaire pour lutter contre les ectoparasites dans certaines localités du sud Niger spécifiquement. On peut donc s'interroger d'une part sur la fonctionnalité de cette recette partout ailleurs, sa relation avec la présence d'endophytes, et d'autre part sur la perception des agriculteurs vis-à-vis des variétés exogènes relativement aux usages médicaux. Malheureusement, aucune information spontanée sur ce point n'est remontée de nos enquêtes de terrain.

Nous n'avons pas eu non plus des informations relatives à la perception des agriculteurs des variétés améliorées de mils en rapport avec les vertus médicinales. La présence de champignons pourrait peut-être expliquer les raisons pour lesquelles les vertus médicinales ne

sont pas partout les mêmes, l'idée étant que le cortège de microorganismes se développant sur le mil n'est pas partout le même, certains pouvant avoir été « domestiqués » spécifiquement dans certaines régions.

Cependant il faut être prudent par rapport à ces questionnements qui restent ouverts et qui nécessitent des analyses plus poussées. En effet, il faudrait d'abord confirmer la présence d'endophytes non pathogènes à transmission verticale dans les variétés de mils que nous avons analysées avant de rechercher d'éventuels liens entre ces champignons et la capacité extraordinaire d'adaptation du mil aux conditions sahéliennes ainsi que ses vertus médicinales.

Avertissement pour le lecteur : l'élimination, dans nos analyses statistiques, des données corrélées au tréhalose afin de prendre en compte la présence éventuelle d'endophytes a pu générer des biais dans la mesure où des métabolites propres à la plante (c'est-à-dire dont la présence dans les grains est indépendante des champignons) ont pu voir leur poids dans l'analyse fortement réduit.

Cependant, nous avons préféré utilisé une approche conservatrice en discutant, dans la suite les données expurgées de la présence éventuelle des métabolites provenant des champignons.

2-Que dire sur la valeur nutritive des grains de mil ?

A notre connaissance, la présence potentielle de champignons n'a pas été prise en compte dans les études précédant la nôtre. Leur présence dans nos échantillons ne nous permet pas d'évaluer avec précision la valeur nutritive du mil. Par exemple, Subramanian *et al.* (1981) rapportent des teneurs en sucres qui variaient de 2,16 à 2,78% dans les grains de mils. Dans nos échantillons, nous trouvons une teneur moyenne comparable de 2,2% du poids frais, ce qui pourrait suggérer que des champignons pourraient avoir été présents dans leurs échantillons.

Concernant les acides aminés, nos résultats montrent la présence des 20 acides aminés dans les grains de mil. Parmi ces acides aminés on observe tous ceux qui sont essentiels pour l'alimentation humaine, les acides aminés semi-essentiels⁵⁰ ainsi que la cystéine, la glycine et la tyrosine⁵¹.

⁵⁰ Il s'agit d'acides aminés dont les nourrissons ont besoin (histidine et arginine)

⁵¹ Acides aminés nécessaires pour les populations incapables de les synthétiser en quantité suffisante. C'est par exemple le cas des personnes atteintes de phénylcétonurie

Jambunathan *et al.* (1981) rapportent que chez le mil, les acides aminés limitants sont, par ordre décroissant, la lysine, la méthionine et la cystéine.

Il est également rapporté que les acides aminés limitants sont par ordre décroissant la lysine, la cystéine et le tryptophane (National Academy of Sciences, 1996).

Nos travaux montrent qu'effectivement, la lysine est en très faible quantité par rapport aux autres. Cependant elle est en quantité équivalente de celles de la phénylalanine et de la méthionine.

La différence des résultats obtenus pour la teneur en acides aminés entre notre étude et celles citées plus haut pourrait être attribuée soit à la présence des champignons, soit à la différence des teneurs entre géotypes différents, soit à la différence des méthodes de quantification utilisées.

Concernant les lipides, nos travaux confirment les travaux de Rooney *et al.* (1978) montrant que l'acide linoléique et l'acide oléique sont les acides gras les plus abondants des grains de mil (Rooney, 1978). Cependant ces auteurs détectent d'autres acides gras que nous ne détectons pas (ou que nous n'avons pas pu identifier). Il s'agit de l'acide palmitique, l'acide stéarique, l'acide palmitoléique, l'acide arachidique et l'acide linoléique. Cependant l'approche que nous avons utilisée n'est pas la plus appropriée pour détecter les acides gras. Des analyses de variances entre les différentes variétés montrent que seuls les acides oléiques et linoléiques varient significativement entre nos variétés. Cependant la comparaison multiple des médianes corrigées pour les tests multiples ne permet pas de déterminer les groupes de variétés qui diffèrent significativement les unes des autres.

En ce qui concerne les sucres, nos résultats montrent la présence de 20 sucres, à savoir tous les sucres déjà mis en évidence à l'exception du maltose. Cependant, il se pourrait qu'il figure parmi les métabolites que nous n'avons pas pu identifier.

Nos résultats montrent la présence chez le mil de 9 sucres supplémentaires qui n'ont pas été rapportés jusque-là chez cette espèce, à notre connaissance. Il s'agit par ordre d'importance du Galactinol, du Tréhalose, du Digalactosylglycerol, du Melibiose, du Ribose, du Glucopyranose, de l'Anhydroglucose, du Galactosylglycerol et du Xylulose.

Par ailleurs, nos résultats suggèrent que les sucres les plus importants chez le mil (domestiques, adventices et sauvages) sont de loin le saccharose et le raffinose confirmant ainsi les résultats de Subramanian *et al.* (1981) et ceux rapportés par l'encyclopédie des grains alimentaires (Wrigley *et al.*, 2016).

Nos résultats montrent que chez le mil domestique, les 10 sucres les plus importants sont par ordre : le saccharose, le Raffinose, le Glucose, le Galactinol, le Stachyose, le Trehalose, le Fructose, le Galactose, le Digalactosylglycerol, l'Arabinose, le Mannose, le Melibiose.

3-De l'évolution de la qualité nutritive des mils

La question de la conséquence de la domestication sur l'évolution de la qualité nutritive du mil n'a quasiment pas encore été abordée par les chercheurs, et nos résultats, qui sont préliminaires, ne permettent pas de répondre de manière précise à cette question, mais ouvrent des pistes de réflexion. En effet, nous avons analysé une seule population sauvage qui n'est pas représentative de la diversité des mils sauvages (cf. Dussert *et al.*, 2013).

De plus, la population de mils sauvages étudiée ici ne faisait pas partie de nos essais agronomiques, c'est-à-dire qu'elle n'a pas été cultivée dans les mêmes conditions environnementales que les mils domestiques. Comme nous l'avons vu plus haut, très peu de travaux ont étudié l'effet de l'environnement sur les teneurs en éléments nutritifs et anti-nutritifs du grain de mil. Si la teneur en protéines semble influencée par l'environnement, ce n'est pas le cas pour d'autres éléments comme certaines vitamines. Chez le blé, il a été montré que les teneurs en P, K, Ca, Mg, Mn, Zn, Fe, Cu et Cr du grain entier sont remarquablement constantes quel que soit le type de fertilisation (Morel *et al.*, 1984).

Sur le plan de la protéomique, les analyses discriminantes et les analyses de variance révèlent que 25 spots protéiques varient de manière significative entre les mils domestiques et les mils sauvages.

On ne peut cependant pas comparer nos résultats à ceux d'autres auteurs. A notre connaissance une seule étude a porté sur les protéines des mils sauvages.

Chandna & Matta (1990) ont étudié 8 lignées de mils parmi lesquelles cinq populations sauvages. Ces auteurs se sont concentrés sur les fractions protéiques. Ils ont montré que les prolamines et les glutélines constituent 75 % des protéines du mil. Ils ont ensuite déterminé la teneur en lysine et en tryptophane de ces différentes fractions. Cependant, ces auteurs ne comparent pas les domestiques et les sauvages de façon explicite pour les teneurs en acides aminés. Tous les grains de mils étudiés par ces auteurs sont issus de collectes dans des localités variées, rendant impossible l'évaluation des parts respectives des effets génétiques et environnementaux dans les différences observées, ce qui limite fortement l'interprétation de leurs résultats.

Nos résultats, à l'inverse, ne montrent aucune différence significative entre les mils domestiques et les mils sauvages pour les teneurs en acides aminés essentiels.

Par ailleurs, on constate, l'absence de certains métabolites chez le mil sauvage par rapport aux domestiques. Parmi ces métabolites, nous en avons identifié deux. Il s'agit de la vitexine et du 2-oxoglutarate.

La vitexine est une flavone C-glycoside (apigénine-8-C- β -D-glucopyranoside). Les fonctions de cette molécule ne sont pas bien connues. Borghi *et al.*, (2013) rapportent que cette molécule, surtout présente dans les plantes médicinales, aurait des vertus anti-nociceptives, anti-inflammatoires, et anti-oxydantes. Cependant, des études plus anciennes montrent que ce composé pourrait être impliqué dans l'inhibition de la tyroperoxidase⁵², une enzyme qui catalyse la première étape de la biosynthèse des hormones thyroïdiennes à partir de la tyrosine (Gaitan, 1996).

Reichert, 1979 rapporte la présence chez le mil de 3 flavonoïdes : la glucosylvitexine, la glucosylorientine, et la vitexine. Selon cet auteur, la farine de grain de mil peut changer de couleur selon le pH en raison de la présence de ces composés phénoliques (Reichert, 1979). Or, la couleur des grains est aussi un critère de reconnaissance des variétés. Dans nos données, seule la vitexine a été détectée, en quantité très faible, et seulement dans certaines variétés, mais pas chez les mils sauvages. L'ensemble de ces données attestent donc d'une forte variabilité pour les teneurs en flavonoïdes chez le mil, dont on pourrait imaginer qu'elle soit en partie liée à une variation de la couleur des grains.

La deuxième molécule non détectée chez le mil sauvage (elle est présente chez les mils adventices (soun) de notre étude), le 2-oxoglutarate, un acide organique qui joue un rôle essentiel dans la voie métabolique d'assimilation de l'ammonium (Hodges, 2002; Lancien *et al.*, 2002).

⁵² L'inhibition de cette enzyme entraîne un dysfonctionnement pouvant provoquer le goitre (augmentation anormale du volume de la glande thyroïde)

4-Du lien entre les composées biochimiques et les usages culinaires

Type précoce Vs type tardif

Au sein des groupes Zarma–Songhay et Hausa, le discours des agriculteurs met en exergue une différenciation pour les usages culinaires entre les mils de types précoces et les mils de types tardifs.

À notre connaissance, la seule étude qui a comparé les variétés précoces et les variétés tardives est celle d'Okoh *et al.* (1985). Ces auteurs ont comparé les teneurs en acides aminés de 7 variétés précoces et tardives (90 et 120 jours respectivement) du Nigeria évaluées sur un site expérimental à Samaru, au Nigeria. Ces auteurs montrent qu'en moyenne, les variétés tardives ont une plus forte teneur en protéines comparativement aux variétés précoces.

En ce qui concerne le protéome, nous observons une différence relativement forte (7 spots dans l'analyse 2D) permettant de distinguer les deux types de mil. La nature des protéines correspondant à ces spots n'est pas encore connue (en cours d'identification).

Sur le plan métabolomique, nous n'observons aucune différence significative entre ces deux types variétaux.

Kanuri vs l'ouest du Niger

Les résultats des chapitres précédents montrent que les mils des Kanuri sont très différents des mils cultivés à l'ouest du Niger.

Nos enquêtes de terrain rapportent ce qui avait déjà été observé par Luxereau (com. Pers.) relativement à l'utilisation de ces mils dans la fabrication d'un couscous spécifique du groupe ethnolinguistique Kanuri.

Les résultats de protéomique montrent que les mils des Kanuri diffèrent relativement peu des deux types de mils majoritairement cultivés chez les Hausas et les Zarma-Songhay. L'identification de ces protéines les différenciant est en cours.

Curieusement, malgré la différenciation observée sur la base du polymorphisme des marqueurs microsatellites et des données agro morphologiques, aucun métabolite ne diffère entre ces mils et les mils précoces de l'ouest du Niger même lorsqu'on affine l'analyse en les comparant avec les mils précoces d'une part et les mils tardifs d'autre part.

V-CONCLUSION

L'analyse métabolomique effectuée ici suggère fortement que la présence de champignons pourrait avoir influencé les résultats obtenus par les précédents auteurs concernant les compositions biochimiques des grains de mil de diverses variétés. Nous observons également la présence de métabolites qui n'avaient jamais été détectés chez les grains de mils dans les données obtenues antérieurement par d'autres auteurs.

Cependant dans notre analyse, nous avons travaillé sur des plantes à fécondation libre (non autofécondées) et n'avions que 3 répliques biologiques par échantillon. De plus nous n'avions qu'une seule population de mil sauvage qui ne faisait pas partie des essais agronomiques, et qui s'est donc développé dans des conditions environnementales différentes, ce qui limite les interprétations de nos résultats. Nos travaux, les premiers sur la métabolomique et la protéomique des grains de mil ouvrent cependant des pistes de recherches prometteuses d'une part sur les relations entre certains métabolites et l'adaptation exceptionnelle du mil dans les écosystèmes sahéliens et d'autre part sur la contribution à la valeur nutritive du mil, de microorganismes, en particulier des endophytes, associés aux grains de cette espèce. Enfin, ces travaux mettent en exergue la nécessité d'étudier les caractéristiques physiques et biochimiques des grains des variétés ayant des usages culinaires spécifiques afin de mieux sélectionner des variétés ayant des grains adaptés à certains types de transformations.

REFERENCES:

- Abdalla, a. a., El Tinay, a. H., Mohamed, B. E., & Abdalla, a. H. (1998). Proximate composition, starch, phytate and mineral contents of 10 pearl millet genotypes. *Food Chemistry*, 63(2), 243–246. doi:10.1016/S0308-8146(97)00228-8
- Adeola, O., & Orban, J. . (1995, January). Chemical composition and nutrient digestibility of pearl millet (*Pennisetum glaucum*) fed to growing pigs. *Journal of Cereal Science*. doi:10.1016/0733-5210(95)90048-9
- Adjanohoun, E., & Assi, L, A. (1979). Contribution au recensement des plantes médicinales de Côte d'Ivoire (Vol. 1). *Centre Nationale de Floristique.*, 1.
- Adjanohoun, E., & et Al. (1980). *Contribution aux études ethnobotaniques et floristiques au Niger*. (A. C. C. T. (A. de coopération culturelle et technique) Technique), Ed.). Paris.
- Agapito-Tenfen, S. Z., Guerra, M. P., Wikmark, O.-G., & Nodari, R. O. (2013). Comparative proteomic analysis of genetically modified maize grown under different agroecosystems conditions in Brazil. *Proteome Science*, 11(1), 46. doi:10.1186/1477-5956-11-46
- Akingbala, J. O. (1991). Effect of processing on flavonoids in millet (*Pennisetum americanum*) flour. *Cereal Chemistry*.
- Ali, M. a M., Tinay, A. H. El, Mohamed, I. a, & Babiker, E. E. (2009). Supplementation and Cooking of Pearl Millet: Changes in Protein Fractions and Sensory Quality. *World Journal of Dairy & Food Sciences*, 4(1), 41–45.
- Andrews, D. J., & Kumar, K. A. (1992). Pearl Millet for Food, Feed, and Forage. *Advances in Agronomy*, 48(C), 89–139. doi:10.1016/S0065-2113(08)60936-0
- Annegers, J. F. (1973). The protein-calorie ratio of West African diets and their relationship to protein calorie malnutrition. *Ecology of Food and Nutrition*, 2(3), 225–235. doi:10.1080/03670244.1973.9990340
- Belton, P. S., & Taylor, J. R. N. (2002). *Pseudocereals and Less Common Cereals*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-662-09544-7
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society*. doi:10.2307/2346101
- Black, R. E., Allen, L. H., Bhutta, Z. a., Caulfield, L. E., de Onis, M., Ezzati, M., ... Rivera, J. (2008). Maternal and child undernutrition: global and regional exposures and health consequences. *The Lancet*, 371(9608), 243–260. doi:10.1016/S0140-6736(07)61690-0
- Borghi, S. M., Carvalho, T. T., Staurengo-Ferrari, L., Hohmann, M. S. N., Pinge-Filho, P., Casagrande, R., & Verri, W. a. (2013). Vitexin inhibits inflammatory pain in mice by targeting TRPV1, oxidative stress, and cytokines. *Journal of Natural Products*, 76(6), 1141–1146. doi:10.1021/np400222v
- Bossard, E. (1996). *La médecine traditionnelle au centre et à l'ouest de l'Angola*. Lisbon:

Instituto de Investigacao Cientifica Tropical.

- Bouis, H. E., Hotz, C., McClafferty, B., Meenakshi, J. V., & Pfeiffer, W. H. (2011). Biofortification: A new tool to reduce micronutrient malnutrition. *Food and Nutrition Bulletin*, 32(1 SUPPL.), 31–40.
- Bouis, H. E., & Welch, R. M. (2010). Biofortification--A Sustainable Agricultural Strategy for Reducing Micronutrient Malnutrition in the Global South. *Crop Science*, 50(Supplement 1), S–20–S–32. doi:10.2135/cropsci2009.09.0531
- Bravo, L. (2009). Polyphenols: Chemistry, Dietary Sources, Metabolism, and Nutritional Significance. *Nutrition Reviews*, 56(11). doi:10.1111/j.1753-4887.1998.tb01670.x
- Brunken, J., De Wet, J. M. J., & Harlan, J. R. (1977). The Morphology and Domestication of Pearl Millet. *Economic Botany*, (June), 163–174.
- Buerkert, a., Haake, C., Ruckwied, M., & Marschner, H. (1998). Phosphorus application affects the nutritional quality of millet grain in the Sahel. *Field Crops Research*, 57(2), 223–235. doi:10.1016/S0378-4290(97)00136-6
- Chandna, M., & Matta, N. K. (1990). Characterization of pearl millet protein fractions. *Phytochemistry*, 29(11), 3395–3399. doi:10.1016/0031-9422(90)85245-B
- Chandrasekher, G., Raju, D. S., & Pattabiraman, T. N. (1981). Natural Plant Enzyme Inhibitors . a-Amylase Inhibitors in Millets, 9–16.
- Cherney, D. J., Patterson, J. A., & Johnson, K. D. (1990). Digestibility and feeding value of pearl millet as influenced by the brown-midrib, low-lignin trait. *Journal of Animal Science*, 68(12), 4345–4351.
- Clay, K., & Schardl, C. (2002). Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The American Naturalist*, 160 Suppl, S99–S127. doi:10.1086/342161
- Darmaun, D. (2008). Qu'est-ce qu'un acide aminé?? essentiel en 2008??? *Nutrition Clinique et Métabolisme*, 22(4), 142–150. doi:10.1016/j.nupar.2008.10.007
- Dussert, Y., Remigereau, M. S., Fontaine, M. C., Snirc, A., Lakis, G., Stoeckel, S., ... Robert, T. (2013). Polymorphism pattern at a miniature inverted-repeat transposable element locus downstream of the domestication gene Teosinte-branched1 in wild and domesticated pearl millet. *Molecular Ecology*, 22(2), 327–340. doi:10.1111/mec.12139
- Ejeta, G., Hassen, M. M., & Mertz, E. T. (1987). In vitro digestibility and amino acid composition of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) and other cereals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 84(17), 6016–6019.
- El Hag, M. E., El Tinay, A. H., & Yousif, N. E. (2002). Effect of fermentation and dehulling on starch, total polyphenols, phytic acid content and in vitro protein digestibility of pearl millet. *Food Chemistry*, 77(2), 193–196. doi:10.1016/S0308-8146(01)00336-3
- Elyas, S. H. A., El Tinay, A. H., Yousif, N. E., & Elsheikh, E. A. E. (2002). Effect of natural fermentation on nutritive value and in vitro protein digestibility of pearl millet. *Food Chemistry*, 78(1), 75–79. doi:10.1016/S0308-8146(01)00386-7

- Fiehn, O. (2006). Metabolite profiling in Arabidopsis. *Methods in Molecular Biology* (Clifton, N.J.), 323, 439–447. doi:10.1385/1-59745-003-0:439
- Fiehn, O., Wohlgemuth, G., Scholz, M., Kind, T., Lee, D. Y., Lu, Y., ... Nikolau, B. (2008). Quality control for plant metabolomics: Reporting MSI-compliant studies. *Plant Journal*, 53(4), 691–704. doi:10.1111/j.1365-313X.2007.03387.x
- Ford, K. L., Cassin, A., & Bacic, A. (2011). Quantitative Proteomic Analysis of Wheat Cultivars with Differing Drought Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 2(September), 1–11. doi:10.3389/fpls.2011.00044
- Gaitan, E. (1996). Flavonoids and the thyroid. *Nutrition*, 12(2), 127–129. doi:10.1016/S0899-9007(97)85052-7
- Govindaraj, M., Rai, K. N., Shanmugasundaram, P., Dwivedi, S. L., Sahrawat, K. L., Muthaiah, a. R., & Rao, a. S. (2013). Combining ability and heterosis for grain iron and zinc densities in pearl millet. *Crop Science*, 53(2), 507–517. doi:10.2135/cropsci2012.08.0477
- Gupta, S. K., Velu, G., Rai, K. N., & Sumalini, K. (2009). Assosiation of grain iron and zinc content with grain yield and other traits in pearl millet. *Crop Improvement*, 36 (2): 4–7.
- Hall, R. D. (2006). Plant metabolomics: From holistic hope, to hype, to hot topic. *New Phytologist*, 169(3), 453–468. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01632.x
- Harborne, J. B. (1988). *The Flavonoids*. (J. B. Harborne, Ed.)Zhurnal Eksperimental'noi i Teoreticheskoi Fiziki. Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4899-2913-6
- Harrigan, G. G., & Goodacre, R. (2003). *Metabolic Profiling: Its Role in Biomarker Discovery and Gene Function Analysis*. (G. G. Harrigan & R. Goodacre, Eds.). Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4615-0333-0
- Henry, R. J., & Kettlewel, P. S. (1996). *Cereal Grain Quality*. (R. J. Henry & P. S. Kettlewell, Eds.). Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-94-009-1513-8
- Hodges, M. (2002). Enzyme redundancy and the importance of 2-oxoglutarate in plant ammonium assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 905–916. doi:10.1104/pp.123.3.817
- Hoover, R., Swamidas, G., Kok, L. S., & Vasanthan, T. (1995). Composition and physicochemical properties of starch from pearl millet grains. *Food Chemistry*, 56(4), 355–367. doi:10.1016/0308-8146(95)00099-2
- Horning, E. C., & Horning, M. G. (1971). Metabolic profiles: gas-phase methods for analysis of metabolites. *Clinical Chemistry*, 17(8), 802–809.
- Hoseney, R. e, Andrews, D., & Clark, H. (1987). Sorghum and pearl millet. In *Nutritional quality of cereal grains*. Wisconsin, USA: American Society of Agronomy.
- Huang, M.-T., Ho, C.-T., & Lee, C. Y. (1992). *Phenolic Compounds in Food and Their Effects on Health II* (Vol. 507). Washington DC: American Chemical Society. doi:10.1021/bk-1992-0507
- Hulse, H. J., Laing, M. E., & Pearson, E. O. (1980). *Sorghum and the millets: their*

composition and nutritive value. (Academic P.).

- ICRISAT. (1987a). Biotechnology in Tropical Crop Improvement. In *Tropics, Semi-arid Workshop, International Biotechnology* (pp. 133–139).
- ICRISAT. (1987b). Proceedings of the International Pearl Millet Workshop 7-11.
- ICRISAT. (1987c). *Utilization of wild relatives of pearl millet. Proceedings of the international pearl millet workshop.*
- ICRISAT, & Common Fund for Commodities. (2003). Alternative uses of sorghum and pearl millet in Asia. In *Proceedings of the Expert Meeting* (p. 353). Patancheru, Andhra Pradesh, India.
- Jambunathan R., Singh U, & Subramanian V. (1981). Grain quality of sorghum, pearl millet, pigeonpea, and chickpea. In *Workshop on Interface between Agriculture, Nutrition, and Food Sciences*. Hyderabad, India.: ICRISAT/National institute of Nutrition.
- Jenkins, D. J., Axelsen, M., Kendall, C. W., Augustin, L. S., Vuksan, V., & Smith, U. (2000). Dietary fibre, lente carbohydrates and the insulin-resistant diseases. *The British Journal of Nutrition*, 83 Suppl 1, S157–S163. doi:10.1017/S0007114500001100
- Johns, T., & Eyzaguirre, P. B. (2007). Biofortification, biodiversity and diet: A search for complementary applications against poverty and malnutrition. *Food Policy*, 32(1), 1–24. doi:10.1016/j.foodpol.2006.03.014
- Joshi, B. N., Sainani, M. N., Bastawade, K. B., Gupta, V. S., & Ranjekar, P. K. (1998). Cysteine protease inhibitor from pearl millet: a new class of antifungal protein. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 246(2), 382–7. doi:10.1006/bbrc.1998.8625
- Kanatti, A., Rai, K. N., Radhika, K., Govindaraj, M., & Sahrawat, K. L. (2014). Grain iron and zinc density in pearl millet : combining ability , heterosis and association with grain yield and grain size, 3(1), 1–12. doi:10.1186/2193-1801-3-763
- Keith Clay. (2009). Fungal Endophytes of Grasses. *Ecology*, 21(1990), 275–297.
- Klose J. (1975). Protein mapping by combined isoelectric focusing and electrophoresis of mouse tissues. A novel approach to testing for induced point mutations in mammals. *Humangenetik*, 26(231–243).
- Koumare, F. (2008). Quelques données sur la conception et la pratique de la Médecine et Pharmacopée vétérinaires indigènes. *Documentation Du Sous-Réseau PRÉLUDE*.
- Krishnaveni, N., Dipika, B., Ramani, D. G., & Cibi, C. (2014). Cultivable Endophytic Mycobiont Piriformospora indica in Millet Growth Promotion. *International Journal of Science, Engineering and Technology Research (IJSETR)*, 3(7), 2033–2047.
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621. doi:10.1080/01621459.1952.10483441
- Lagudah, E. S., & Hanna, W. W. (1990). Patterns of variation for seed proteins in the Pennisetum gene pool. *Journal of Heredity*, 81, 25–29.

- Lancien, M., Gadal, P., & Hodges, M. (2002). Enzyme redundancy and the importance of 2-oxoglutarate in plant ammonium assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 905–916. doi:10.1104/pp.123.3.817
- Larbier, M., & Leclercq, B. (1992). *Nutrition et alimentation des volailles* (Quae.).
- Léder, I. (2004). SORGHUM AND MILLETS. *Cultivated Plants, Primarily as Food Sources*, in: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*.
- Lestienne, I. (2004). *Contribution à l'étude de la biodisponibilité du fer et du zinc dans le grain de mil et conditions d'amélioration dans les aliments de complément Plan Introduction bibliographique. Thèse de Doctorat*, Université de Montpellier II.
- Lestienne, I., Besançon, P., Caporiccio, B., Lullien-Pellerin, V., & Trèche, S. (2005). Iron and zinc in vitro availability in pearl millet flours (*Pennisetum glaucum*) with varying phytate, tannin, and fiber contents. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(8), 3240–3247. doi:10.1021/jf0480593
- Lestienne, I., Buisson, M., Lullien-Pellerin, V., Picq, C., & Trèche, S. (2007). Losses of nutrients and anti-nutritional factors during abrasive decortication of two pearl millet cultivars (*Pennisetum glaucum*). *Food Chemistry*, 100(4), 1316–1323. doi:10.1016/j.foodchem.2005.11.027
- Liebler, D. C., & Yates, J. R. (2002). *Introduction to proteomic*. *Journal of Islamic Law and Culture* (Vol. 52). Totowa, NJ: Humana Press Inc. Retrieved from <http://media.law.uark.edu/jilc/files/2014/12/JILC2014-INTRODUCTIONTOQIYAS.pdf>
- M., S., P., S., & A., J. J. (2014). A simple and rapid screening technique for grain carotene content in pearl millet through spectrophotometric method. *African Journal of Agricultural Research*, 9(5), 572–576. doi:10.5897/AJAR2013.8296
- Mallard, W. G., & Reed, J. (1997). Automated Mass Spectral Deconvolution & Identification System AMDIS — USER GUIDE. *Program*.
- Malleshi, N. G., Desikachar, H. S. R., & Tharanathan, R. N. (1986). Free sugars and non-starchy polysaccharides of finger millet (*Eleusine coracana*), pearl millet (*Pennisetum typhoideum*), foxtail millet (*Setaria italica*) and their malts. *Food Chemistry*, 20(4), 253–261. doi:10.1016/0308-8146(86)90095-6
- Marfo, E. K., Simpson, B. K., Idowu, J. S., & Oke, O. L. (1990). Effect of local food processing on phytate levels in cassava, cocoyam, yam, maize, sorghum, rice, cowpea, and soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 38(7), 1580–1585. doi:10.1021/jf00097a032
- Martin, A. J. P., & Synge, R. L. M. (1941). A new form of chromatogram employing two liquid phases. *Biochemical Journal*, 35(12), 1358–1368. doi:10.1042/bj0351358
- Mille-Lindblom, C., Von Wachenfeldt, E., & Tranvik, L. J. (2004). Ergosterol as a measure of living fungal biomass: Persistence in environmental samples after fungal death. *Journal of Microbiological Methods*, 59(2), 253–262. doi:10.1016/j.mimet.2004.07.010
- Morel, R., Lasnier, T., & Bourgeois, S. (1984). Les essais de fertilisation de longue durée de la station agronomique de Grignon. Paris-France: INRA, Paris.

- Morrison, W. R. (1977). Cereal lipids. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 36(2), 143–148. doi:10.1108/eb059005
- Nambiar, V. S., Dhaduk, J. J., Neha, S., Tosha, S., & Rujuta, D. (2011). Potential functional implications of pearl millet (*Pennisetum glaucum*) in health and disease. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 1(10), 62–67. Retrieved from http://japsonline.com/admin/php/uploads/299_pdf.pdf
- Nambiar, V. S., Sareen, N., Daniel, M., & Gallego, E. B. (2012). Flavonoids and phenolic acids from pearl millet (*Pennisetum glaucum*) based foods and their functional implications, 2(7), 251–264.
- National Academy of Sciences. (1996). *Lost Crops of Africa*. (National Academy of Sciences, Ed.) (Vol. I). Washington, D.C.
- Nayini, N. R., & Markakis, P. (1983). Effect of Fermentation Time on the Inositol Phosphates of Bread. *Journal of Food Science*, 48(1), 262–263. doi:10.1111/j.1365-2621.1983.tb14841.x
- O’Kennedy, M. M., Grootboom, A., & Shewry, P. R. (2006). Harnessing sorghum and millet biotechnology for food and health. *Journal of Cereal Science*, 44(3), 224–235. doi:10.1016/j.jcs.2006.08.001
- Okoh, P. N., Nwasike, C. C., & Ikediobi, C. O. (1985). Studies on seed protein of pearl millets. 1. Amino acid composition of protein fractions of early and late maturing varieties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 33(1), 55–57. doi:10.1021/jf00061a016
- Oliver, S. G., Winson, M. K., Kell, D. B., & Baganz, F. (1998). Systematic functional analysis of the yeast genome. *Trends in Biotechnology*, 16(9), 373–378. doi:10.1016/S0167-7799(98)01214-1
- Omoba, O. S., Dada, O. O., & Salawu, S. O. (2015). Antioxidant properties and consumer acceptability of pearl millet – tiger nut biscuits. *Nutrition & Food Science*, 45(6), 818–828. doi:10.1108/NFS-06-2015-0074
- Osagie, a. U., & Kates, M. (1984). Lipid composition of millet (*Pennisetum americanum*) seeds. *Lipids*, 19(12), 958–965. doi:10.1007/BF02534732
- Osborne, T. (1924). *The vegetable protein*. (L. Green, Ed.). New York.
- Osman, A. K. (1981). Bulrush millet (*pennisetum typhoides*) a contributory factor to the endemicity of goitre in Western Sudan. *Ecology of Food and Nutrition*, 11(2), 121–128. doi:10.1080/03670244.1981.9990666
- Ou, B., Huang, D., Hampsch-Woodill, M., Flanagan, J. A., & Deemer, E. K. (2002). Analysis of Antioxidant Activities of Common Vegetables Employing Oxygen Radical Absorbance Capacity (ORAC) and Ferric Reducing Antioxidant Power (FRAP) Assays: A Comparative Study. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50(11), 3122–3128. doi:10.1021/jf0116606
- Patrick H. O’Farrells. (1975). High Resolution of Proteins Electrophoresis. *The Journal of Biological Chemistry*, 250(10), 4007–4021.

- Pfyffer, G. E., & Rast, D. M. (1980). The polyol pattern of some fungi not hitherto investigated for sugar alcohols. *Experimental Mycology*, 4(2), 160–170. doi:10.1016/0147-5975(80)90019-5
- Puffet, H. (1985). Pharmacopée vétérinaire traditionnelle des éleveurs du Sud-Niger. *Tropicultura*, 3(1), 14–15.
- Raboy, V. (2001). Seeds for a better future: “Low phytate” grains help to overcome malnutrition and reduce pollution. *Trends in Plant Science*, 6(10), 458–462. doi:10.1016/S1360-1385(01)02104-5
- Rai, K. N., Yadav, O. P., Rajpurohit, B. S., Patil, H. T., Govindaraj, M., Khairwal, I. S., ... Pawar, V. Y. (2013). Breeding pearl millet cultivars for high iron density with zinc density as an associated trait, 11(December), 1–7.
- Rao, P. P., Bithal, P. S., Reddy, B. V. S., Rai, K. N., & Ramesh, S. (2006). Socioeconomics Diagnostics of Sorghum and Pearl Millet Grains-based Nutrition in India, 93–96.
- Ravishankar, D., Rajora, A. K., Greco, F., & Osborn, H. M. I. (2013). Flavonoids as prospective compounds for anti-cancer therapy. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 45(12), 2821–2831. doi:10.1016/j.biocel.2013.10.004Review
- Reichert, R. D. (1979). The pH-sensitive pigments in pearl millet. *Cereal Chem*, 4(56).
- Roda, A. (2010). Editorial: ABC presents nobel prize winners in chemistry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 396(5), 1615–1617. doi:10.1007/s00216-010-3450-0
- Rooney, L. (1978). Sorghum and pearl millet lipids. *Cereal Chem*. Retrieved from http://www.aaccnet.org/publications/cc/backissues/1978/documents/chem55_584.pdf
- Sathe, S. K., & Reddy, N. R. (2002). *Food phytates*. Boca Raton London New York Washington, D.C.: CRC Press LLC No.
- Satyavathi, C. T., Sankar, S. M., Singh, S. P., Bhowmick, P., Bhat, J., Singh, O., & Anuradha, N. (2015). Stability analysis of Grain Iron and Zinc content. *International Journal of Tropical Agriculture*, 33(2).
- Sawhney S. K, & Naik M. (1969). Amino acid composition of protein fractions of pearl millet and the effect of nitrogen fertilization on its proteins. *Indian J Genet Plant Breeding*, 29(3), 395–406.
- Saxenama, A., K, L. S., & K Bakhshi A. (1992). Proximate composition and fatty acid make-up of some improved varieties of pearl millet in Punjab. *Indian Journal of Nutrition and Dietetics*, 29(5), 177–180. *Punjab. J. of Nutr. Diet*, 29(5), 177–180.
- Schardl, C. L. (1996). EPICHLLOE SPECIES: fungal symbionts of grasses. *Annual Review of Phytopathology*, 34, 109–130. doi:10.1146/annurev.phyto.34.1.109
- Schardl, C. L., Leuchtmann, A., & Spiering, M. J. (2004). Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 315–340. doi:10.1146/annurev.arplant.55.031903.141735
- Scherling, C., Roscher, C., Giavalisco, P., Schulze, E. D., & Weckwerth, W. (2010). Metabolomics unravel contrasting effects of biodiversity on the performance of

- individual plant species. *PLoS ONE*, 5(9), 1–13. doi:10.1371/journal.pone.0012569
- Schulz, B., Boyle, C., Draeger, S., Römmert, A.-K., & Krohn, K. (2002). Endophytic fungi: a source of novel biologically active secondary metabolites. *Mycological Research*, 106(9), 996–1004. doi:10.1017/S0953756202006342
- Serna-Saldivar, S., Rooney, L. W. (1995). (1995). *Structure and Chemistry of sorghum and millets*. Dans: *Sorghum and millets: Chemistry and technology*. (D. D.A.V., Ed.).
- Serna-Saldivar, S. O., Clegg, C., & Rooney, L. W. (1994). Effects of Parboiling and Decortication on the Nutritional Value of Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) and Pearl Millet (*Pennisetum glaucum* L.). *Journal of Cereal Science*, 19(1), 83–89. doi:DOI: 10.1006/jcrs.1994.1011
- Serna-Saldivar, S., & Rooney, L. W. (1995). Structure and chemistry of sorghum and millets. In Dendy, D. A. V. ed. *Sorghum and Millets, Chemistry and Technology* (pp. 69–124). St Paul: American Association of Cereal Chemists.
- Sharma, a, & Kapoor, a C. (1996). Levels of antinutritional factors in pearl millet as affected by processing treatments and various types of fermentation. *Plant Foods for Human Nutrition (Dordrecht, Netherlands)*, 49(3), 241–52. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8865334>
- Shewry, P. R., & Casey, R. (1999). Seed Proteins. In *Seed Proteins* (p. 883p). Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-94-011-4431-5_1
- Simwemba, C. G., Hosney, R. C., Varriano-marston, E., & Zeleznak, K. (1984). CertainB Vitamin and phytic Acid contents of pearl millet ennisetm americanum (L) Leeke. *Journal of Agriculture , Food Chemetry*, 31–34.
- Singh P., Singh U., B., O. E., K., A. K., & Andrews. (1987). Nutritional evaluation of high protein genotypes of pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 38, 41–48.
- Soetan, K. O., Olaiya, C. O., & Oyewole, O. E. (2010). The importance of mineral elements for humans , domestic animals and plants : A review. *African Journal of Food Science*, 4(May), 200–222.
- Souci, S. W., Fachmann, W., & Kraut, H. (2000). Food composition and nutrition tables 6th edn.(eds) Deutsche Forschungsanstalt für Lebensmittelchemie, Garching b.
- Stanisz, E., & Beszterda, M. (2015). Can Ergosterol Be an Indicator of, 26(4), 705–712.
- Sullins, D., & Rooney L. W. (1977). Pericarp and endosperm structure of of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). In *Proceedings, Symposium on Sorghum and Millets for Human Foods”* (D. A. V. Dendy, ed.) (pp. pp. 79–89).
- Thompson, L. U., & Yoon, J. H. (1984). Starch Digestibility as Affected by Polyphenols and Phytic Acid. *Journal of Food Science*, 49(4), 1228–1229. doi:10.1111/j.1365-2621.1984.tb10443.x
- Trowell, H. (1976). Definition of dietary fiber and hypotheses that it is a protective factor in certain diseases. *American Journal of Clinical Nutrition*.

- U.V. Mani, Rabhu, B. M., Damle, S., & Mani, I. (1993). Glycaemic index of some commonly consumed foods in western India. *Asia Pacific J Clin Nutr*, (2), 111–114.
- V. Subramanian, Jambunathan, R., & S. Suryaprakash. (1981). Sugars of Pearl Millet [*Pennisetum*. *Journal of Food Science*, 46, 0–1.
- Vadez, V., Hash, T., Bidinger, F. R., & Kholova, J. (2012). II.1.5 Phenotyping pearl millet for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 3 OCT. doi:10.3389/fphys.2012.00386
- Velu, G., Rai, K. N., & Sahrawat, K. L. (2008). Variability for grain iron and zinc content in a diverse range of pearl millet populations. *Crop Improvement*, 35(2), 186–191.
- Welch, R. M., & Graham, R. D. (2004). Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 353–364. doi:10.1093/jxb/erh064
- Wilkins MR, Pasquali C, Appel RD, Ou K, Golaz O, Sanchez JC, Yan JX, Gooley AA, Hughes G, HumpherySmith I, Williams KL, H. D. (1996). From Proteins to Proteomes : Large Scale Protein Identification by Two-Dimensional Electrophoresis and Amino Acid Analysis. *Biotechnology*, 14, 61–65.
- Wilson, J. P. (1993). Fungal and Mycotoxin Contamination of Pearl Millet Grain in Response to Environmental Conditions in Georgia. *Plant Disease*. doi:10.1094/PD-77-0121
- Wolfram Weckwerth and Günter Kahl. (2013). *The Handbook of Plant Metabolomics*. Singapore: Willey-Blackwell.
- Wrigley, C., Harold, C., Seetharaman, K., & Faubion, J. (2016). *ENCYCLOPEDIA OF FOOD GRAINS*. (C. Wrigley, C. Harold, K. Seetharaman, & J. Faubion, Eds.) (VOLUME 1.). Academic Press is an imprint of Elsevier.
- Yu, L. L., Tsao, R., & Shahidi, F. (2012). *Cereals and Pulses: Nutraceutical Properties and Health Benefits*. *Cereals and Pulses: Nutraceutical Properties and Health Benefits*. doi:10.1002/9781118229415
- Zeleznek, K., & Varriano-Marston, E. (1982). (1982). Pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) and grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) ultrastructure. *American Journal of Botany*, 69(8), 1306–1313.
- Zida Pawinde, E., Paco, S., Vibeke, L., Philippe, S., Irene, S., & Adama, N. (2008). Importance of Seed-Borne Fungi of Sorghum and Pearl Millet in Burkina Faso and Their Control Using Plant Extracts. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 11(3), 321–331. doi:10.3923/pjbs.2008.321.331

DICUSSION GENERALE

ET

PERSPECTIVES

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Nous avons montré dans le présent manuscrit que des facteurs socioculturels et historiques combinés à des flux de gènes et à de possibles processus d'adaptation locale (qui seraient responsables des fortes interactions GxE identifiées) s'entremêlent pour façonner la diversité moléculaire et phénotypique des types nommés de mil.

Cette discussion générale a pour objectif d'approfondir quelques-unes des pistes d'interprétation de nos résultats, qui ont été abordés dans les trois chapitres de la thèse. Elle sera articulée autour de 3 points.

Dans la première partie nous discuterons des relations entre les aires socio-culturelles qui composent le bassin du lac Tchad et l'organisation dans cet espace géographique de la variabilité génétique du mil. Ensuite nous aborderons les processus d'adaptation locale qui pourraient affecter la circulation des semences dans cette région. Enfin, nous discuterons de la diversité biochimique des grains de mil chez les variétés locales de la région et de son évolution lors de la domestication.

1-Organisation géographique de la variabilité génétique du mil et diversité ethnolinguistique

L'analyse de la diversité génétique du mil à une échelle intermédiaire (entre l'échelle locale et continentale) à partir de marqueurs moléculaires montre l'existence d'une structure génétique qui coïncide bien avec la distribution géographique des groupes ethnolinguistiques à l'ouest du lac Tchad. Il est particulièrement frappant que cette relation est mise en évidence pour une espèce très allogame comme le mil, alors que des études antérieures ont révélé un patron totalement différent, dans la même zone géographique, pour une espèce au contraire très autogame, le pois de terre (Robert *et al.*, 2015 ; cf. annexe 8). Chez cette espèce, les différents groupes génétiques identifiés se retrouvent, chacun, sur toute la zone d'étude, ne montrant ainsi aucun patron génétique organisé selon des facteurs géographiques.

Le pois de terre est cultivé très généralement par des femmes, sur de toutes petites surfaces, à quelques exceptions près comme chez les Sara au sud du Tchad, et ne possède pas, loin s'en faut, la valeur culturelle associée au mil. Ainsi chez le pois de terre, les échanges de graines entre groupes ethno-linguistiques auraient lieu beaucoup plus fréquemment que chez le mil,

sans doute aussi en raison d'effectifs beaucoup plus faibles des populations cultivées au niveau de chaque agricultrice et donc de pénuries en graines plus fréquentes (Cf. annexe 8).

La relation, révélée chez le mil, entre patrons de diversité génétique et organisation socio-culturelle des agriculteurs n'a pas été prise en compte par les programmes de recherche qui ont cherché, depuis plusieurs décennies, à sélectionner et diffuser largement des variétés améliorées à cycle court afin de trouver des solutions à la réduction de la pluviométrie. Cependant, ces variétés n'ont été que peu adoptées par les agriculteurs (cf. intro générale).

En réalité, même lorsque les agriculteurs adoptent des variétés apportées surtout par les ONG lors des crises alimentaires, ces variétés ne sont cultivées que pendant une à quelques générations (cf. Robert *et al.*, 2005 pour la région Zarma-Songhay au sud-ouest Niger). Cela limite fortement leur contribution à long terme à la diversité génétique des variétés locales, d'autant plus que la prépondérance de ces dernières en termes de surface cultivée conduit à la dilution du patrimoine génétique des variétés exogènes via les flux de pollen. J'ai confirmé, lors de ma campagne d'échantillonnage sur le terrain en 2012-2013, dans toute la bande sud du Niger, que les agriculteurs, dans la totalité des villages que j'ai visités, cultivaient toujours leurs variétés locales y compris les variétés tardives, une tendance forte déjà notée par Bezançon *et al.* (2009) sur l'ensemble du sud Niger pour la période 1976-2003.

A l'ouest du lac Tchad, nous constatons que les populations de mils cultivées par les Zarma-Songhay et les Kanuri sont bien différenciées entre elles d'une part et d'avec celles cultivées par les Hausa d'autre part.

Les populations de mils cultivés par les Hausa montrent un patron de différenciation nord-sud mis en évidence par l'analyse bayésienne de la structure génétique des populations de part et d'autre de la frontière entre le Niger et le Nigéria. Il est tentant de rapprocher ce résultat des bouleversements sociaux qui ont touché cette région, déjà hétérogène de par l'histoire de son peuplement, lors de la constitution de l'empire Peuhl d'Ousmane Dan Fodio au 19^{ème} siècle.

Après la chute de Birnin Lallé capitale du Gobir⁵³, la mainmise de Dan Fodio sur les états Hausa correspondant aujourd'hui au nord Nigéria, provoqua une déstructuration de la société composée essentiellement d'agriculteurs. Ceux qui refusaient de se soumettre ont dû migrer, surtout vers le nord. C'est ainsi que les dignitaires de l'état du Gobir et du Katsina migrèrent vers le nord à Radi (non loin du Maradi actuel, au sud Niger) pour y installer les bases de leur résistance. Cette confrontation a très vraisemblablement eu des répercussions négatives sur les échanges commerciaux entre les zones rivales. On peut facilement imaginer que la circulation

⁵³Le Gobir fait partie des 7 états hausa dit légitime (Biram, Daoura, Kano, Gobir, Katsena, Rano et Zaria).

des semences du mil a également été sérieusement entravée par cette situation. La structuration génétique nord/sud des mils des Hausa, observée aujourd'hui, pourrait-elle trouver son origine dans ce processus historique récent, sans que l'on puisse gommer totalement l'influence de la frontière actuelle sur les échanges ?

Par ailleurs, l'empire Peuhl naissant, d'obédience musulmane, eut à cette époque l'opportunité de développer les échanges avec l'empire du Kanem-Bornou voisin, qui partageait les mêmes orientations confessionnelles. Ne pourrait-on pas trouver là une explication plausible aux introgressions génétiques réciproques observées entre les mils du nord Nigéria et les mils des Kanuri ? Bien entendu, cette hypothèse n'est malheureusement pas démontrable, d'autres contingences, plus locales et plus ou moins récentes, telles que la construction des grands axes routiers, mais aussi les grands sécheresses itératives des dernières décennies, ayant pu contribuer peu ou prou à la circulation des semences et donc aux admixtions observées entre populations de mil.

L'histoire démographique et des diffusions des populations de mil à travers le Sahel qui ont succédé à (aux) l'évènement(s) de domestication initial pourraient bien entendu être invoquées. Reste néanmoins qu'il serait difficile d'expliquer alors la coïncidence entre la délimitation spatiale des groupes génétiques et les aires de distributions des grandes entités politiques et socio-culturelles Zarma-Songhay, Hausa et Kanuri qui se sont constituées au cours du dernier millénaire, sachant que le mil est cultivé dans cette aire géographique depuis beaucoup plus longtemps que la constitution de ces entités (Klee *et al.*, 2004).

Un autre argument qui peut également être mis en avant pour dénier à l'histoire ancienne de la domestication un pouvoir explicatif majeur à la structure génétique des populations de mil que nous observons aujourd'hui dans cette région peut être trouvé dans la grande difficulté à reconstruire l'histoire de la domestication de cette espèce sur la base de données génétiques à l'échelle continentale (Clotault *et al.*, 2012; Dussert *et al.*, 2015). Les flux de gènes post-domestication entre populations de mils sauvages et domestiques suite à leur diffusion à travers le Sahel, ont vraisemblablement brouillé les signaux «génétiques de l'histoire ancienne du mil. Je suis donc convaincu que la structure génétique des populations de mil, vraisemblablement à travers tout le sahel, est liée à des processus historiques et démographiques bien plus récents, comme en témoigne aussi la variation des niveaux de différenciation entre populations des mêmes variétés précoces et tardives échantillonnées dans les villages situés les plus au nord et dans ceux situés les plus au sud.

Cependant, nous n'avons pas dans notre analyse des populations de mil de l'état du Bornou situé au nord-est du Nigeria actuel, peuplé de Kanuri Hausaphones. Il serait donc nécessaire

de compléter ces analyses en incluant des populations de mils issus de cette région qui est sans doute une des clefs pour mieux comprendre la structure génétique des populations de mil du bassin du lac Tchad d'autant plus que cette région constitue une zone de mixité entre les populations Kanuri et les populations Hausa.

Dans la région de mixité entre les Zarma-Songhay et les Hausa, on observe des assignations très hétérogènes pour chaque population dans les groupes génétiques représentatifs des aires Zarma-Songhay et des aires Hausa. Cette hétérogénéité peut s'interpréter comme étant le résultat d'introgessions génétiques réciproques entre les populations de mil des Hausa et des Zarma-songhay. En effet les peuples dans cette région ont une organisation patrilocalisée et c'est donc essentiellement les femmes qui déménagent lors des mariages. De plus les semences sont transmises principalement de pères en fils. Notre hypothèse serait donc que les introgessions que nous observons dans ces zones de mixité seraient essentiellement dues aux flux de gènes via le pollen entre variétés cultivées par les différents groupes ethnolinguistiques. Si notre hypothèse est juste, la distribution des marqueurs cytoplasmiques (chloroplastiques et mitochondriaux) devraient montrer une différenciation pour ces marqueurs des mils cultivés par les uns et les autres.

Par ailleurs bien que les préférences culturelles des différents groupes ethnolinguistiques soient fortement exprimées à travers leurs langues et leurs préférences pour les variétés locales, on peut s'interroger sur l'évolution de ces préférences dans un contexte de déclin des cultes agraires, de la forte explosion démographique ainsi que de la nécessité pour les agriculteurs de s'adapter à la baisse de la pluviométrie.

Si globalement, la différenciation entre les pools génétiques de mils cultivés par différents groupes ethnolinguistiques est encore aujourd'hui conservée sous l'effet prépondérant des barrières sociales à l'ouest du lac, les patrons que nous observons à l'est sont différents.

Non seulement le rapport au mil des populations des deux côtés du lac est différent, mais aussi, les contextes et dynamiques sociales ne sont pas similaires.

En effet, les groupes humains vivant à l'est présentent des effectifs bien plus faibles et une imbrication de leur répartition spatiale beaucoup plus grande qu'à l'ouest. Leur organisation sociale est également différente, l'exogamie étant plus fréquente que chez les grands groupes vivants à l'ouest du lac. La forte exogamie combinée à la similitude de pratiques culturelles et dans certains cas, l'adoption d'une autre langue, rendent la notion de groupe ethnolinguistique beaucoup moins triviale de ce côté du lac. Par exemple, les populations de mil issues du village de Djongdong au nord Cameroun, ont été collectées chez les Massa. Cependant, ceux-

ci suivent les mêmes rituels que le groupe ethnique Toupouri, groupe duquel ils prétendent être issus par ascendance patrilinéaire. Il semblerait que les nombreuses alliances matrimoniales dues à une exogamie portant sur plusieurs générations aurait entraîné l'adoption par ces villageois de la langue Massa (Wencelius & Garine 2014). Pour que le lecteur puisse appréhender la complexité de l'organisation sociale en lien avec la circulation des semences, il nous semble important de décrire ce processus dans le groupe ethnolinguistique majoritairement représenté dans nos échantillonnages réalisés à l'est du lac Tchad. Il s'agit du groupe Massa chez lequel ce processus a été décrit par Wencelius & Garine (2014) dans le village de Nuldaina au nord Cameroun qui a également concerné nos recherches.

La société Massa a une organisation résidentielle patrilocalisée et c'est essentiellement les femmes qui se déplacent pour rejoindre leurs époux après les mariages, qui correspondent à une alliance entre deux familles voire deux villages.

L'interdiction par les règles sociales des mariages entre deux personnes appartenant au même patrilignage sur une profondeur pouvant atteindre 13 générations rend l'exogamie obligatoire. Dans ces conditions, la mobilité des femmes est forte, parfois sur de longues distances.

En ce qui concerne la diversité variétale du sorgho (la céréale la plus importante de la région), bien que les semences soient héritées de père en fils selon le discours des agriculteurs et bien qu'en cas de pénurie les agriculteurs s'en procurent au marché, curieusement, la distribution de la diversité variétale correspond assez bien aux réseaux d'alliances matrimoniales (Wencélius et Garine, 2014). En effet, lorsque la femme rend visite à ses parents pendant la campagne agricole pour leur prêter main forte, ils lui donnent en retour des grains de sorgho. De plus, en cas de pénurie il arrive fréquemment que les agriculteurs aient recours à l'aide de leurs beaux parents. Nous ne savons pas pour le moment si ce descriptif pourrait aussi s'appliquer aux semences de mil, tout au moins avec la même ampleur. Mais si tel est le cas, il est probable que l'homogénéité relative des types nommés de mil que nous observons à l'est du lac soit plus en relation avec les aires matrimoniales qu'avec la répartition spatiale des entités définies sur le plan ethnolinguistique d'autant plus que la pénurie en semences du mil est très fréquente puisqu'il n'est cultivé dans cette région que certaines années lorsque les pluies s'installent tardivement.

Cette hypothèse devra être vérifiée sur la base d'enquêtes anthropologiques approfondies qui permettront de mieux connaître la répartition spatiale des aires matrimoniales et d'un échantillonnage plus dense basé sur les données d'enquête.

2-Rôle des processus d'adaptation locale :

À l'ouest du lac, la structuration du polymorphisme neutre semble être globalement liée à la distribution géographique des groupes ethnolinguistiques. Pourtant, la caractérisation de 12 populations correspondant à 8 types nommés de mils du sud Niger montre une diversité phénologique et architecturale très fortement influencée par les interactions Génotype x Environnement. Nos résultats montrent également que la sensibilité à la photopériode d'un même type nommé varie selon qu'il soit originaire du nord aride ou du sud plus humide indépendamment du groupe ethnolinguistique d'appartenance.

Cette forte variabilité de la sensibilité à la photopériode concerne deux variétés tardives de notre essai. Dans les localités du Nord, plus fortement exposées à la variabilité des dates d'installation de la pluie, les variétés tardives présentent des caractéristiques phénologiques et architecturales similaires aux variétés précoces de la même localité tandis que dans les localités plus au sud et plus humides, les variétés tardives sont significativement plus sensibles à la photopériode que les variétés précoces de la même localité. Ces résultats confortent l'hypothèse émise par Lakis *et al.* (2012) à partir de l'analyse de la diversité phénologique et de la variabilité génétique de 4 couples de mil précoces et tardifs, d'un flux de gènes asymétrique privilégiant les introgressions des mils tardifs par les mils précoces.

Dans les localités les plus au nord, ce processus pourrait expliquer la forte similitude entre ces deux types de mil que nous observons (pour la phénologie, les marqueurs microsatellites, les protéines et les métabolites), et pourrait conduire à long terme à une homogénéisation de ces deux types variétaux via l'adaptation des populations initialement à cycle long à des conditions locales plus stringentes. De plus, les pressions de sélection des agriculteurs ne sont pas opérantes puisque les caractères cibles de sélection, dans le cas de nos essais expérimentaux au moins, ne sont pas corrélés à la phénologie.

Par ailleurs, nos données montrent une convergence phénotypique des critères d'identification des mils précoces et des mils tardifs exclusivement dans les localités du nord, ce qui pourrait sans doute entraîner des confusions lors de la sélection des semences ou lorsque l'agriculteur achète des semences en bottes sur le marché.

Ces résultats suggèrent qu'une réorganisation de la diversité moléculaire (au niveau des marqueurs moléculaires et des caractéristiques biochimiques des grains), mais aussi une érosion de la diversité phénologique (tout au moins pour la durée du cycle) des couples de variétés pourraient être en cours dans les régions de la limite nord des aires agricoles du Niger où les dates d'installation des saisons des pluies sont très variables. Cependant ces travaux

nécessitent des recherches plus poussées, notamment en densifiant l'échantillonnage dans les groupes ethnolinguistiques.

3-Valeur nutritive des grains de mil

Cette analyse motivée par le recueil sur le terrain des discours des agriculteurs appartenant aux différents groupes ethnolinguistiques relativement aux usages et appréciations différenciés sur le plan culinaire des différents types nommés, et en particulier des types précoces et tardifs montrent que parmi les 172 spots protéiques détectés, seules 7 protéines permettent de distinguer les variétés photopériodiques des variétés précoces non photopériodiques. Parmi les 274 métabolites détectés, 12 seulement diffèrent significativement entre ces deux catégories de mil pour leur teneur dans le grain.

Ces analyses ont montré la présence de certains métabolites qui n'ont jamais été rapportés chez le mil. Cependant, la présence avérée de champignons limite nos interprétations.

Par ailleurs, notre démarche statistique visant à éliminer de nos analyses les métabolites des champignons est critiquable, bien qu'elle soit la démarche qui nous semblait la plus adaptée à nos données. Pour espérer travailler sur des échantillons exempts de « contaminations » liées à la présence de champignons, nous avons utilisé une analyse de régression.

En prenant en compte le tréhalose comme indicateur de la présence de champignons pour ajuster notre régression, nous avons peut-être éliminé de nos analyses comparatives entre variétés des métabolites propres au mil. Cependant, j'ai trouvé des quantités très importantes de tréhalose dans les grains de mil de toutes les variétés analysées. Ce résultat m'interroge sur la possibilité que le tréhalose soit, indépendamment de la présence de champignons, un élément abondant chez le mil, d'autant plus que cet élément jouerait un rôle essentiel dans la capacité qu'auraient certaines plantes, tel que le riz, à résister à une longue période de dessiccation (Grennan 2007).

Nos interprétations doivent donc être considérées avec prudence, et ces analyses métabolomiques qui constituent les premières analyses de ce type sur le grain de mil, doivent être approfondies. En particulier il serait très utile de faire la lumière sur la présence d'endophytes non pathogènes à transmission verticale chez le mil.

Comme nous l'avons vu dans le chapitre III, certains endophytes ont co-évolué avec les céréales et ont contribué à leurs adaptations aux conditions de l'agrosystème. La plupart des études des champignons endophytes identifiés à ce jour chez le mil sont des champignons

pathogènes. Très peu d'études se sont intéressées aux champignons endophytes non pathogènes à transmission verticale alors même qu'il est possible que ce type de champignons soit impliqué dans l'adaptation du mil aux conditions arides. De plus, ils pourraient participer à accroître la valeur nutritive ou les qualités gustatives des préparations culinaires à base de mil.

Des typages moléculaires sur des cultures axéniques à partir de grains de mils issus d'autofécondation devraient permettre de confirmer ou d'infirmer notre hypothèse. En particulier, l'analyse des marqueurs ITS (« Internal transcribed spacer ») pourrait permettre l'identification des espèces présentes.

REFERENCES

- Bezançon, G. *et al.*, 2009. Changes in the diversity and geographic distribution of cultivated millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) and sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) varieties in Niger between 1976 and 2003. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56(2), pp.223–236.
- Clotault, J. *et al.*, 2012. Evolutionary history of pearl millet (*pennisetum glaucum* [L.] r. br.) and selection on flowering genes since its domestication. *Molecular Biology and Evolution*, 29(4), pp.1199–1212.
- Dussert, Y., Snirc, A. & Robert, T., 2015. Inference of domestication history and differentiation between early- and late-flowering varieties in pearl millet. *Molecular Ecology*, (24), pp.1387–1402. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/mec.13119>.
- Grennan, A.K., 2007. The Role of Trehalose Biosynthesis in Plants. *PLANT PHYSIOLOGY*, 144(1), pp.3–5. Available at: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.104.900223>.
- Klee, M., Zach, B. & Stika, H.-P., 2004. Four thousand years of plant exploitation in the Lake Chad Basin (Nigeria), part III: plant impressions in potsherds from the Final Stone Age Gajiganna Culture*. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(2), pp.131–142.
- Lakis, G. *et al.*, 2012. Evolutionary dynamics of cycle length in pearl millet: the role of farmer's practices and gene flow. *Genetica*, 139(11-12), pp.1367–1380. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s10709-012-9633-1>.
- Robert, T. *et al.*, 2005. Gestion des semences et dynamiques des introgressions entre variétés cultivées et entre formes domestiques et spontanées des mils (*Pennisetum glaucum* spp. *glaucum*) au Sud-Niger. In *Colloque National du BRG: Un Dialogue pour la Diversité Génétique*. Lyon.
- Wencelius, J. & Garine, É., 2014. Dans les sillons de l'alliance. Ethnographie de la circulation des semences de sorgho dans l'Extrême-Nord du Cameroun. *Les Cahiers d'Outre-Mer*, 67(265), pp.93–116. Available at: <http://com.revues.org/7082>.

ANNEXES

SOMMAIRE

ANNEXE 1 : Protocole d'échantillonnage.....	298
ANNEXE 2 : Fiches d'enquêtes	302
ANNEXE 3 : Dispositif et protocole expérimental des essais expérimentaux pour la quantification de la diversité agro-morphologique.....	309
ANNEXE 4 : Moyennes et écart-types des données collectées à Tahoua.....	315
ANNEXE 5 : Moyennes, écarts types (sd)et nombre d'individus (n) mesurés par site, variété et date de semis pour chaque caractère.....	321
ANNEXE 6 : Analyses en Composantes Principales (ACP) sur tous les caractères par site expérimental et par date de semis.....	334
ANNEXE 7 : Box-plots pour tous les caractères pour les sites expérimentaux de Maradi et de Gaya	348
ANNEXE 8 : Article.....	361

ANNEXE 1 : Protocole d'échantillonnage

a) Dans chaque village :

A l'arrivée, prendre contact avec le chef de village et organiser une petite réunion au cours de laquelle il faudrait expliquer les objectifs du travail

Demander à être mis en contact avec un Agriculteur qui serait enquêter par la suite et qui fournirait des échantillons : remplir la fiche d'enquête,

Sur chaque fiche et chaque sac de collecte doit figurer le nom du village, le nom de l'agriculteur enquêté et le nom de la variété échantillonnée et les coordonnées GPS,

-L'accent sera surtout mis sur les couples de mils tardifs/précoces; par contre en fonction des localités certaines variétés doivent également être échantillonnées (cf. les villages échantillonnés)

b) Procédure de collecte des échantillons

- prélever sur 15 épis pris au hasard dans le grenier 1 fragment de 20 cm environ sur chaque épis (prélever la partie apicale qui devrait être plus allogame) ; chaque fragment serait divisé en deux ; un petit bout de 15 cm environ qui servirait aux analyses en laboratoire (Fev) et l'autre bout servirait à l'étude en condition expérimentale (Juin) ;

On aurait donc 4 sacs contenant chacun 15 fragments dont deux contenant les deux fragments de tardif (pour labo et pour expérimentation) et deux contenant les deux fragments de précoces (et la même chose pour les autres variétés),

-faire la même chose pour le mil tardif, précoce et les autres variétés qui seront collectées,

b) Village à échantillonner :

- A l'ouest du Niger (du Haini kiraye et du somno seront collecté dans tous les villages, et également du Guerguera, foulagna, bazawmé, mbounga, banda biya en fonction de leurs présences,

Dans la région de Tillaberry

1-village de Wanzerbé

2-village de Bandio

3-Bangaré

4-Beygorou Tondo

5-village de Taka

6-village de Tamou,

7-village de Mangaïzé

Revenir à Niamey et Stocker (de manière surtout à éviter les ravageurs) toute la collecte,

Région de Dosso :

8- village de Tenda

9- village du Benin (De tenda passer à Malanville et acheter au marché du mil en vrac au près surtout des femmes en enquêtant sur la provenance des grains et en notant au moins le nom du village de provenance),

10-village de Bengou

11-Boudji Kali

12-Mokassa

13-Marché de mallamville

14-Koira Tegui2

15-village de Lido

16-village de Bagagi (Voir Contact de Anne)

Revenir à Niamey et stocker

Ordonner les fiches d'enquêtes et les notes en Provenance de l'Est du Niger et séparer les lots du labo et ceux des parcelles expérimentales; saisir toute les données (notes ; fiches d'enquetes),

Dans la région de Tahoua

17-Akoukou

18-Kafou

19-Moujia

Dans la région de Maradi :

20-Mayjirgui ;

21-Garin kiabey

Région de Diffa

22-village de N'Garoua ;

23-village du Nigeria (si possible de N'garoua passer dans un village du coté du Nigéria ou obtenir des graines en vrac par le biais d'un villageois qui s'y rend, Maidugouri),

24- un village dans les alentours de Nguigmi,

25- un village Boudoum

26-Kabalewa

Remonter à Niamey tous ordonner et tous saisir, /,

ANNEXE 2 : Fiches d'enquêtes

(si possible l'établir en questionnant le chef de village en compagnie de quelques agriculteurs, un soir, Si c'est impossible, se contenter de la fiche accompagnant les échantillons)

1 Types de sols dans le village

Nom	localisation	caractéristiques	contraintes	Adapté à quoi
Ex : jigawa, tudu, ...	Ex : Dans la vallée, autour du village, sur le plateau, sur la pente, ...	Ex : Sableux rouge ou blanc, lourd, pierreux, épuisé ...	Ex : Demande beaucoup de fumier, s'engorge facilement	Ex : Mils tardifs, mils précoces, sorghos

2, Variétés de mils cultivées au village

Nom	importance	ancienneté	provenance	cycle	sol adapté	rendement	qualités	contraintes
1 ^{ère} variété	Le + important Moyen Peu Très peu Par les femmes seules, pas du tout par les femmes	De toujours 1 génération Date précise (Sécheresse / évènement politique ou personnel comme son mariage ou autre) ...,	Locale Autre pays Marché précis Agriculture Projet ...	Noter du semis à la coupe en tumu et en sec et si possible du semis à la floraison ...	Sableux très fumé, sableux pauvre Sol lourd Bien arrosé	Excellent Moyen Faible ...	Culinaires Agronomiques De conservation ...,	Calendrier fixe, obligation de bien fumer, attaques du striga, ...
Variétés suivantes								

Est-ce qu'ils ont abandonné des variétés, lesquelles et pour quelles raisons (et si possible quand) ?

Est-ce qu'on pourrait les retrouver dans la région et alors où ?

Quels sont les marchés les plus fréquentés pour acheter des semences en cas de besoin ?

FICHE concernant les variétés échantillonnées et à mettre avec les échantillons, Reprendre les variétés en fonction du calendrier du cultivateur ; la première semée puis les autres,

NOM : ex zango (si c'est pas cette variété qu'il commence)

Semis seul ou en mélange	
importance	Le + important, moyen, peu, très peu Cultivé par ses femmes ou pas du tout
ancienneté	De toujours, depuis son père, depuis une date précise (en référence à une sécheresse, à son âge (par exemple pas encore marié) ou un évènement politique (par exemple l'arrivée de Ali Shaebu ...)
provenance	Locale, un autre pays (ex burkina), un marché précis, l'agriculture, un projet
cycle	Noter du semis à la coupe en tumu et en sec et si possible du semis à la floraison
Lieu de semis	Près du village, loin ...
sol adapté	Sableux très fumé, sableux pauvre, sol lourd (type geza), bien arrosé
rendement	Excellent, moyen, faible
qualités	Qualités culinaires (bon goût ou facile à piler ...), qualités agronomiques, de conservation ...
contraintes	Obligation de respecter un calendrier, de fumer beaucoup, attaques de striga ...
Autres remarques	

NOM : 2ème variété

Semis seul ou en mélange	
importance	
ancienneté	
provenance	
cycle	
Lieu de semis	
sol adapté	
rendement	
qualités	
contraintes	
Autres remarques	

Demander aussi à l'agriculteur

- Quelles sont les meilleurs variétés et pour quelles raisons
- Lui est-il arrivé de perdre ses semences, en quelle année et comment a-t-il fait pour les retrouver
- A-t-il abandonné des variétés, lesquelles et pour quelles raisons
- A-t-il réduit la place de certaines variétés et pour quelles raisons
- A-t-il augmenté la place de certaines variétés et pour quelles raisons

Si l'échantillonnage est effectué sur un marché :

- Le faire auprès de petits vendeurs (par exemple des femmes et non de grossistes)
- Bien demander le nom du village d'origine du vendeur
- Et s'il s'agit de sa propre récolte

ANNEXE 3 : Dispositif et protocole expérimental des essais expérimentaux pour la quantification de la diversité agro- morphologique

Village	Producteur	Nom locale	Cycle Selon l'agriculteur	Sigle retenu	N° Entrée
Bagagi	Bagaji Gamba	Guéro	hatif	P1	01
	Kadawre Sami	Maiwa	semi-tardif	T1	03
Kalfou	Malam Yahaya	Wuyan Bajini	hatif	P6	09
Lido	Saley Gogé	Guéro	hatif	P3	07
	Boubakar Ladan	Maiwa	semi-tardif	T3	06
Moujia	Salah Sayadi	Guerguera	hatif	P5	05
Tanda	Saidou Hassan	Haini kiré	hatif	P2	11
	Saidou Hassan	Somno	semi-tardif	T2	04
Wanzerbé	Chef de village Wanzerbé 2	Haini kiré	hatif	P4	12
	Chef de village Wanzerbé 2	Somno	semi-tardif	T4	08
Boudoum	Djibril Sahha	Moro	hatif	P8	02
	Djibril Sahha	Boudouma	hatif	P7	10

Protocole

Matériel végétal :

- Douze (12) variétés populations locales,

Dispositif expérimental

- Blocs complets aléatoires avec trois (3) Répétitions
- Deux dates de semis (à l'intervalle de 14 jours environ) par localité ;
- Dans trois (3) localités (Stations INRAN de Bengou, de Tahoua et de Maradi)

Semis

- Quatre (4) lignes de 6,40 mètres par entrée (ou variété)
- Écartement au semis : 0,80m entre les lignes et entre les poquets (sur la ligne)
- Des allées de 1,50 mètres entre les répétitions et de 2 mètres entre les dates de semis

Observations à effectuer par parcelle utile

- Dates de semis
- Dates d'épiaison tige principale
- Date de floraison tige principale
- Date d'épiaison dernière talle
- Nombre de talles productives
- Poids épis par poquet
- Poids de grains par parcelle

Prélèvements à effectuer (sur la répétition la plus homogène)

- **A l'épiaison**, des fragments de feuilles (1 à 2 g) à prélever sur 300 plantes par date de semis et dans chacune des localités (plantes parentales impliquées dans les croisements comprises), Ils seront immédiatement introduits dans du *silicagel* pour conservation,

- Un échantillon de 500 grammes de grains sera prélevé sur chaque entrée de la répétition la plus homogène au niveau de chaque date de semis, dans les trois localités ;

LOCALITE 1: BENGOU

N,B : 1101 (1= site I ; 1 =Rép, I et 01 = entrée n° 01)

1^{ère} date de semis

													R I	
→	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	↻	R II
↺	1206	1208	1212	1201	1202	1209	1204	1211	1205	1207	1203	1210	←	R III
→	1312	1304	1308	1305	1311	1310	1303	1306	1309	1302	1301	1307		

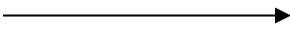
2^{ème} date de semis

→

														R I
→	1105	1111	1106	1114	1110	1112	1109	1102	1101	1107	1103	1108	↷	R II
↶	1202	1203	1208	1212	1201	1206	1211	1209	1207	1210	1205	1204	←	R III
→	1311	1305	1310	1302	1304	1303	1307	1306	1312	1308	1301	1309		

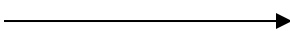
LOCALITE 2: MARADI

1^{ère} date de semis



→	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	↘	R I
↙	1206	1208	1212	1201	1202	1209	1204	1211	1205	1207	1203	1210	←	R II
→	1312	1304	1308	1305	1311	1310	1303	1306	1309	1302	1301	1307		R III

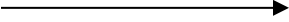
2^{ème} date de semis



→	1105	1111	1106	1114	1110	1112	1109	1102	1101	1107	1103	1108	↘	R I
↙	1202	1203	1208	1212	1201	1206	1211	1209	1207	1210	1205	1204	←	R II
→	1311	1305	1310	1302	1304	1303	1307	1306	1312	1308	1301	1309		R III

LOCALITE 3 : TAHOUA

1^{ère} date de semis



1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	R I
1206	1208	1212	1201	1202	1209	1204	1211	1205	1207	1203	1210	R II
1312	1304	1308	1305	1311	1310	1303	1306	1309	1302	1301	1307	R III

2^{ème} date de semis



1105	1111	1106	1114	1110	1112	1109	1102	1101	1107	1103	1108	R I
1202	1203	1208	1212	1201	1206	1211	1209	1207	1210	1205	1204	R II
1311	1305	1310	1302	1304	1303	1307	1306	1312	1308	1301	1309	R III

ANNEXE 4: Moyennes et écart-types des données collectées à Tahoua

Nombre de talles primaire au 50 e jour après semis					Nombre de talles primaire au 44 e jour après semis			
Population	Date de semis	Moyenne	Ecart-type	n	Date de semis	Moyenne	Ecart-type	n
P1	D1	6,81	2,653	42	D2	3,462	2,393	39
T1	D1	6,842	2,871	38	D2	3,65	1,688	40
P2	D1	4,61	2,923	41	D2	2,564	1,41	39
T2	D1	8,075	3,354	40	D2	4,5	2,462	42
P3	D1	6,55	3,178	40	D2	2,389	2,233	36
T3	D1	7,622	4,329	37	D2	3,8	3,09	40
P4	D1	7,738	4,591	42	D2	2,927	1,836	41
T4	D1	7,854	2,912	41	D2	3,143	1,389	42
P5	D1	6,1	2,781	40	D2	3,61	2,428	41
P6	D1	6,341	3,199	41	D2	4,452	3,697	42
P7	D1	4,051	2,449	39	D2	2,405	1,251	42
P8	D1	5,854	2,86	41	D2	2,341	1,712	41

Epiaison de la tige principale (EPTP) (première date de semis)				Floraison de la tige principale (première date de semis)		
Population	Moyenne	Ecart-type	n	Moyenne	Ecart-type	n
P1	62,071	5,061	14	66,714	3,407	14
T1	60,2	2,683	5	67	3,703	8
P2	-	-	-	-	-	-
T2	66,118	6,082	17	70	4,14	8
P3	59,333	4,926	6	62,286	7,181	7
T3	63,462	5,109	13	67,571	5,503	7
P4	56,929	3,407	14	63,615	2,631	13
T4	62,9	5,259	10	67,571	5,503	7
P5	54,727	6,665	11	57,462	5,562	13
P6	55,429	6,779	7	60,429	6,68	7
P7	52,25	4,5	4	56	2,739	5
P8	55,471	4,529	17	60	6,442	17

Nombre d'entreneud (première date de semis)				Hauteur de la plante (première date de semis)		
Population	Moyenne	Ecart-type	n	Moyenne	Ecart-type	n
P1	7,5	1,155	16	72,438	26,593	16
T1	6,875	0,835	8	64,125	13,902	8
P2	-	-	-	-	-	-
T2	9,077	1,256	13	70,923	16,716	13
P3	7,889	1,054	9	72,222	14,078	9
T3	7,727	1,272	11	80,091	27,732	11
P4	6,864	0,71	22	76,773	14,172	22
T4	7,6	1,121	15	81,733	17,491	15
P5	8,143	0,663	14	86,071	23,902	14
P6	7,4	0,548	5	55,2	10,183	5
P7	6,75	1,035	8	66,375	21,354	8
P8	6,538	0,859	26	73,692	22,224	26

Longueur de la chandelle (première date de semis)				Circonférence de la chandelle (première date de semis)		
Population	Moyenne	Ecart-type	n	Moyenne	Ecart-type	n
P1	42,563	18,938	16	5,631	1,217	16
T1	39,375	15,259	8	5,275	1,075	8
P2	-	-	-	-	-	-
T2	38,077	11,295	13	4,646	1,222	13
P3	41,667	11,124	9	5,278	0,871	9
T3	37,636	10,623	11	5,982	1,33	11
P4	40,091	10,156	22	4,977	0,685	22
T4	41,2	11,742	15	5,7	0,887	15
P5	43,643	8,391	14	5,65	0,996	14
P6	31,6	6,914	5	5,18	1,197	5
P7	20,875	1,553	8	4,413	0,442	8
P8	22,077	5,986	26	5,015	0,842	26

Nombre de talles productifs (première date de semis)				poids des 1000 grains (première date de semis)		
Population	Moyenne	Ecart-type	n	Moyenne	Ecart-type	n
P1	1,125	0,5	16	4,75	0,088	3
T1	1,625	0,518	8	-	-	-
P2	0	0	0	0	0	0
T2	1,231	0,439	13	4,827	-	1
P3	1,222	0,667	9	3,957	1,252	2
T3	1,455	0,688	11	6,405	2,202	4
P4	1,318	0,646	22	8,043	0	1
T4	1,2	0,414	15	3,695	0,74	3
P5	1,214	0,579	14	5,096	0	1
P6	1,6	1,342	5	0	0	0
P7	1	0	8	0	0	0
P8	1,308	0,618	26	6,596	1,576	5

**ANNEXE 5 : Moyennes, écarts types (sd)et nombre d'individus (n)
mesurés par site, variété et date de semis pour chaque caractère**

Annexes

.		VL				X50,flo				ETP				EPDT				HP			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D1	1,43	0,74	42	0	61,15	3,25	39	3	56,53	3,86	40	2	68,24	8,28	38	4	202,49	35,56	37	5
T1	G-D1	1,2	0,56	41	1	61,22	3,68	37	5	57,28	4,16	39	3	68,95	5,91	37	5	201,51	30,46	37	5
P2	G-D1	1,66	0,88	41	1	61,5	3,68	42	0	56,74	3,84	42	0	65,21	4,99	42	0	212,74	28,59	42	0
T2	G-D1	1,43	0,77	42	0	86,27	5,74	41	1	79,9	4,36	41	1	88,46	4,1	39	3	291,84	21,73	38	4
P3	G-D1	1,53	0,91	40	2	59,71	4,64	42	0	55,81	4,59	42	0	67,07	5,4	42	0	214,13	23,63	39	3
T3	G-D1	1,28	0,56	39	3	77,72	5,9	29	13	74,07	5,86	30	12	79,69	5,08	29	13	244	29,08	25	17
P4	G-D1	1,6	1,11	42	0	62,7	3,6	40	2	57,43	3,74	40	2	68,92	4,69	39	3	198,41	31,39	39	3
T4	G-D1	1,29	0,74	42	0	61,83	4,58	40	2	57,45	3,88	40	2	66,6	5,88	40	2	211,08	27,59	38	4
P5	G-D1	1,17	0,38	42	0	58,68	3,67	38	4	54,42	3,85	38	4	66,53	5,93	38	4	199,27	32,12	37	5
P6	G-D1	1,64	0,96	42	0	59,73	4,32	40	2	55,4	4,4	40	2	66,44	6,06	39	3	196,71	24,06	38	4
P7	G-D1	1,55	0,97	42	0	53,24	3,24	42	0	49,67	7,71	42	0	63,67	5,86	42	0	202,92	25,46	38	4
P8	G-D1	1,63	0,99	41	1	54,86	3,72	42	0	51,9	3,98	42	0	65,2	7,16	41	1	200,76	17,64	38	4

Annexes

		TPRI				TPRO				Pd			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D1	8,07	3,26	42	0	3,43	1,46	37	5	92,33	60,64	36	6
T1	G-D1	9,33	3,21	42	0	3,76	1,86	37	5	68,51	39,98	37	5
P2	G-D1	9,31	3,14	42	0	2,69	1,09	42	0	117,35	73,2	40	2
T2	G-D1	15,19	4,87	42	0	3,9	1,6	39	3	148,52	84,1	39	3
P3	G-D1	8,24	3,16	42	0	3,38	1,46	42	0	86,33	57,65	42	0
T3	G-D1	13,76	5,4	38	4	3,4	1,66	25	17	101,49	65,44	25	17
P4	G-D1	8,1	3,65	41	1	3,7	1,84	40	2	65,28	51,86	40	2
T4	G-D1	7,1	2,83	41	1	3,31	1,47	39	3	87	51,24	39	3
P5	G-D1	9,05	3,45	41	1	3,68	1,44	38	4	81,21	55,4	36	6
P6	G-D1	6,64	2,72	42	0	3,89	1,78	37	5	69,79	41,13	37	5
P7	G-D1	7,36	2,92	42	0	5,24	2,39	38	4	93,89	37,18	38	4
P8	G-D1	6,93	2,12	42	0	4,92	2,22	38	4	100,03	44,16	38	4

Annexes

		LE				CE			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D1	77,67	11,77	36	6	19,94	1,55	37	5
T1	G-D1	63,98	12,66	37	5	19,75	2,75	37	5
P2	G-D1	78,64	12,34	42	0	20	2,44	42	0
T2	G-D1	63,47	10,15	38	4	8,99	1,02	38	4
P3	G-D1	70,04	10,82	41	1	19,46	1,21	39	3
T3	G-D1	66,04	14,14	24	18	9,43	0,9	25	17
P4	G-D1	58,59	12,45	39	3	18,08	0,93	39	3
T4	G-D1	67,32	9,4	38	4	19,96	1,46	38	4
P5	G-D1	59,67	8,58	38	4	20,03	2,16	37	5
P6	G-D1	56,74	11,29	37	5	19,13	1,15	39	3
P7	G-D1	26,22	2,39	38	4	19,1	0,85	38	4
P8	G-D1	29,05	3,34	38	4	18,62	0,85	38	4

Annexes

		VL				50% flo				EPTP				EPDT				HP			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D2	1,1	0,3	42	0	61,86	5,52	37	5	58,54	5,06	37	5	71,77	6,93	31	11	197,65	25,58	31	11
T1	G-D2	1,31	0,78	42	0	63,62	5,93	39	3	59,77	5,24	39	3	69,17	8,5	35	7	173,43	23,94	35	7
P2	G-D2	1,1	0,43	42	0	58,83	2,92	41	1	55,2	2,81	41	1	64,49	7,51	41	1	193,29	23,15	41	1
T2	G-D2	1,26	0,59	42	0	74,7	4,8	40	2	70,33	4,33	40	2	77,05	4,52	40	2	285,79	42,32	38	4
P3	G-D2	1,02	0,15	42	0	58,68	3,05	40	2	55,15	2,92	40	2	68,74	8,32	39	3	201,84	24,34	38	4
T3	G-D2	1,07	0,26	41	1	67,83	5,37	36	6	64,81	5,13	36	6	72,59	4,84	34	8	251,82	46,63	33	9
P4	G-D2	1,05	0,22	42	0	58,71	4,1	42	0	54,33	3,58	42	0	66,45	8,61	40	2	181,71	23,49	41	1
T4	G-D2	1,14	0,35	42	0	63,72	4,25	36	6	59,76	3,74	37	5	71	8,15	34	8	201,57	27,89	35	7
P5	G-D2	1,1	0,3	42	0	59,56	4,3	41	1	56,24	3,9	41	1	69,34	9,32	38	4	195,44	27,97	39	3
P6	G-D2	1,24	0,66	42	0	59,64	5,51	36	6	55,81	5,7	36	6	69,71	8,6	34	8	188,68	26,27	34	8
P7	G-D2	1,31	0,6	42	0	52,76	3,92	41	1	50,15	3,79	41	1	61,22	7,46	37	5	197,16	22,69	37	5
P8	G-D2	1,14	0,47	42	0	52,9	4,23	41	1	50,2	3,81	41	1	59,37	6,16	41	1	195,61	19,75	41	1

Annexes

Type n.		Pd				TPRI				TPROD			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D2	87,5	59,63	31	11	8,45	3,09	40	2	3	1,55	31	11
T1	G-D2	77,57	56,19	35	7	8,9	4,62	39	3	2,77	1,4	35	7
P2	G-D2	150,34	53,1	40	2	9,9	3,07	42	0	3,34	1,37	41	1
T2	G-D2	100,31	71,77	38	4	14,14	4,35	42	0	4,39	2,42	38	4
P3	G-D2	124,67	55,83	38	4	9,6	2,78	40	2	3,84	1,24	38	4
T3	G-D2	102,12	74,12	32	10	13,43	5,15	40	2	4,72	2,04	32	10
P4	G-D2	97,44	57,83	41	1	9,1	3,15	42	0	4,41	1,48	41	1
T4	G-D2	95,73	45,2	35	7	8,61	3,46	41	1	3,37	1,57	35	7
P5	G-D2	103,73	55,39	39	3	8,32	2,67	41	1	3,38	1,52	39	3
P6	G-D2	85,3	52,46	33	9	8,82	3,48	39	3	4,17	2,09	36	6
P7	G-D2	110,95	55,58	37	5	6,24	2,27	41	1	4,22	1,96	37	5
P8	G-D2	120,92	48,66	41	1	6,4	2,45	42	0	4,88	2,33	41	1

Annexes

		LE				CE			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	G-D2	72,03	12,88	32	10	9,26	1,12	31	11
T1	G-D2	62,29	11,6	35	7	9	1,57	35	7
P2	G-D2	73,78	12,79	41	1	9,24	1,24	41	1
T2	G-D2	67,89	12,82	38	4	9,9	1,17	38	4
P3	G-D2	65,92	12,97	38	4	8,58	1,08	38	4
T3	G-D2	61,06	11,97	33	9	9,64	0,98	33	9
P4	G-D2	59,6	10,08	40	2	7,02	0,82	41	1
T4	G-D2	63,97	10,66	34	8	8,77	1,11	35	7
P5	G-D2	56,5	8,97	40	2	8,74	1,41	38	4
P6	G-D2	53,09	11,82	33	9	8,15	1,31	34	8
P7	G-D2	25,03	3,54	37	5	7,95	0,7	37	5
P8	G-D2	27,59	4,48	41	1	7,8	0,76	40	2

Annexes

		VL				50% flo				ETP				EPDT				HP			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenn e	sd	n	NA	Moyenn e	sd	n	NA	Moyen ne	sd	n	NA	Moyen ne	sd	n	NA
P1	M-D1	2,67	0,48	42	0	67	2,98	42	0	67,67	0,95	42	0	82	1,43	42	0	155,83	22,63	35	7
T1	M-D1	3	0,83	42	0	72	2,98	42	0	67	1,65	42	0	81,67	1,26	42	0	138,67	19,76	27	15
P2	M-D1	3	0	42	0	73,67	1,91	42	0	68,33	2,08	42	0	82,67	2,39	42	0	150,08	21,77	38	4
T2	M-D1	3	0,83	42	0	84,33	1,26	42	0	77	0	42	0	85,33	0,95	42	0	144,03	19,89	37	5
P3	M-D1	2,67	0,95	42	0	69,67	1,91	42	0	64,33	1,26	42	0	80	0,83	42	0	156,33	19,45	36	6
T3	M-D1	2,67	0,48	42	0	80,67	0,48	42	0	75	0	42	0	81	0	42	0	149,5	22,6	40	2
P4	M-D1	2,33	0,48	42	0	66	1,43	42	0	62,67	1,26	42	0	79,33	0,95	42	0	146,66	17,82	35	7
T4	M-D1	2,69	0,52	42	0	73	2,86	42	0	66,67	2,08	42	0	80,33	0,48	42	0	153,71	21,2	41	1
P5	M-D1	2,67	0,95	42	0	72,33	0,95	42	0	67	0	42	0	80,33	0,48	42	0	148,82	23	39	3
P6	M-D1	3	0,83	42	0	73	0	42	0	66,67	0,48	42	0	80	0	42	0	158,35	21,93	34	8
P7	M-D1	3,67	0,95	42	0	62	4,6	42	0	62	1,43	42	0	77,67	0,95	42	0	147,14	22,97	35	7
P8	M-D1	3	1,65	42	0	65	1,65	42	0	62	1,43	42	0	77,33	0,48	42	0	141,56	20,47	39	3

Annexes

.		TPRI				TPROD				Pd			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	M-D1	6,49	2,75	41	1	2,29	1,17	34	8	57,5	40,75	34	8
T1	M-D1	8,68	4,84	38	4	2,57	1,55	30	12	55,19	35,23	31	11
P2	M-D1	8,18	3,39	39	3	2,05	1,25	38	4	48,26	28,31	38	4
T2	M-D1	9,88	4,91	42	0	2,73	1,85	37	5	41,51	25,82	37	5
P3	M-D1	8,27	3,58	41	1	2,89	1,39	35	7	69,82	36,94	38	4
T3	M-D1	11,95	3,71	42	0	3,77	1,9	35	7	56,4	29,88	35	7
P4	M-D1	8,24	3,42	42	0	3,4	1,35	35	7	72,39	41,91	36	6
T4	M-D1	6,76	2,65	42	0	2,32	1,35	41	1	48,21	29,91	42	0
P5	M-D1	7,67	2,73	42	0	2,68	1,32	38	4	52,21	32,67	39	3
P6	M-D1	7,4	3,83	40	2	3,18	1,62	34	8	50,32	30,37	34	8
P7	M-D1	6,5	3,43	40	2	3,7	2,04	33	9	68,32	43,27	34	8
P8	M-D1	5,63	2,22	41	1	3,26	1,46	39	3	60,26	33,94	39	3

Annexes

		LE				CE			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	M-D1	65,77	11,99	35	7	8,89	1,63	35	7
T1	M-D1	62,56	8,8	27	15	18,11	19,24	27	15
P2	M-D1	68,84	14,21	38	4	8,55	1,72	38	4
T2	M-D1	56,24	9,53	37	5	8,51	1,1	37	5
P3	M-D1	61,64	11,36	36	6	8,18	1,07	36	6
T3	M-D1	54,83	9,26	40	2	8,58	1,47	40	2
P4	M-D1	54,03	10,55	35	7	6,77	1,2	35	7
T4	M-D1	58,95	13,22	41	1	8,59	1,61	41	1
P5	M-D1	52,15	8,37	39	3	8,61	1,3	39	3
P6	M-D1	52,44	13,63	34	8	7,91	1,09	34	8
P7	M-D1	23,91	3,84	35	7	7,56	0,83	35	7
P8	M-D1	26,87	3,1	39	3	7,23	0,73	39	3

Annexes

		VL				50% flo				EPTP				EPDT				HP			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenn e	NA	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	M-D2	2	1,43	42	0	78,57	6,09	21	21	77	1,65	42	0	79,44	3,67	18	24	109,48	19,57	21	21
T1	M-D2	2	0,83	42	0	77,48	7,13	27	15	72,67	4,7	42	0	79,1	5,71	20	22	101	28,06	25	17
P2	M-D2	4,67	0,48	42	0	79	5,74	20	22	71,67	0,95	42	0	80,23	3,7	13	29	103,64	26,42	22	20
T2	M-D2	2,67	0,95	42	0	81,97	5,03	29	13	73,67	0,95	42	0	80,96	3,94	26	16	94,46	14,87	28	14
P3	M-D2	2,67	1,26	42	0	76,86	7,05	22	20	72,67	5,38	42	0	78,45	3,28	22	20	112,83	27,59	23	19
T3	M-D2	3,67	0,48	42	0	82,12	7,37	25	17	73	2,86	42	0	80,83	4,17	23	19	82,38	19,72	21	21
P4	M-D2	2,67	1,26	42	0	79,83	6,32	30	12	76,33	3,82	42	0	80,92	4,64	25	17	90	16,17	27	15
T4	M-D2	2,33	1,26	42	0	76,5	7,23	28	14	70,33	3,34	42	0	79,52	4,35	27	15	118,46	22,96	26	16
P5	M-D2	2,67	1,26	42	0	77,42	5,87	26	16	72,33	4,77	42	0	80,45	4,91	22	20	109,42	23,89	26	16
P6	M-D2	3	0,83	42	0	76,96	5,56	25	17	78,33	0,95	42	0	79,08	3,29	25	17	109,21	17,66	19	23
P7	M-D2	4	0,83	42	0	70,79	5,14	28	14	69,67	3,91	42	0	74,31	3,04	26	16	117,65	22,02	17	25
P8	M-D2	3,67	0,48	42	0	77,4	7,41	20	22	73,67	3,44	42	0	78,8	4,35	20	22	92,17	22,2	23	19

Annexes

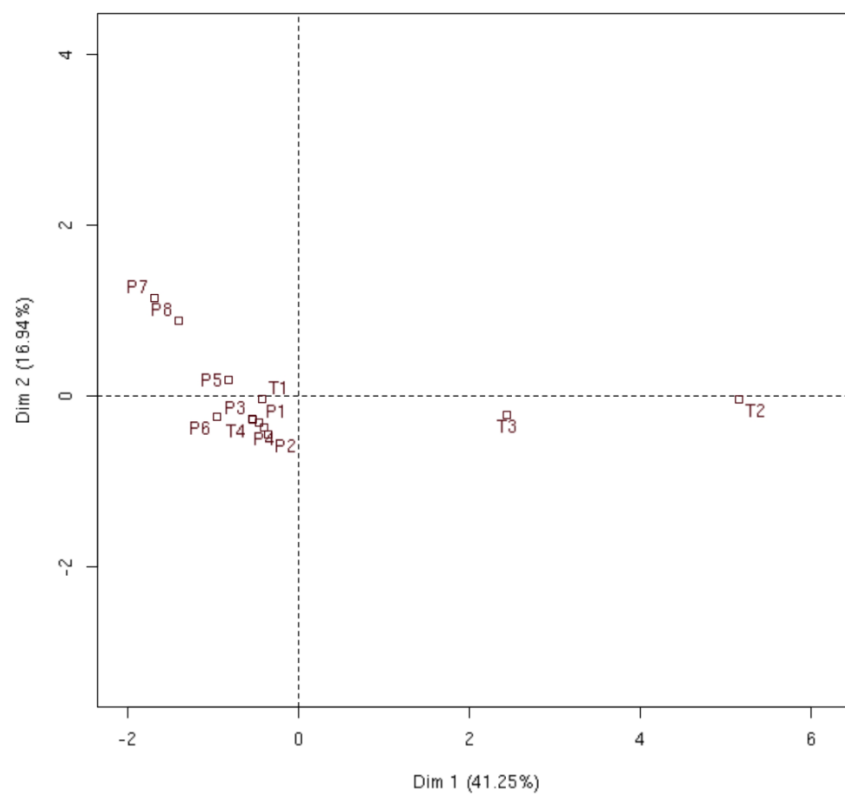
		Pd				TPRI				TPROD			
Population	Date de semis	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	M-D2	31,45	22,03	22	20	4,81	1,93	32	10	1,95	1,36	22	20
T1	M-D2	33,8	21,35	25	17	5,89	2,73	36	6	1,88	1,2	25	17
P2	M-D2	29,93	19,41	15	27	4,63	2,79	27	15	1,69	1,54	16	26
T2	M-D2	36,48	26,16	29	13	7	3,46	33	9	2,89	1,5	28	14
P3	M-D2	40,87	27,92	23	19	5,74	2,85	34	8	2,09	0,95	23	19
T3	M-D2	24	20,23	23	19	5,28	2,71	32	10	2,52	0,93	21	21
P4	M-D2	35,08	26,2	25	17	4,57	2,66	35	7	2,78	1,83	27	15
T4	M-D2	36,54	24,68	28	14	5,28	3,03	36	6	2,23	0,95	26	16
P5	M-D2	35,19	27,13	26	16	4,63	2,18	35	7	1,92	0,93	26	16
P6	M-D2	34,58	15,11	19	23	4,97	2,38	29	13	2,37	0,96	19	23
P7	M-D2	50,24	38,22	25	17	5,55	2,54	31	11	2,44	1,29	25	17
P8	M-D2	27,74	30,57	23	19	4	3,01	25	17	1,74	1,25	23	19

Annexes

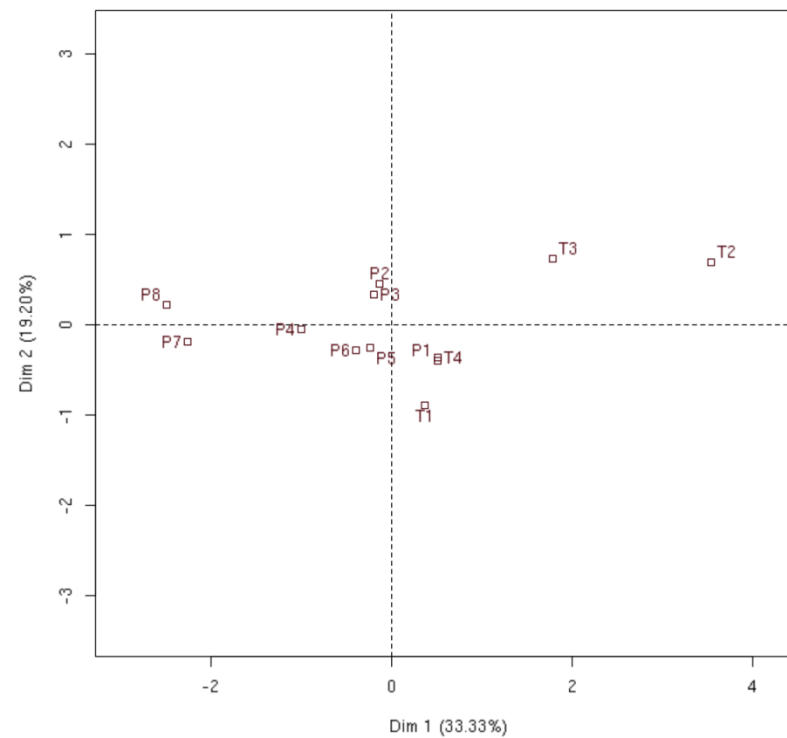
		LE				CE			
Population	Date de semis	Moyenne	SD	n	NA	Moyenne	sd	n	NA
P1	M-D2	66,79	12,97	21	21	8,02	1,4	21	21
T1	M-D2	57,75	13,23	26	16	8,48	1,27	26	16
P2	M-D2	71,13	12,86	15	27	8,73	1,5	15	27
T2	M-D2	53,13	13,13	27	15	8,44	1,28	27	15
P3	M-D2	62,24	12,8	23	19	8,43	0,91	23	19
T3	M-D2	50,26	13,13	23	19	8,13	1,28	23	19
P4	M-D2	50,15	10,59	27	15	7,02	0,89	27	15
T4	M-D2	58,42	13,17	26	16	8,58	1,49	26	16
P5	M-D2	51	12,91	26	16	8,54	1,49	26	16
P6	M-D2	52,3	11,26	20	22	8,4	1,38	20	22
P7	M-D2	25,65	4,21	26	16	7,92	1,06	26	16
P8	M-D2	27,52	8,71	22	20	7,34	0,66	22	20

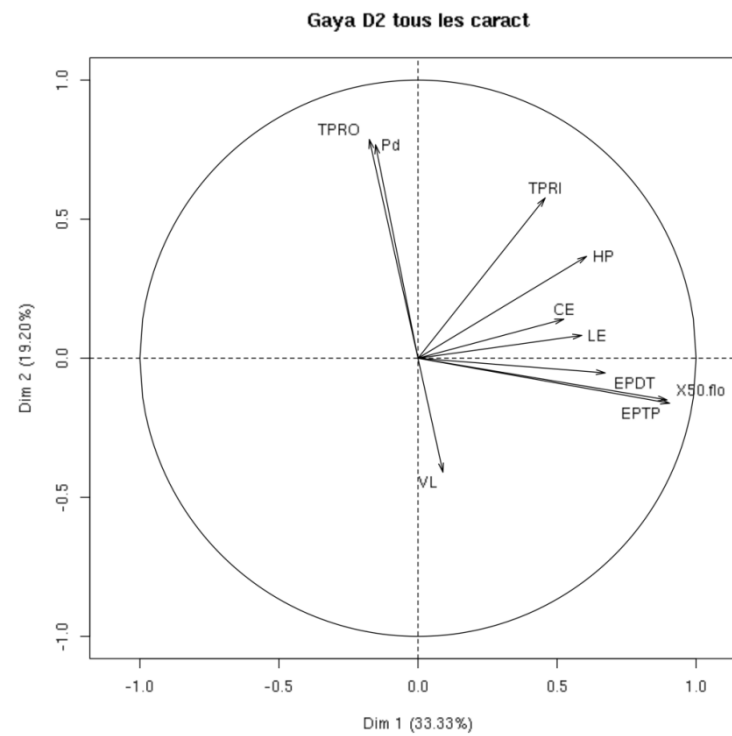
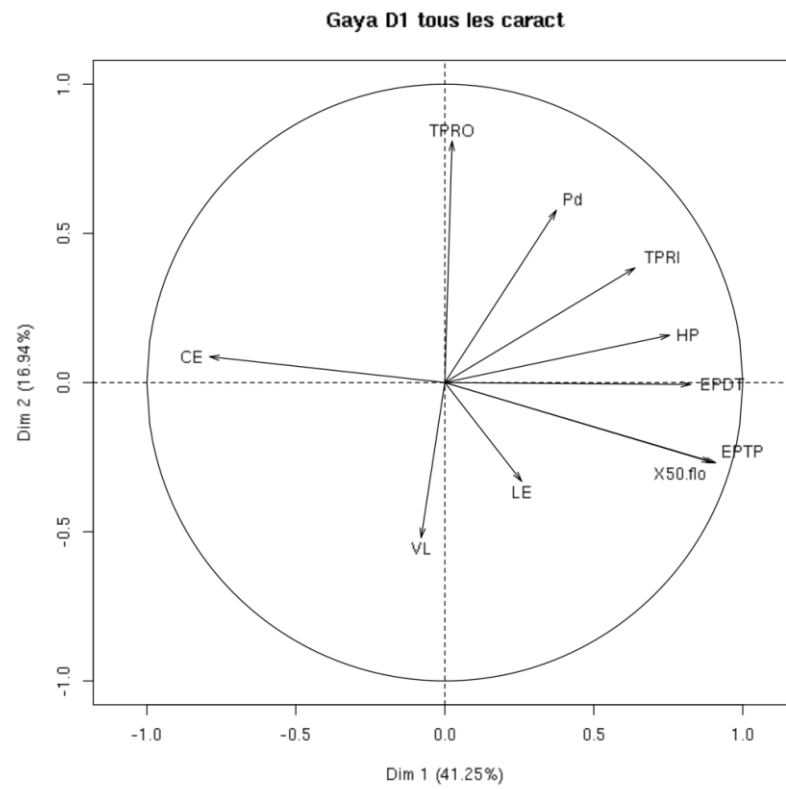
**ANNEXE 6 : Analyses en Composantes Principales (ACP) sur
tous les caractères par site expérimental et par date de
semis**

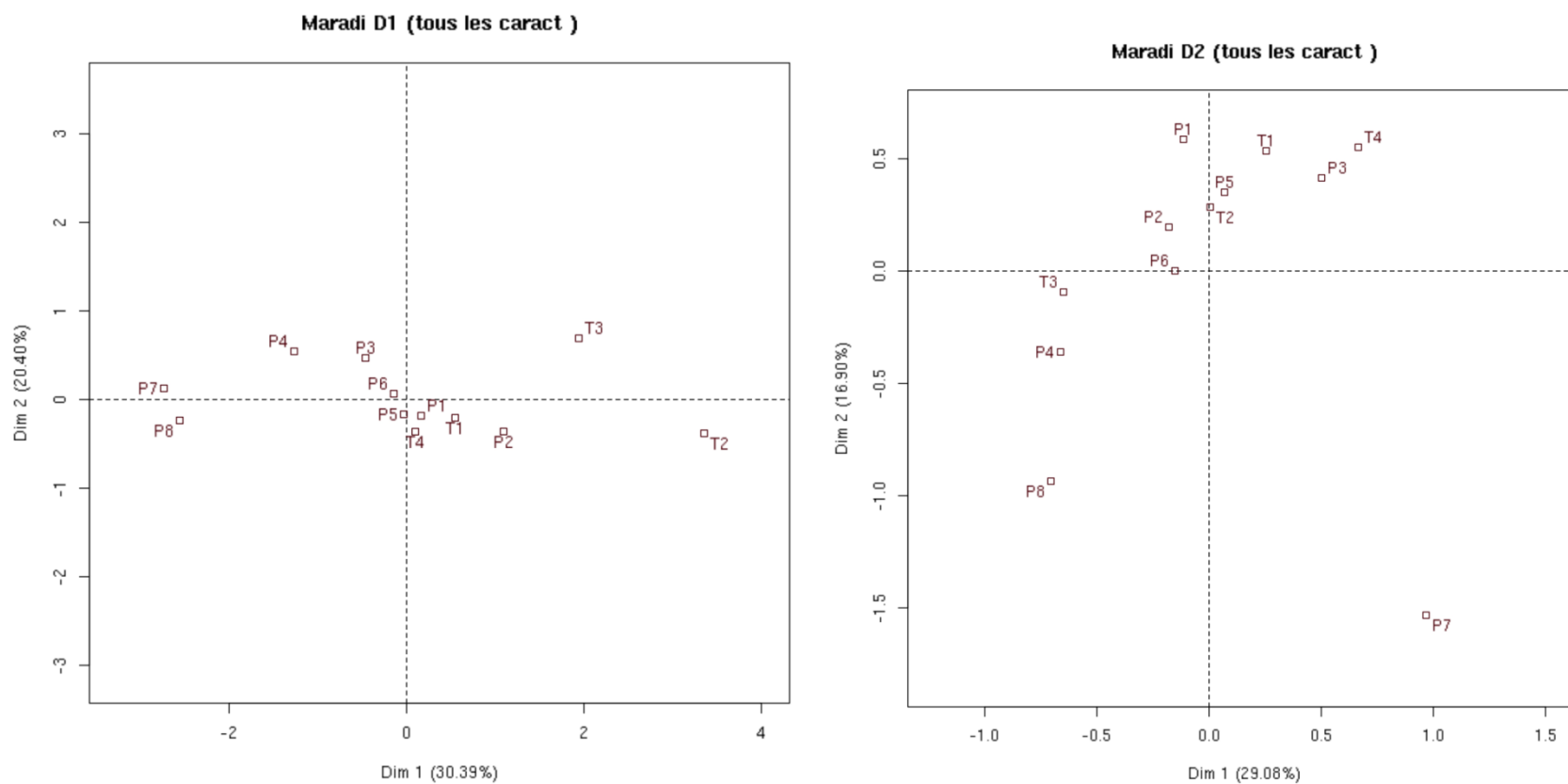
Gaya D1 (tous les caract)

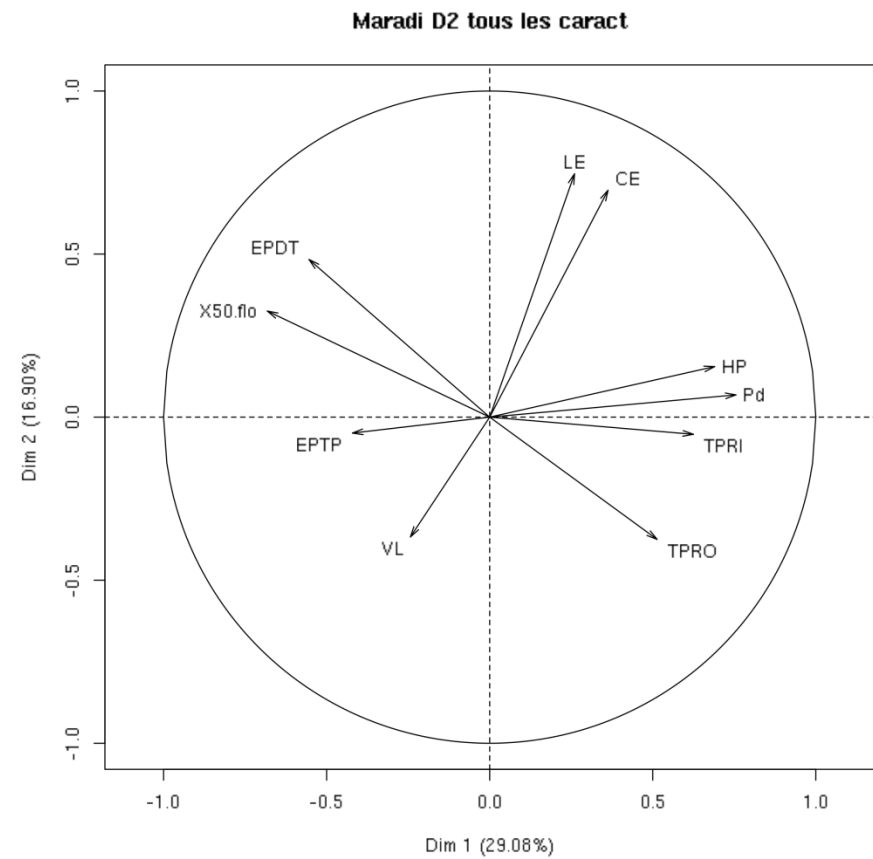
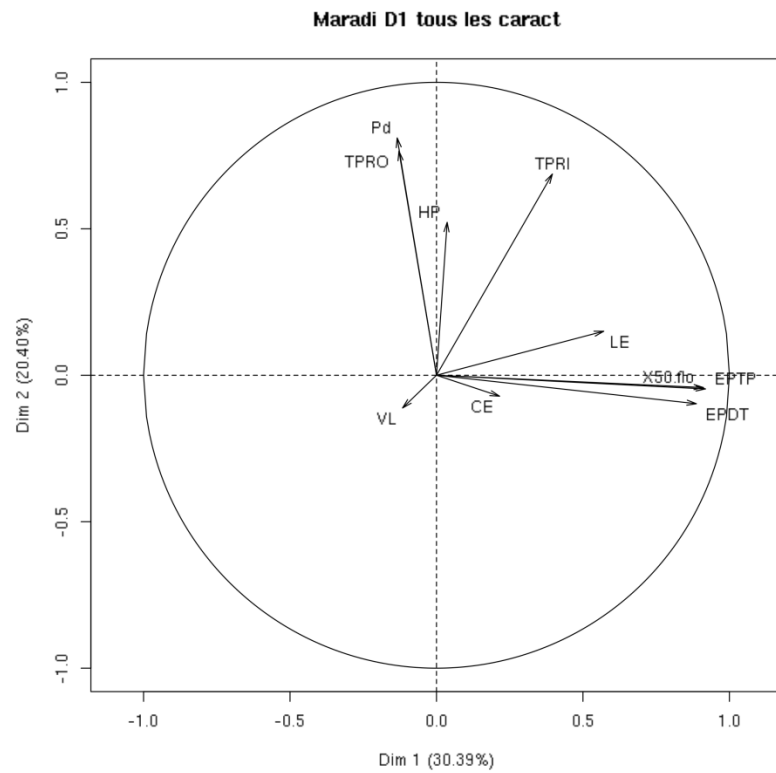


Gaya D2 (tous les caract)

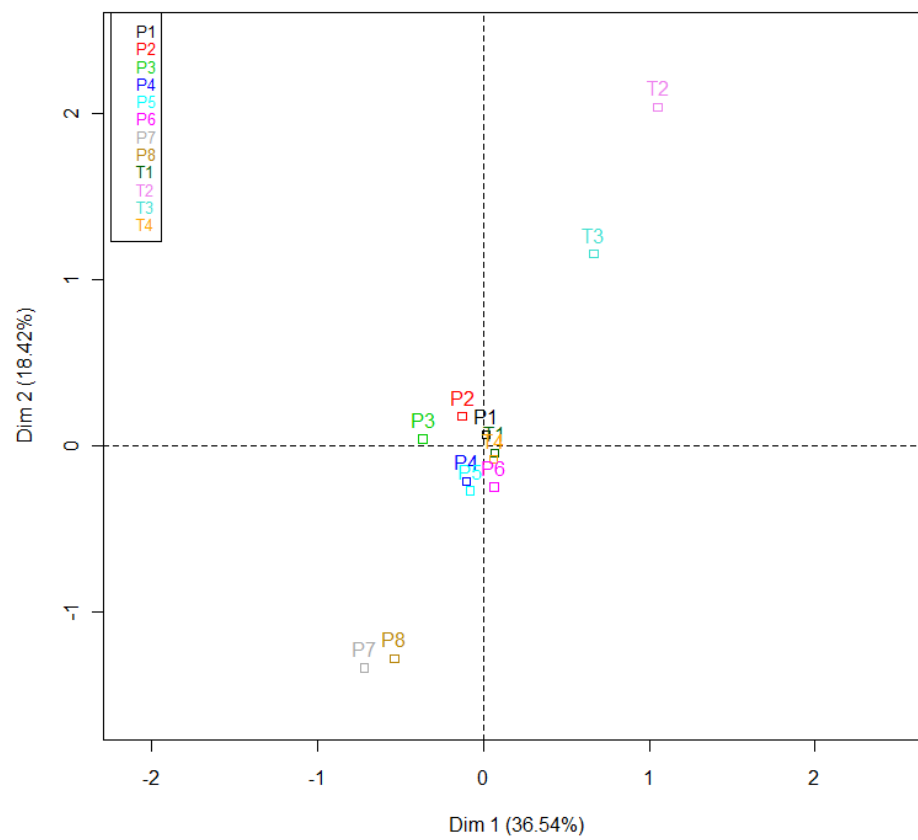




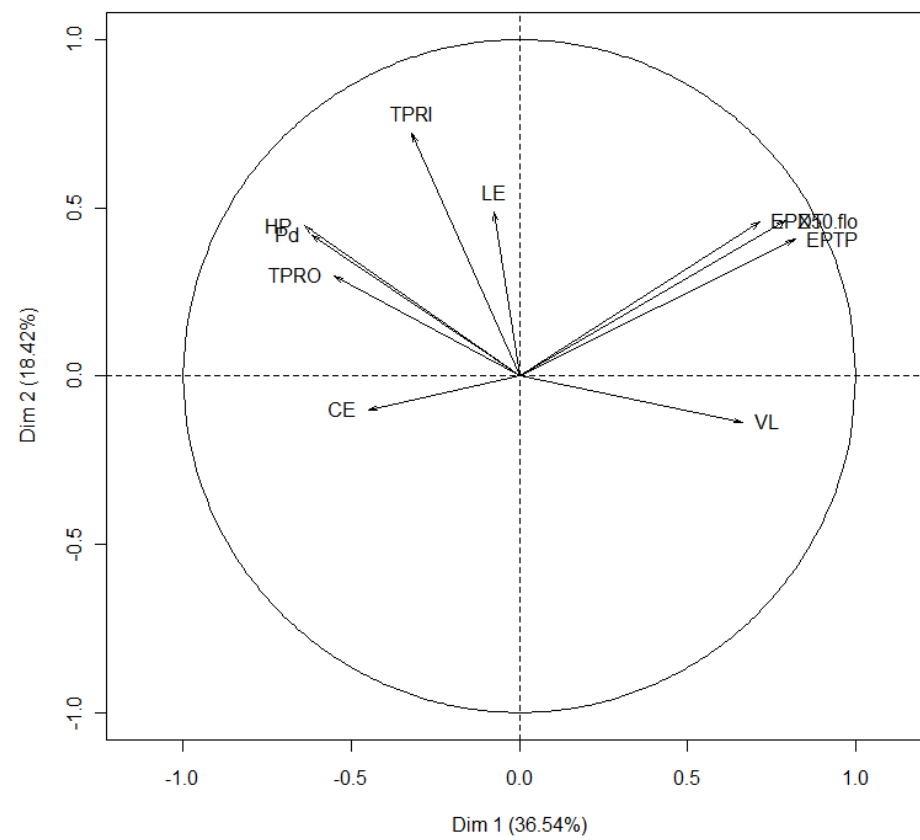




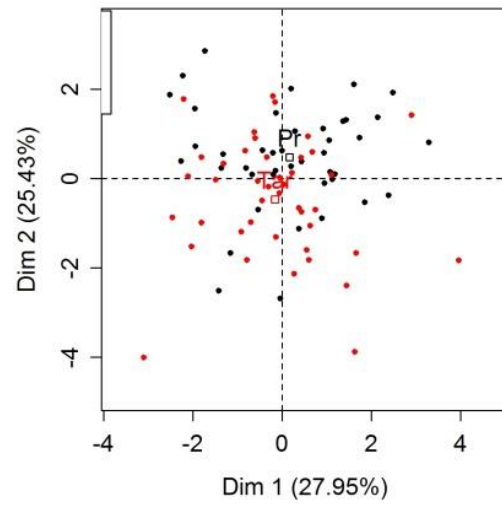
toutes les dates et sites+ tous les caractères



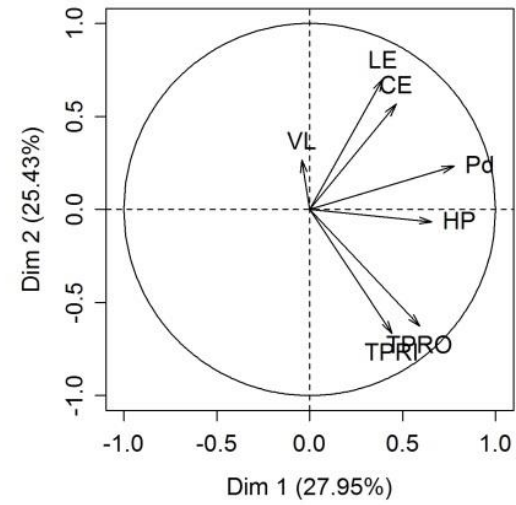
toutes les dates et sites+ tous les caractères



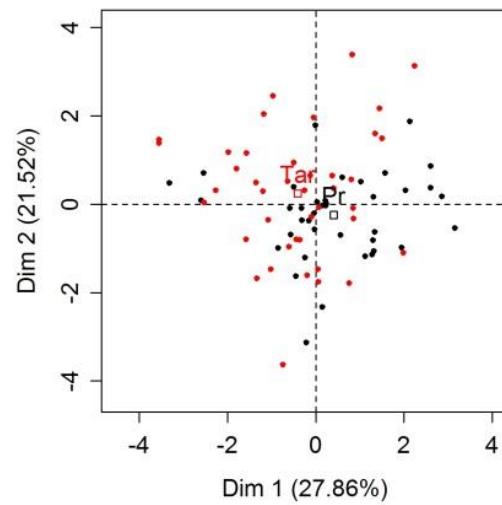
Bagagi (Gaya D1)



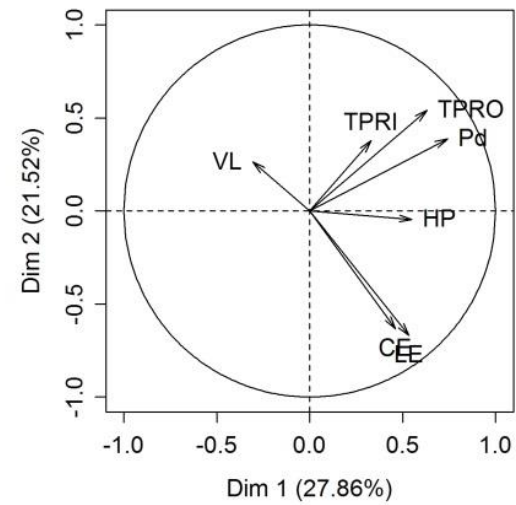
Bagagi (Gaya D1)



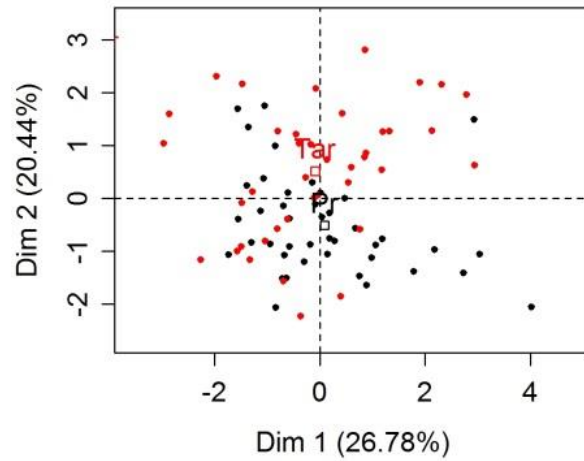
Bagagi (Gaya D2)



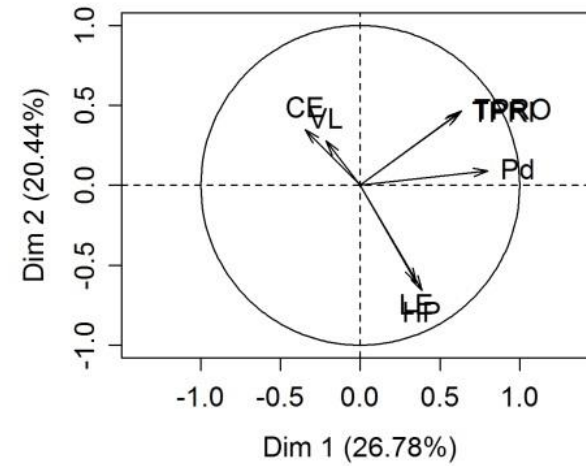
Bagagi (Gaya D2)



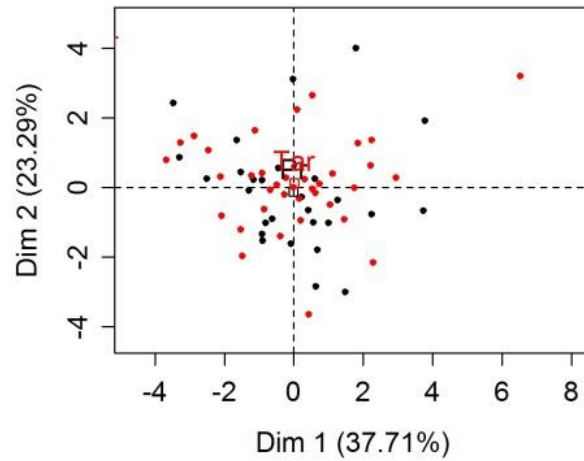
Bagagi (Maradi D1)



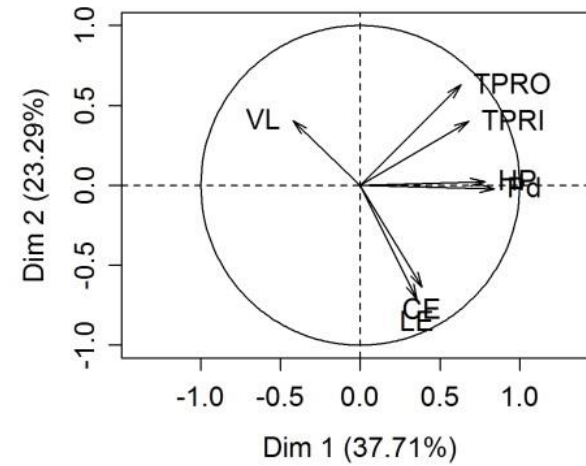
Bagagi (Maradi D1)



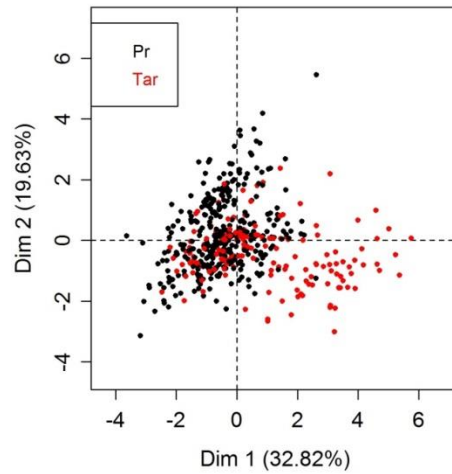
Bagagi (Maradi D2)



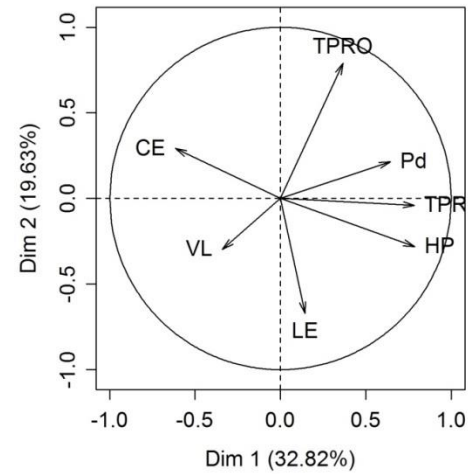
Bagagi (Maradi D2)



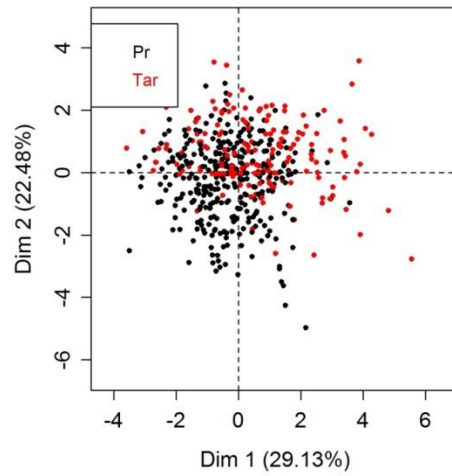
Lido (Gaya D1)



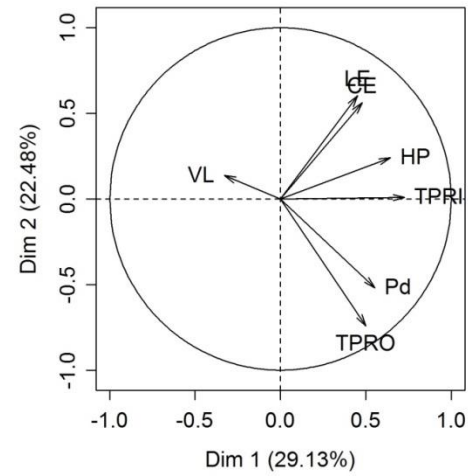
Lido (Gaya D1)



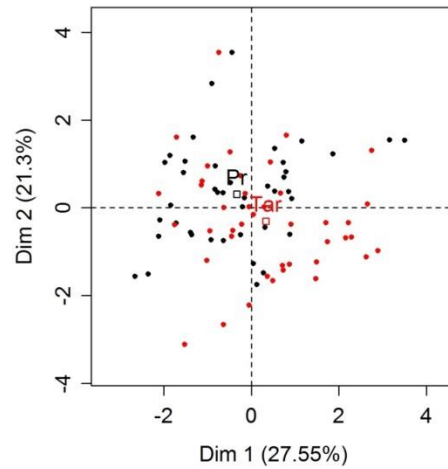
Lido (Gaya D2)



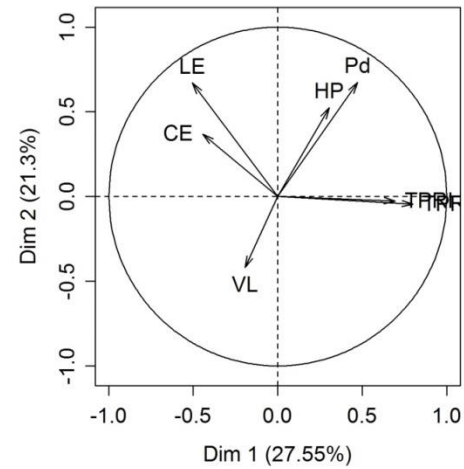
Lido (Gaya D2)



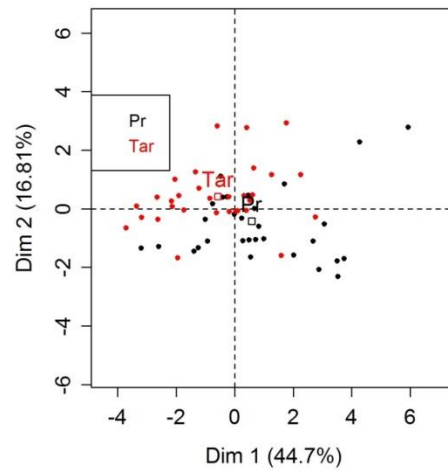
Lido (Maradi D1)



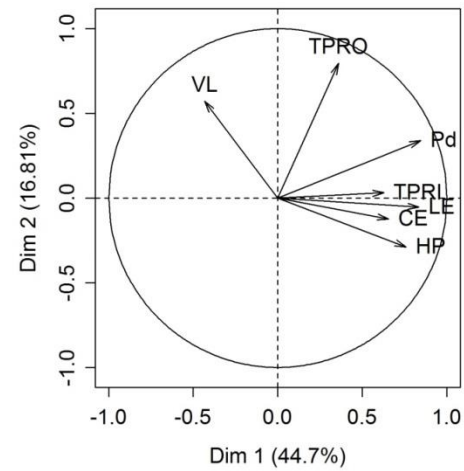
Lido (Maradi D1)



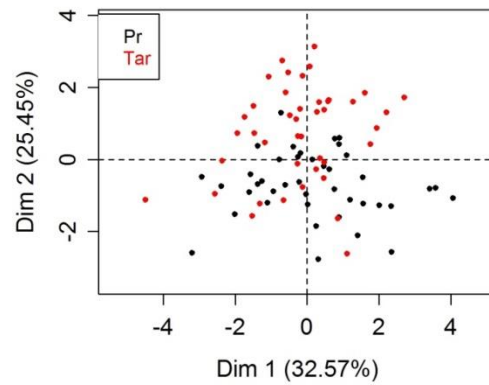
Lido (Maradi D2)



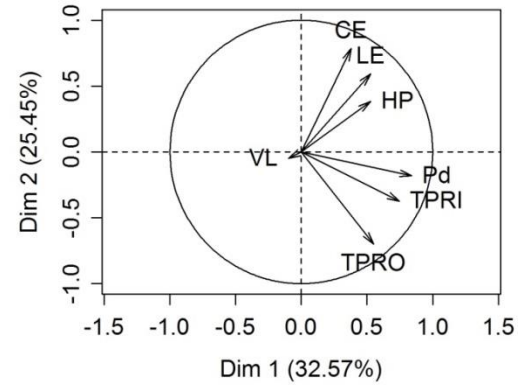
Lido (Maradi D2)



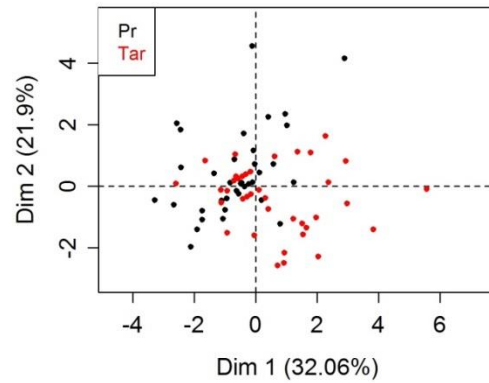
Wanzerbé (Maradi D1)



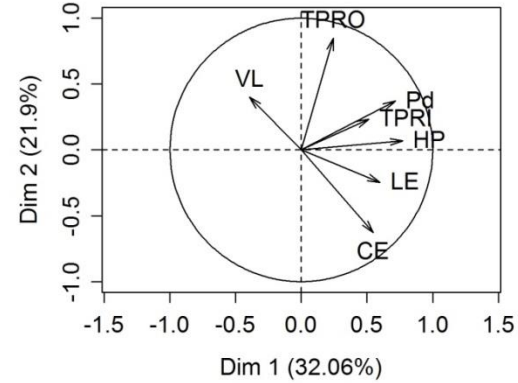
Wanzerbé (Maradi D1)



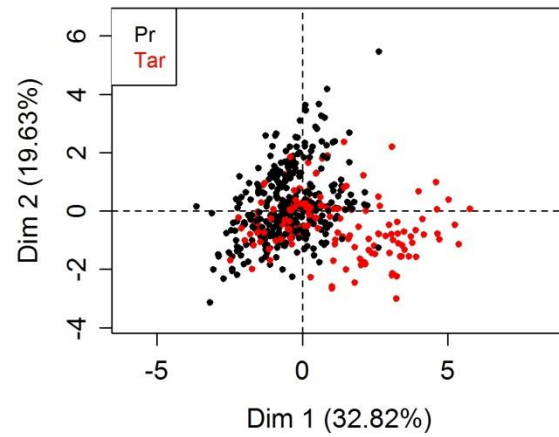
Wanzerbé (Maradi D2)



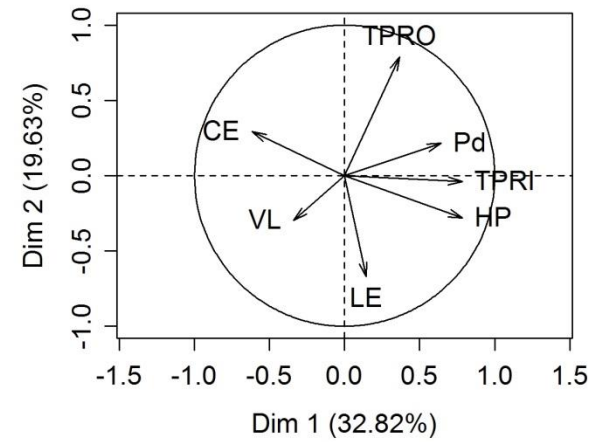
Wanzerbé (Maradi D2)



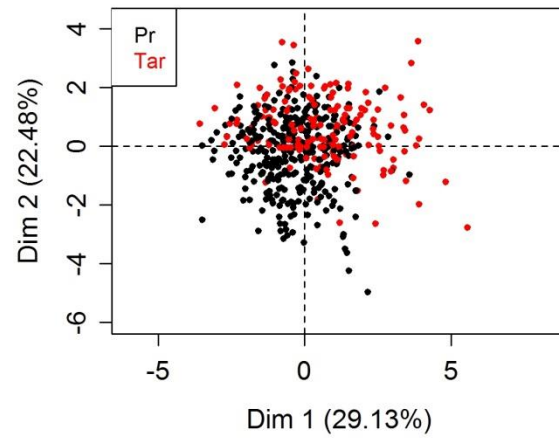
Wanzerbé (Gaya D1)



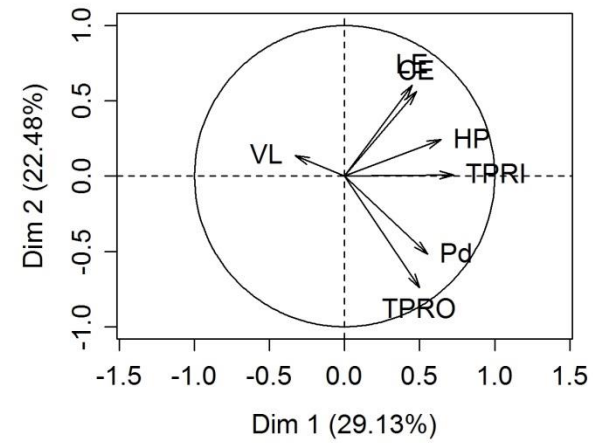
Wanzerbé (Gaya D1)



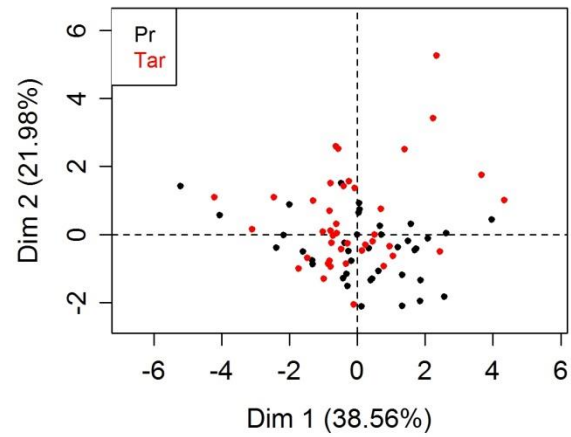
Wanzerbé (Gaya D2)



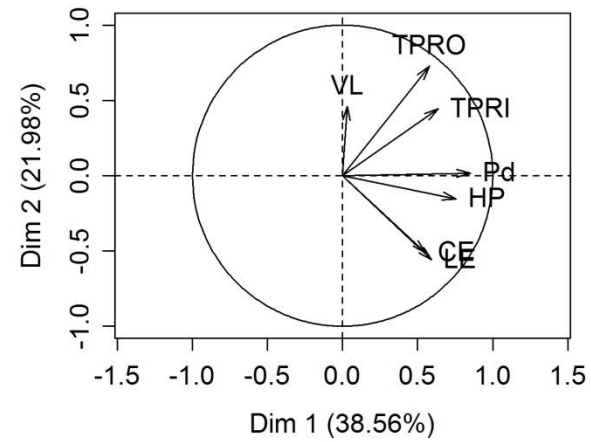
Wanzerbé (Gaya D2)



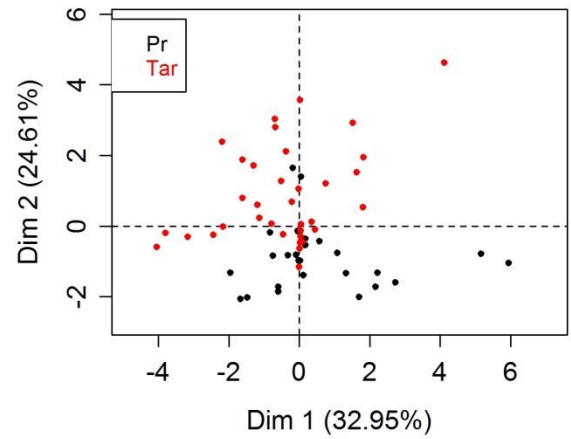
Tanda (Maradi D1)



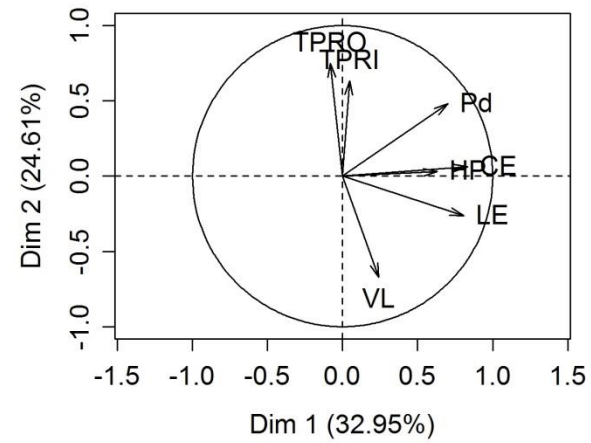
Tanda (Maradi D1)



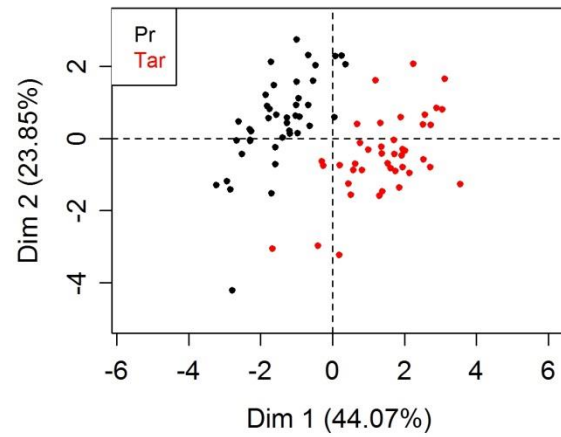
Tanda (Maradi D2)



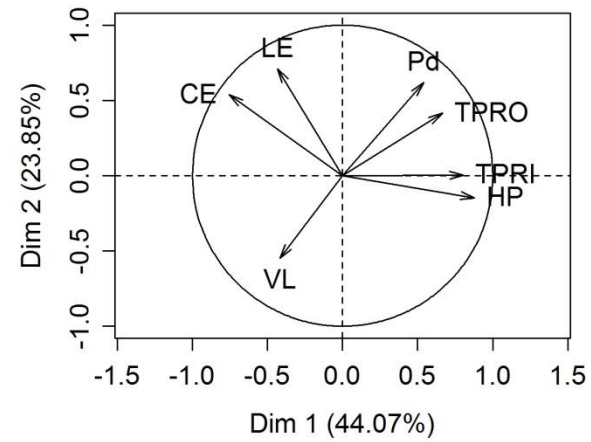
Tanda (Maradi D2)



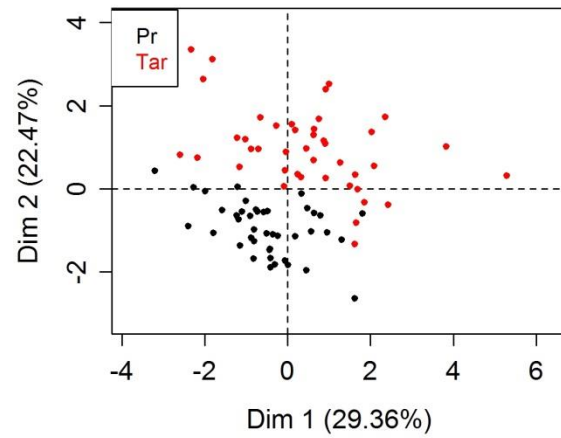
Tanda (Gaya D1)



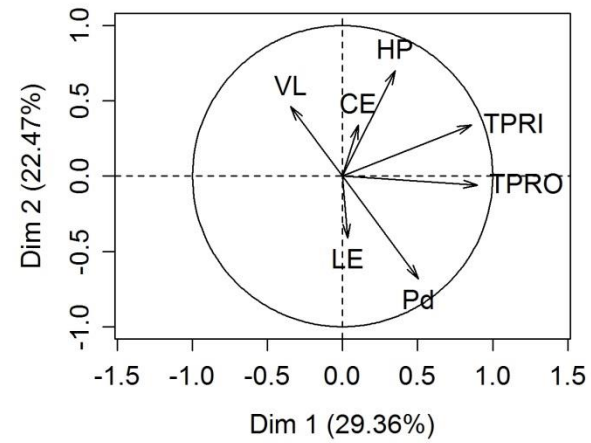
Tanda (Gaya D1)



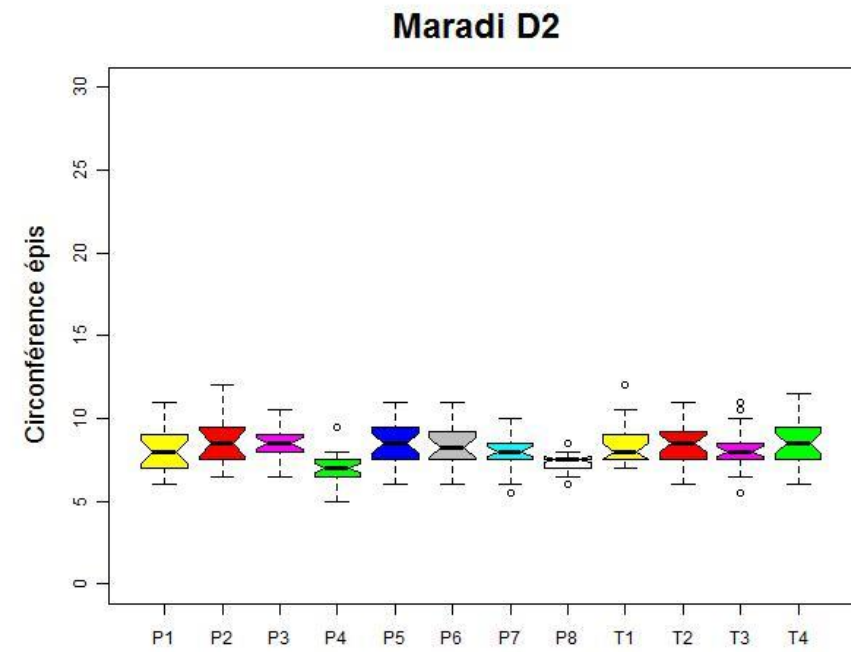
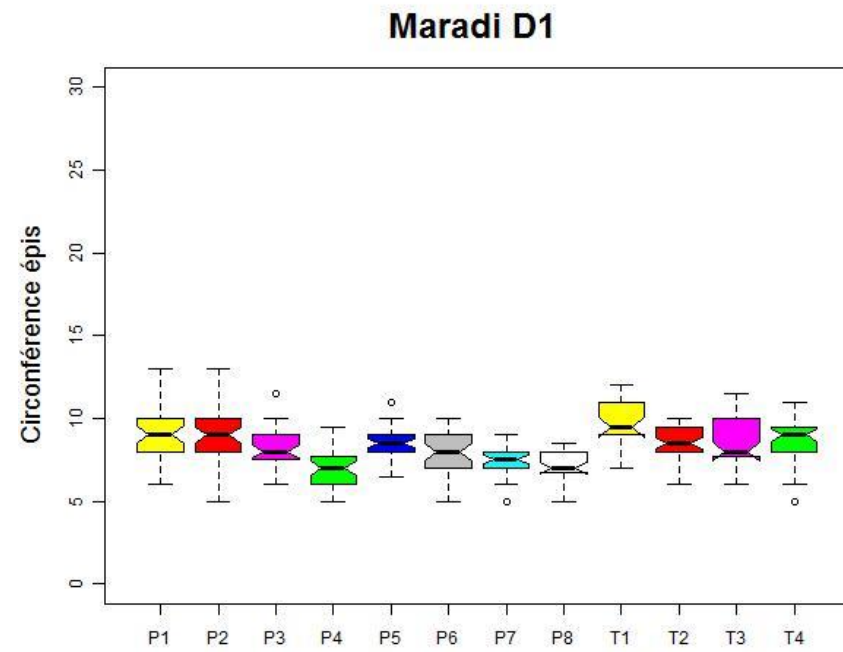
Tanda (Gaya D2)

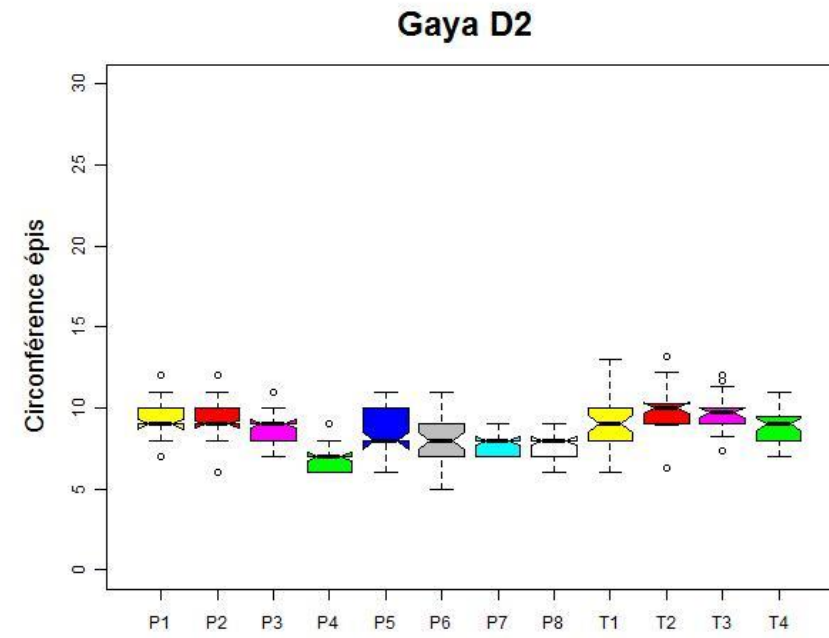
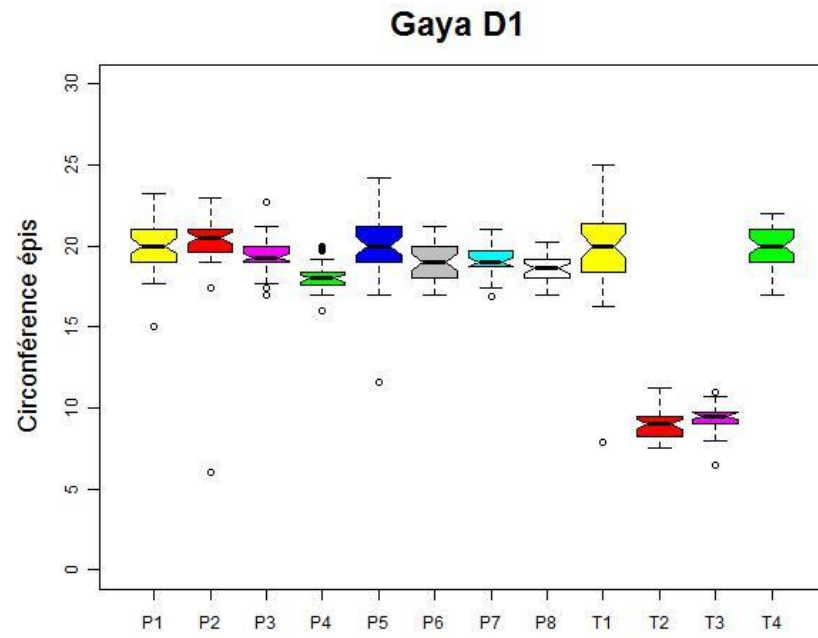


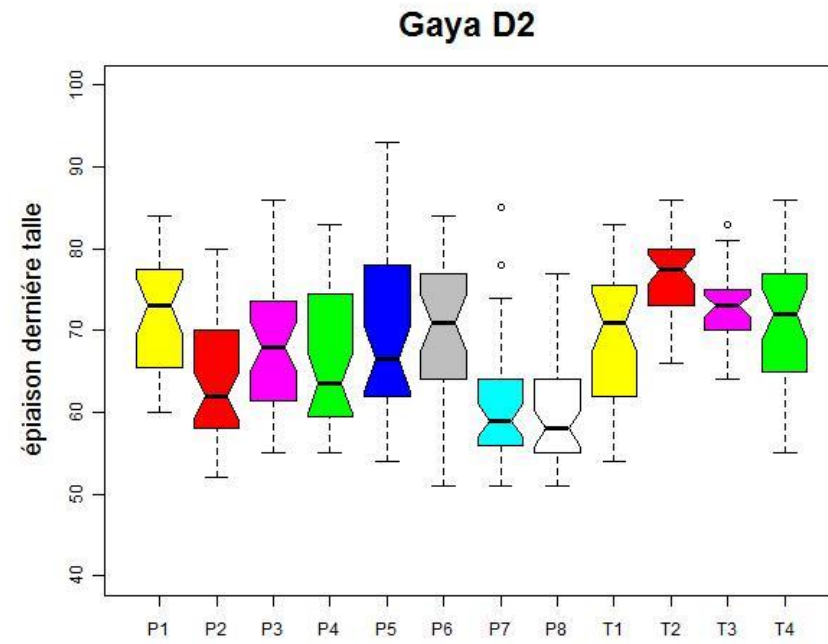
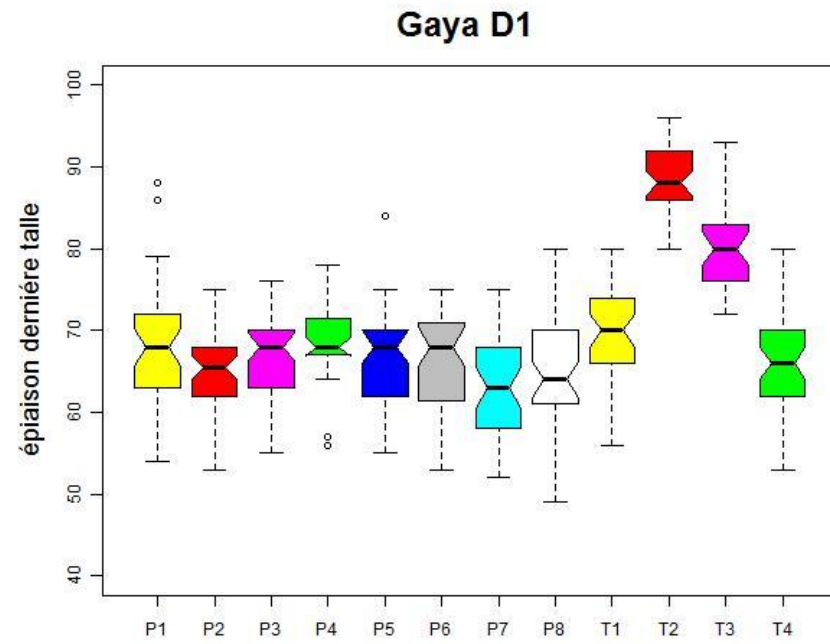
Tanda (Gaya D2)



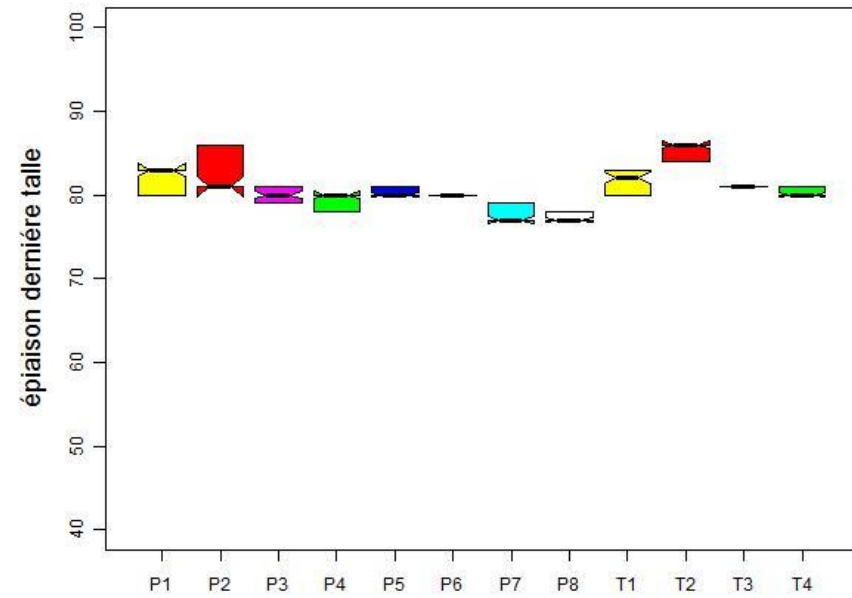
**ANNEXE 7 : Box-plots pour tous les caractères pour les sites
expérimentaux de Maradi et de Gaya**



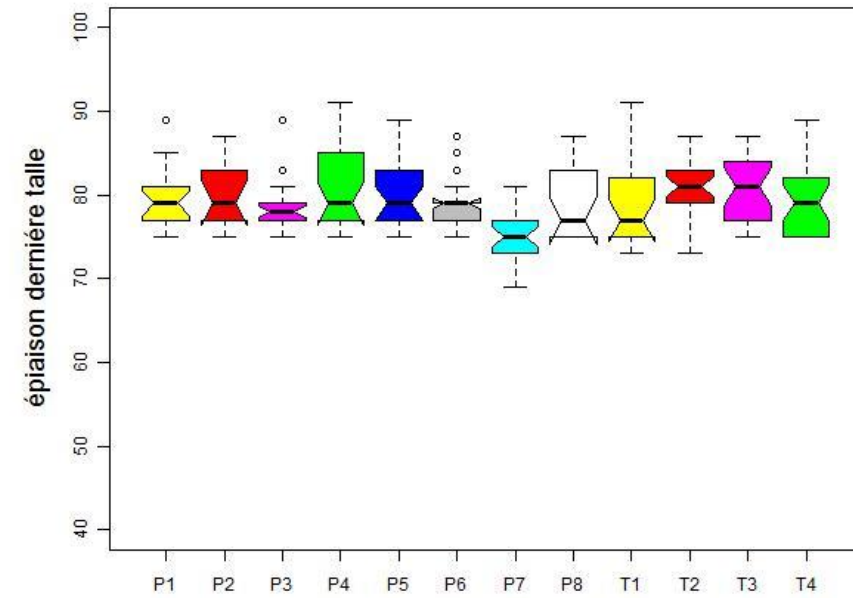


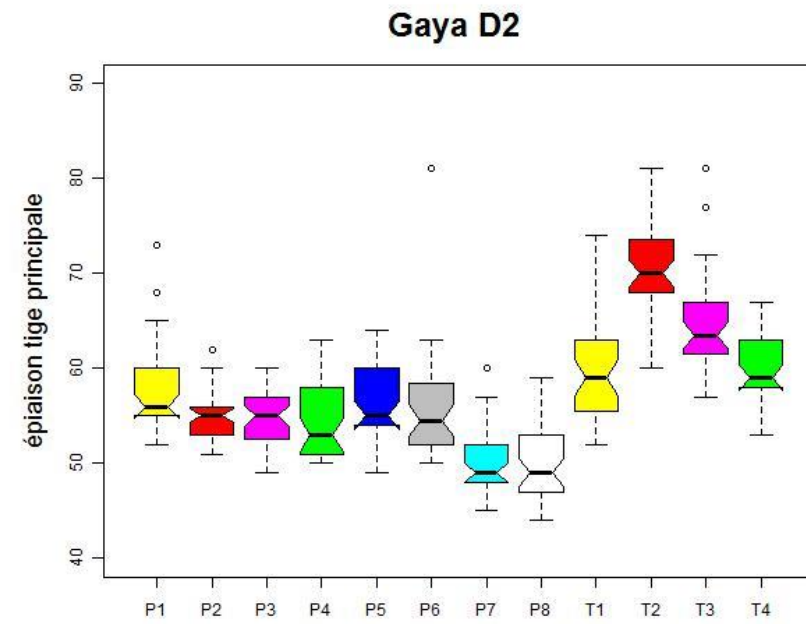
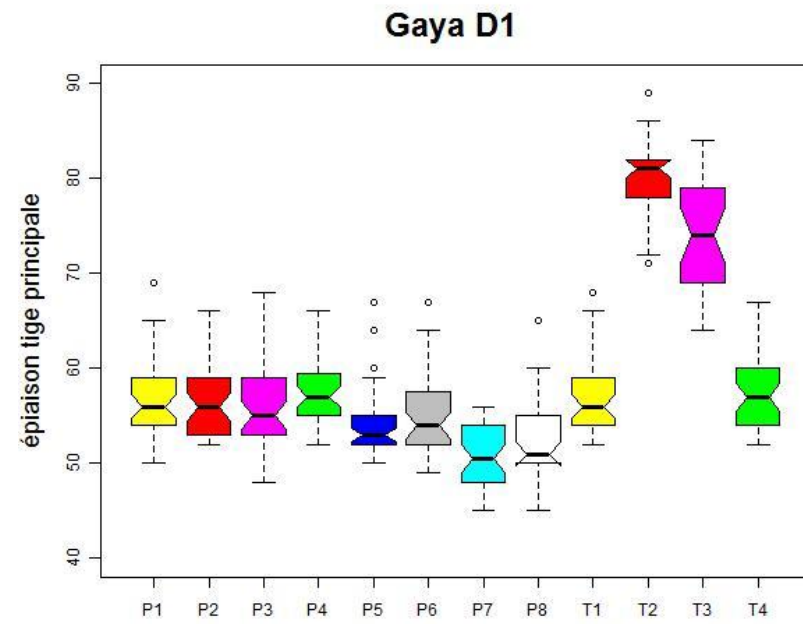


Maradi D1

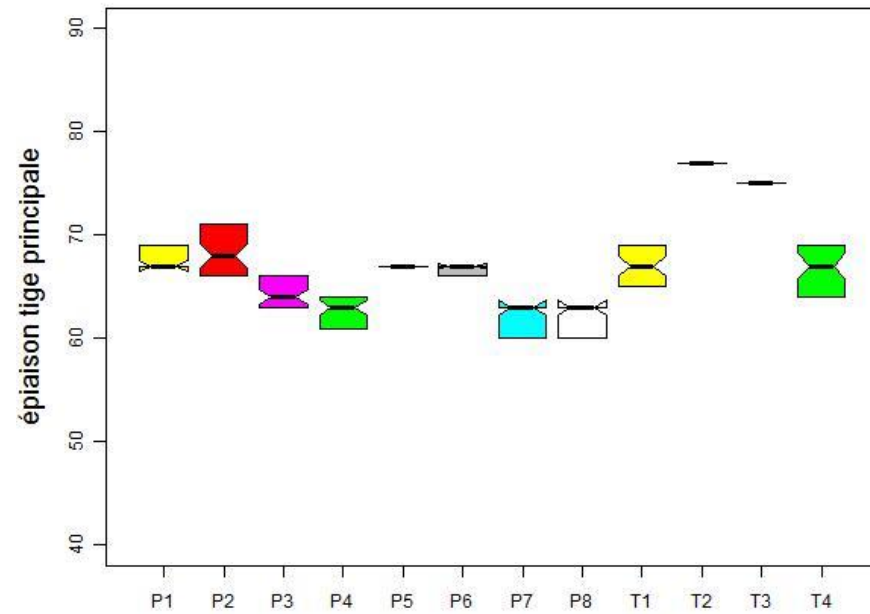


Maradi D2

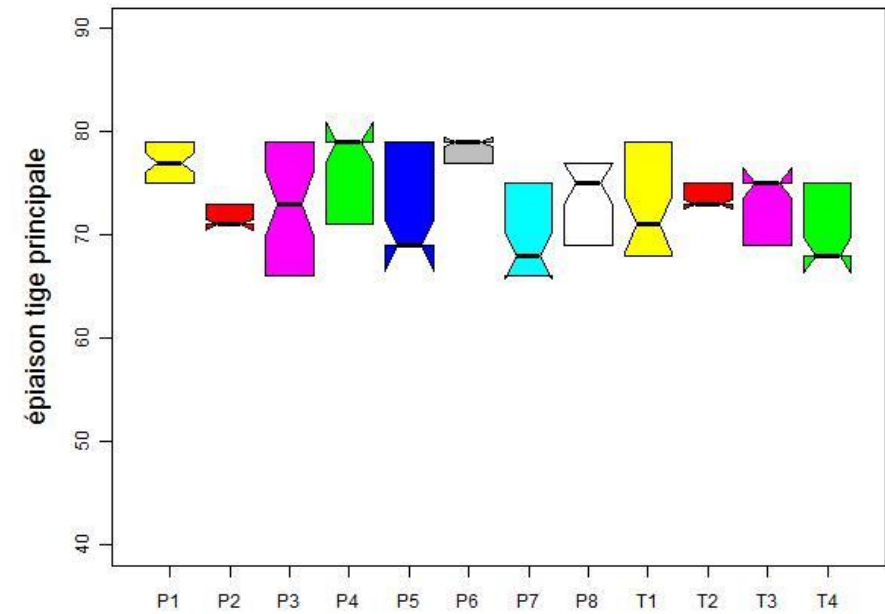


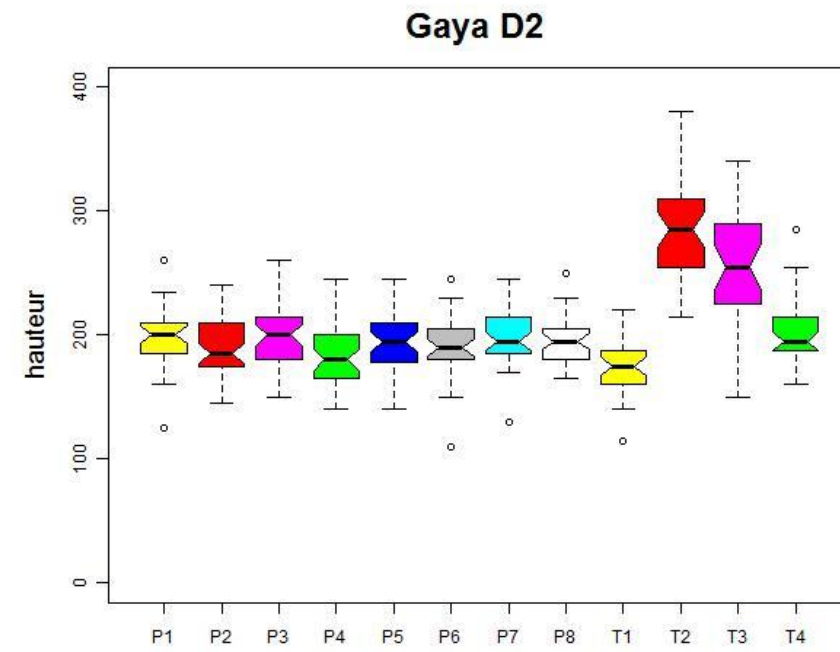
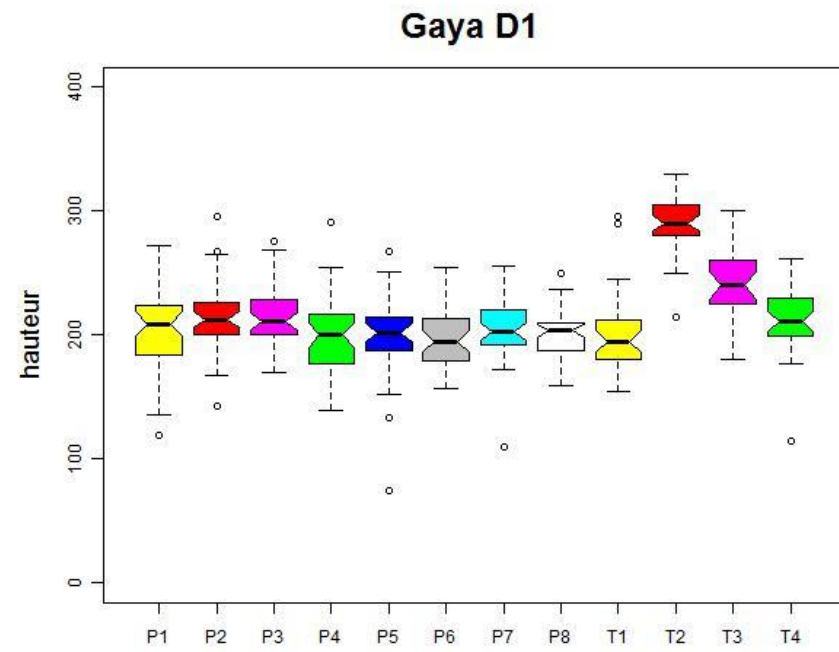


Maradi D1

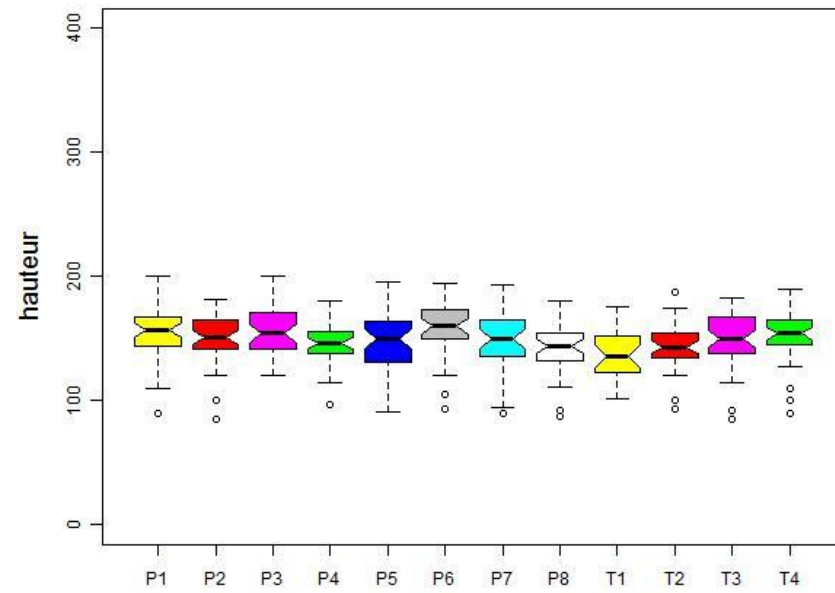


Maradi D2

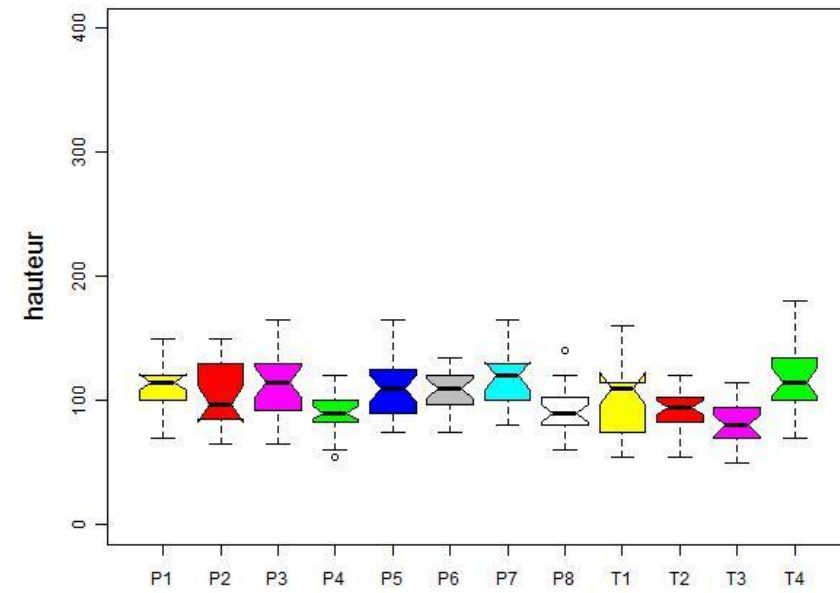


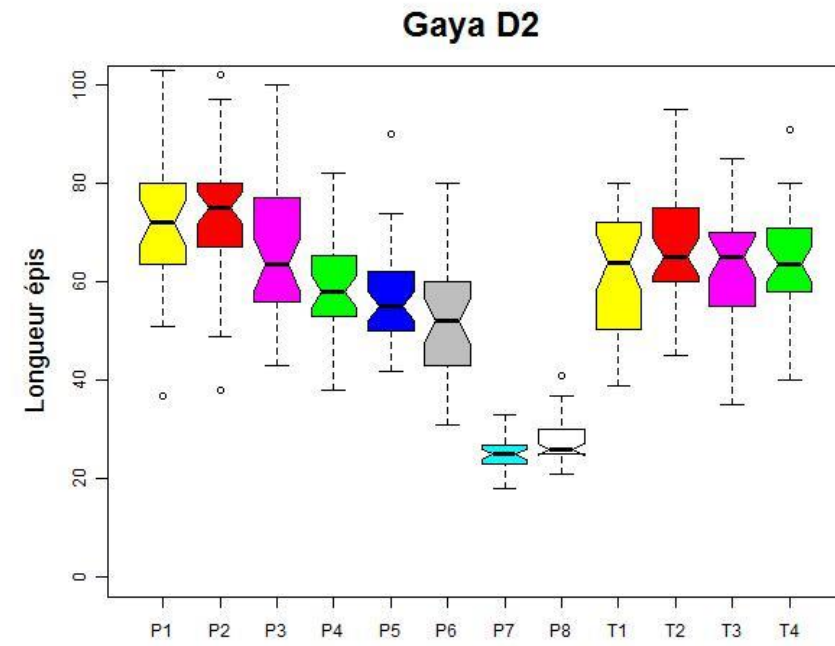
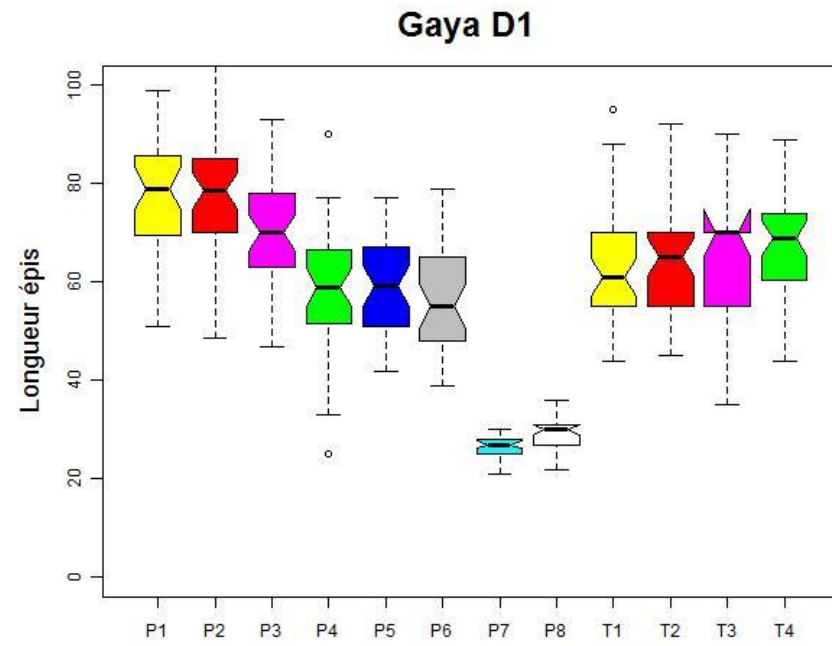


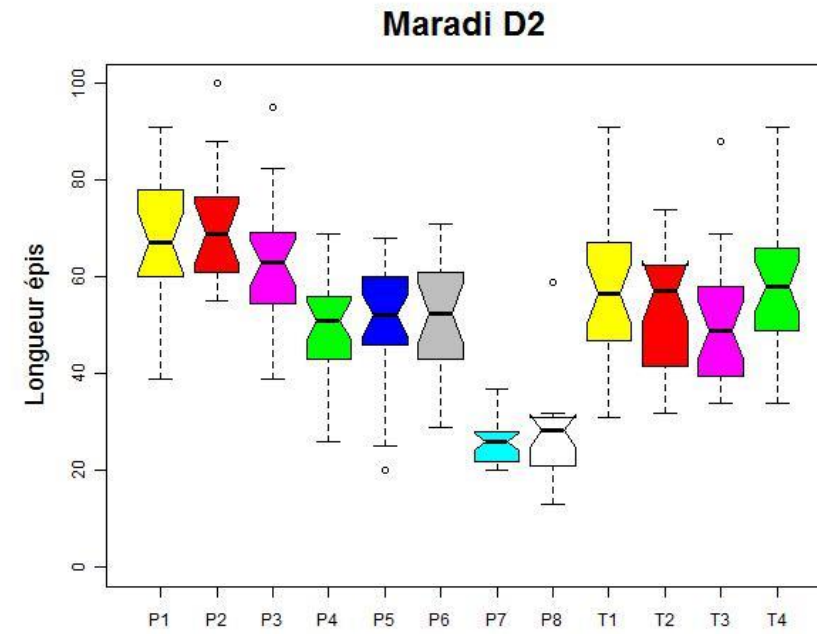
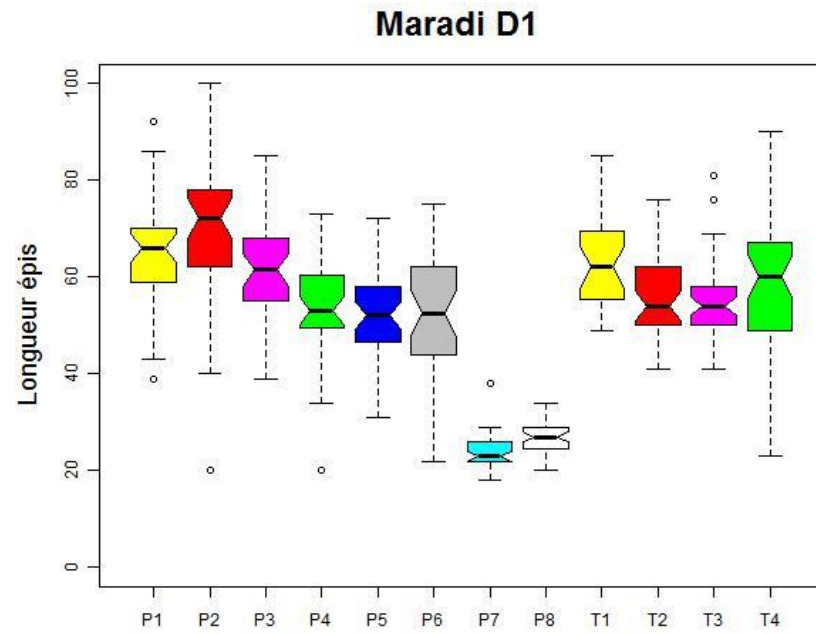
Maradi D1

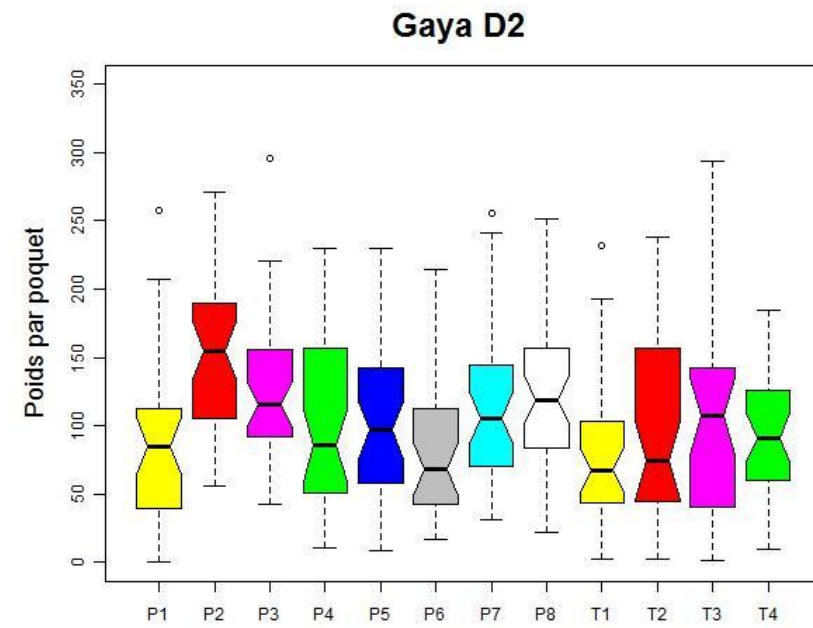
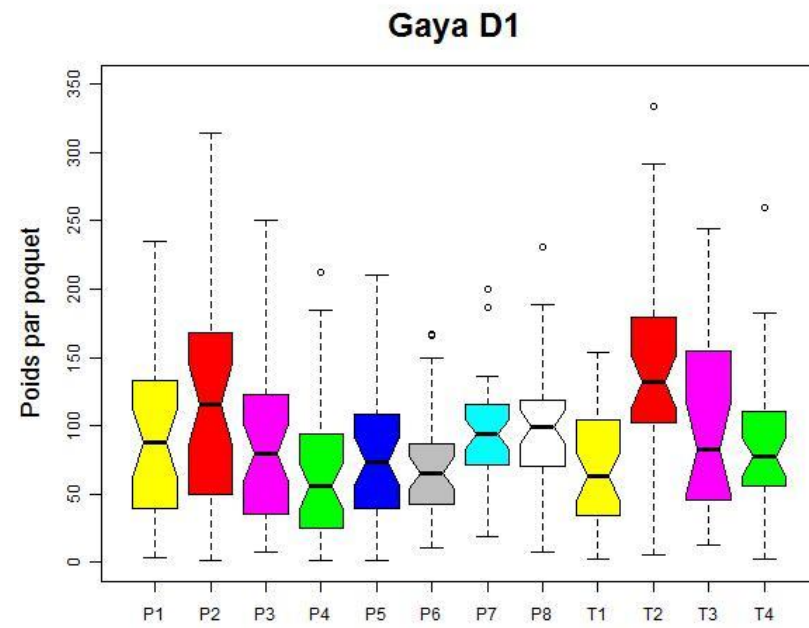


Maradi D2

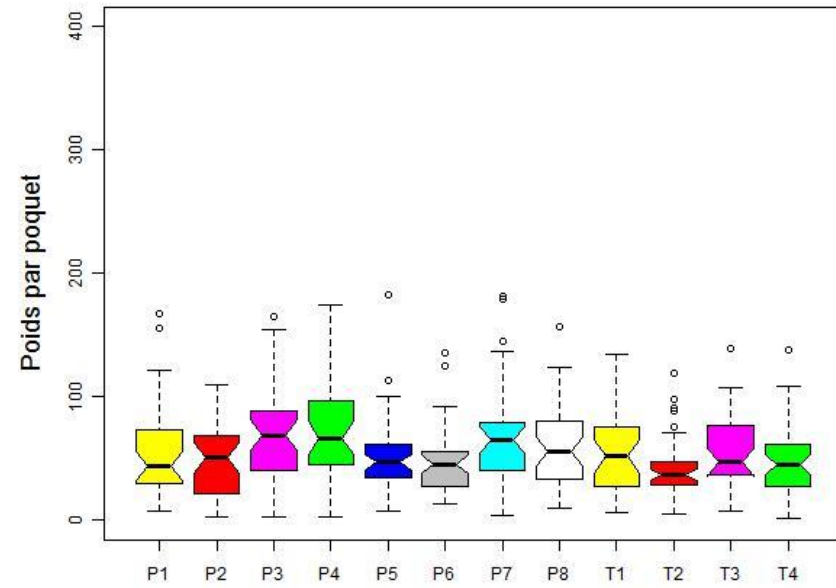




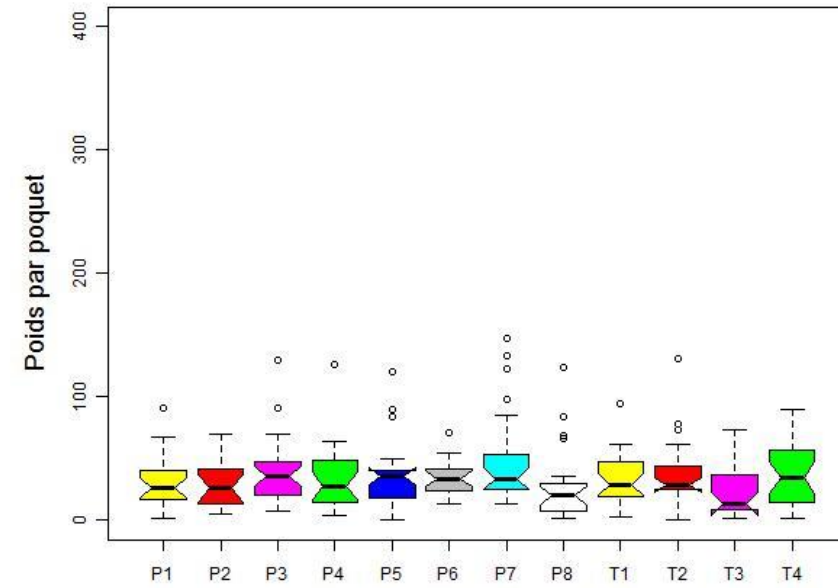




Maradi D1



Maradi D2



ANNEXE 8 : Article

Frontières des hommes et échanges des plantes cultivées

Social barriers to genetic exchanges in cultivated plants

Robert T^{1,6}, Luxereau A², Joly H³, Diarra M⁴, Benoit L³, Dussert Y^{1,6}, Jika Naino A^{5,6}, Abed A¹.

Univ. Pierre et Marie Curie¹, UMR 7206 CNRS-Paris Diderot-MNHN², CIRAD, UMR CEFÉ³, sociologue-consultante, Niamey⁴, Univ. A. Moumouni, Niamey⁵, Univ Paris-sud, UMR 8079⁶

Résumé

Une analyse comparative de la relation entre diversités ethnolinguistique et génétique a été menée dans le bassin du lac Tchad sur les variétés de trois espèces, le mil le sorgho et le pois de terre. Pour le mil, très allogame, les résultats conduisent à proposer l'hypothèse d'une coïncidence entre la distribution des groupes génétiques et celles de groupes ethnolinguistiques. Ainsi, des « barrières » sociales à la diffusion des échanges de variétés révélées par les enquêtes anthropologiques, limitent les flux de gènes. La répartition de la diversité génétique du pois de terre, autogame et de culture souvent marginale, révèle une histoire riche en échanges et circulations des semences, en accord avec un système de dénomination largement partagé par toutes les communautés, et une circulation marchande importante. Le sorgho, préférentiellement autogame, pour lequel les emprunts de variétés sont fréquents, révèle une situation intermédiaire. Les groupes génétiques ont une répartition fragmentée, la sélection pour la conservation de types nommés et le système de reproduction majoritairement autogame limitant les échanges génétiques entre ces groupes.

Abstract

A comparative analysis of the relationships between ethno-linguistic and genetic diversities has been carried out in the Lake Chad basin, on pearl millet, sorghum and Bambara groundnut varieties. Results suggest the hypothesis of a coincidence in spatial distribution of farmers social groups and pearl millet genetic groups, despite its outcrossing mating system. The ethnographic surveys indicate ethnic barriers that reduce exchanges of varieties and gene flow. The Bambara groundnut, a self-pollinated species, is mainly a marginal crop. Its genetic

diversity witnesses important seed exchanges that probably occurred throughout the history of the cultivation of this plant in this region. This result is in agreement with both the similar naming systems in the different ethnic groups and the important merchant exchanges of this crop. For sorghum, use and adoption of exotic varieties are frequent, which could contribute to explain the patchy spatial distribution of genetic groups. However, farmer's selection for the conservation of well-identified varieties and a mainly selfing mating system, contribute to limit gene flow between varieties.

Mots clés : Bassin du lac Tchad, mil, pois de terre, sorgho, diversité culturelle, diversité génétique, ressources génétiques, échanges, semences, variétés cultivées

Keywords : Lake Chad Basin, pearl millet, Bambara groundnut, sorghum, cultural diversity, genetic diversity, genetic resources, exchange system, seeds, landraces

L'étude conjointe des ressources génétiques, par les sciences de la vie et les sciences de l'homme, suscite autant d'enthousiasme que de difficultés chez les chercheurs. Chacun attend un supplément d'information formulé en termes simples voire déterministes, la validation d'une hypothèse qui va nourrir l'analyse et permettre d'affiner, voire de réorienter les problématiques. Or, par-delà la délicate définition d'un objet commun, les données, les méthodes comme les raisonnements sont spécifiques des disciplines.

Les travaux portant sur l'étude des relations entre pratiques paysannes et dynamique de la diversité génétique dans les agrosystèmes se sont pourtant largement développés ces dernières années. Ils ont montré toute la diversité des influences de ces pratiques, insérées dans des organisations sociales chaque fois spécifiques et différenciées selon la place et la personnalité des individus, sur la structure génétique⁵⁴ des espèces cultivées et leur évolution. Ce constat a été établi aussi bien pour des espèces à reproduction sexuée que pour des espèces à multiplication végétative (Brush *et al.*, 1981 ; Quiros *et al.*, 1992 ; Louette *et al.*, 1997 ; Elias *et al.*, 2001 ; Robert *et al.*, 2003 ; Vom Brocke *et al.*, 2003 ; Scarcelli *et al.*, 2006 ; Barnaud *et al.*, 2006 ; Samberg *et al.*, 2010).

Il existe deux grands mécanismes qui peuvent conduire à une relation entre l'organisation sociale et la structure génétique des populations de plantes cultivées : d'une part, les pressions de sélection exercées par les agriculteurs, en particulier au moment du choix des individus qui vont contribuer à la semence de la génération suivante ; d'autre part les flux de gènes qui sont contrôlés par le système de reproduction⁵⁵ et par la dispersion des graines, principalement assurée par les hommes chez les plantes cultivées. Ces pressions de sélection peuvent mener à la différenciation des variétés⁵⁶ cultivées pour les caractéristiques morphologiques ou physiologiques qui sont ciblées lors du choix des semences ou pour celles qui permettent une identification non ambiguë des types nommés et recherchés (Boster, 1985). Cette différenciation est donc la résultante d'une « adaptation locale » des variétés reconnues et

⁵⁴ Dans ce texte, le terme « structure génétique » fait référence à la manière dont la variabilité génétique évaluée au sein d'un ensemble de populations est organisée au sein d'un espace géographique ou d'un espace social donné.

⁵⁵ L'allogamie, fécondation croisée entre individus différents (d'une même population mais aussi de populations différentes), favorise la dispersion des gènes par le pollen. L'autogamie est l'autofécondation d'un individu (reproduction d'un individu avec lui-même).

⁵⁶ Nous utilisons le terme de variété dans un des sens donnés par le Dictionnaire de biogéographie végétale (Da Lage A. & G. Métaillé coord.) : « En agriculture et en horticulture, appellation donnée indifféremment aux taxons sélectionnés, spécifiques ou infraspécifiques, et aux cultivars ». Et nous spécifions fréquemment 'variété locale' en référence à la définition de ce dictionnaire : « Variété légumière ou fruitière qui, originaire d'un terroir donné, y a été entretenue tout à la fois pour son indéniable adéquation avec les conditions pédoclimatiques locales et pour ses appréciables qualités productives et gustatives, ainsi que parfois par tradition ».

nommées aux critères cognitifs et d'usage des agriculteurs, au même titre que la sélection naturelle peut exercer des pressions de sélection conduisant à l'adaptation des variétés aux conditions locales du milieu (biotiques et abiotiques). Dans ce cas, la sélection porte sur un nombre souvent limité de caractéristiques morphologiques directement ciblées ou associées aux caractères désirés, seules concernées par les différenciations qui en découlent.

Les modalités d'échanges des semences (entre agriculteurs en tant qu'individus participants d'un groupe social, entre générations d'agriculteurs et entre groupes sociaux différenciés), sont le plus souvent enchâssées dans des règles sociales suivies par une grande majorité des acteurs (Badstue *et al.*, 2006 ; Leclerc et Coppens, 2011 ; Labeyrie, 2013 ; Zimmerer, 2010). Elles se révèlent aussi diversifiées non seulement selon les contextes sociaux mais selon les plantes elles-mêmes (Wencélius, ce volume ; Violon 2011). La modulation de la fréquence et des quantités échangées selon les relations sociales des acteurs impliqués dans ces échanges et selon les variétés ou les espèces, peuvent avoir des conséquences importantes sur le niveau de différenciation des pools génétiques cultivés, dans la mesure où la migration est une force puissante d'homogénéisation génétique des populations, même si la proportion de migrants est faible (Wright, 1969). Mais, contrairement à la sélection qui concerne seulement les gènes qui sous-tendent les variations morphologiques ou physiologiques ciblées par les agriculteurs, l'effet des flux de gènes opère au niveau du génome entier.

Dans ces conditions, l'approche comparative de la structure génétique des variétés d'espèces différentes au sein d'un même espace géographique et des mêmes sociétés, doit permettre de mieux rendre compte non seulement de la différenciation des modalités d'échanges selon les espèces mais aussi de ses conséquences sur l'organisation, au sein de cet espace, des ressources génétiques. Nous nous sommes donc intéressés à trois espèces, le mil, le sorgho et le pois de terre, au sein du bassin du lac Tchad qui est une zone de forte diversité, que ce soit au niveau variétal ou au niveau génétique pour ces trois espèces (Tostain, 1992 ; Somta *et al.*, 2011, Deu *et al.*, 2008 ; Saïdou *et al.*, (ce volume). Le mil a été domestiqué en Afrique de l'ouest, et selon certains auteurs, le pois de terre aurait pu l'être dans la zone orientale du bassin du lac Tchad. Néanmoins, les différentes études génétiques menées jusque là sur ces espèces dans cette région sont très difficilement comparables, compte tenu de la disparité des échelles spatiales et de sociétés dans lesquelles les unes et les autres ont été réalisées. Ce travail présente une synthèse de données bibliographiques parfois restreintes à certains territoires particuliers, mais aussi de données nouvellement acquises dans le cadre d'enquêtes anthropologiques et d'études génétiques réalisées lors d'un programme de recherche (programme PLANTADIV/ANR) commun sur les mêmes sociétés et les trois espèces.

Le mil (*Pennisetum glaucum*) des ressources génétiques dont les discontinuités suivent les « frontières » des groupes ethnolinguistiques.

Les résultats acquis sur le mil ont montré que la diversité variétale échantillonnée sur l'ensemble géographique du bassin du Lac Tchad, est organisée au sein de cinq groupes génétiques, dont la répartition géographique spatiale est clairement organisée selon un axe nord-ouest-sud-est (Luxereau *et al.*, sous presse ; figure 1a dans cet article). Une séparation franche existe entre les groupes génétiques caractéristiques du Cameroun et du sud du Tchad et ceux du Niger, en pays hausa et zarma, faisant apparaître une première barrière à la circulation des gènes chez cette plante fortement allogame, de part et d'autre du lac Tchad⁵⁷.

Les discontinuités génétiques mises en évidence pour le mil, permettent de proposer l'hypothèse selon laquelle leur délimitation se superpose avec les zones de contact entre les groupes ethniques peuplant la région étudiée, caractérisés par leur langue, leur histoire, leurs pratiques de vie quotidienne. L'échantillonnage réalisé ne permet pas de tester formellement cette coïncidence dans la région du nord Cameroun, dans la mesure où la très grande diversité des groupes ethnolinguistiques est mal représentée par notre échantillonnage des variétés locales collectées. Mais à l'ouest du lac, il est particulièrement intéressant de noter que la zone limitrophe entre la région haoussaphone et la région zarmaphone voit se dessiner un groupe génétique (en blanc sur la figure 1a) différent du groupe génétique très majoritaire de la région haoussaphone (en noir sur la figure 1a). Des échantillons supplémentaires issus de l'ouest du Niger (région Zarma-Songhay) seront nécessaires pour confirmer cette tendance. De manière tout aussi intéressante, les variétés locales de mils de la zone sahélienne au Tchad apparaissent comme des mélanges entre le groupe génétique caractéristique de l'ensemble hausa et les groupes génétiques de l'est soudanien (figure 1a). On pense à l'influence que l'empire du Kanem-Bornou a exercé sur l'ensemble des populations des rives du lac et que les historiens font remonter aux IX-X^e siècles (Urvoy, 1941 ; Lange, 1984). Leurs variétés locales constitueraient-elles aujourd'hui ou auraient-elles constitué un ensemble transfrontalier ? Cette hypothèse rejoint celle d'une « migration d'une sélection de mils tardifs issus d'un foyer secondaire de variation situé autour du lac Tchad, vers la zone soudanienne de l'Afrique de l'Ouest » émise par Tostain (1988 : p 481). L'ajout de variétés de mil des Kanuri riverains du

⁵⁷ Même si l'absence, dans cette étude, des mils des Kanuri du Niger, et de ceux représentés au Nigéria et dans le Nord Cameroun laisse planer un doute sur les limites géographiques de la répartition des groupes génétiques révélés dans notre étude.

lac, absentes de notre échantillon, permettra peut-être d'y voir plus clair. Enfin, les contours entre les groupes génétiques ne sont pas complètement étanches, comme le montre, au sein des groupes majoritaires de chaque région, l'existence de combinaisons caractéristiques d'autres groupes génétiques.

Cette organisation géographique fait écho à la répartition spatiale (analysée cette fois seulement pour le Niger) des grands types nommés correspondant dans le cas du mil au niveau variétal⁵⁸. Les principales variétés locales sont en effet cultivées dans des aires culturelles juxtaposées d'est en ouest et qui sont liées aux ensembles linguistiques et culturels (qui ne s'arrêtent pas aux frontières des états) bien plus qu'aux conditions pluviométriques pourtant drastiques (Luxereau *et al.*, sous presse). Les hommes voyagent entre le fleuve Niger et le lac Tchad et nombre d'entre eux se sédentarisent au sein de villages appartenant à un autre groupe linguistique ou un autre groupe historique que le leur, sans leur cortège variétal de mil ou en le perdant rapidement. Ces grandes variétés locales nommées que l'on peut qualifier « d'identitaires » et qui sont différenciées par des caractéristiques agromorphologiques, demeurent stables ; elles n'ont pas disparu et pratiquement pas bougé de leur aire reconnue en 1976 (Borgel et Sequier, 1977). En revanche les variétés améliorées qui ont été adoptées, transgressent hardiment ces frontières.

Au vu de ces résultats acquis auprès des agriculteurs nigériens, il était intéressant de vérifier si on observe la même situation avec deux autres espèces, le sorgho et le pois de terre, sachant bien que ces comportements d'attachement de ces agriculteurs aux mils « de leurs ancêtres, ceux qui sont adaptés à leur sol et à leur climat », qui sont « plus forts [que ceux que l'on introduit] », risquaient de ne pas être identiques pour ces deux autres plantes, ni pour d'autres sociétés.

Le sorgho (*Sorghum bicolor*): des variétés qui circulent mais qui restent génétiquement différenciées

Diversité des sorghos au Niger

⁵⁸ En Zarma et en Hausa, le terme 'mil' correspond à l'espèce mais uniquement sous sa forme domestique. Deux sous-catégories sont reconnues : les mils précoces et les mils tardifs. Elles englobent des variétés locales reconnues et nommées qui sont donc les taxons terminaux.

En effet pour ces agriculteurs nigériens, à côté de cette céréale sacralisée qu'est le mil, le sorgho fait figure de céréale seconde⁵⁹. Dans l'organisation du travail et les surfaces emblavées, dans la diète quotidienne des populations rurales et les offrandes rituelles, le sorgho accompagne et suit le mil. En pays zarma, il n'était pas cultivé au milieu du siècle dernier dans de nombreux villages qui préféraient réaliser toutes leurs préparations alimentaires à partir du mil, céréale de goût fin. En revanche, en pays hausa, une diète équilibrée ne saurait exister sans le *tuwo* du soir, une polenta de différentes moutures de sorgho.

La première difficulté, classique, réside dans l'identification des taxons, de leur rang dans les classifications scientifique et vernaculaire. Les naturalistes distinguent, au sein de l'espèce *Sorghum bicolor* des races voire des hybrides entre ces races (de Wet et Harlan, 1971), qui ne font pas sens pour ces agriculteurs nigériens, quels que soient leurs groupes d'appartenance⁶⁰. En revanche, les sorghos à tige sucrée, nommé partout *takanda*, ne sont pas inclus dans la catégorie englobante des autres sorghos alimentaires, *dawa* en hausa, *hamo* en zarma et *n'gaouri* en kanuri⁶¹. La construction des noms des différentes variétés reconnues localement entraîne souvent des confusions. Certaines ont un nom particulier (*kaura*, *fidewa*, *janjare*, etc...) et on peut alors cerner leur aire de culture à l'intérieur d'un même ensemble linguistique⁶². D'autres noms sont construits avec un élément discriminant descriptif ajouté au terme de base, par exemple le 'sorgho rouge' qu'on trouve partout à l'échelle nationale, bien que les caractéristiques agro-morphologiques puissent être différenciées selon les localisations (mais pas toujours)⁶³. Ainsi, dans certains cas, même à l'échelle d'un village, plusieurs

⁵⁹ Au contraire chez les Duupa dans la zone soudanienne camerounaise, l'agrosystème est dominé (depuis les années 1955-60) par le sorgho (Gariné, 2002). 59 termes désignant différentes formes y ont été recueillis qui, après un travail de réduction de la synonymie, aboutissent à une liste de 46 taxons terminaux vérifiés (Barnaud et al., 2006)

⁶⁰ Les classifications vernaculaires de cette région sont souvent, à l'image de la situation nigérienne, muettes sur la distinction en races.

⁶¹ Contrairement au mil, la précocité des sorghos n'est pas retenue comme critère de différenciation de catégories englobantes.

⁶² Ces analyses s'appuient sur des relevés de 2003, effectués par questionnaires sur le nom des variétés présentes dans 79 villages (Bezançon coord, 2003), et sur des enquêtes portant plus globalement sur l'agrodiversité menées dans le cadre du programme PLANTADIV au Niger, Tchad et Cameroun (Gariné coord. 2008). Elles s'adossent aux données recueillies sur ce thème lors de séjours à plus longs cours, dans des villages haoussa, zarma et kanuri depuis 1990.

⁶³ Selon Borgel et Sequier (1977 : 47) les sorghos rouges que l'on trouve partout en pays hausa sont de type *durra x caudatum*, ceux de décrue du lac Tchad sont plutôt à prédominance *caudatum*, ceux du pays zarma sont à dominante *durra* mais on trouve également des types *durra x caudatum*. Ils ne sont pas pris en compte ici bien qu'ils soient très représentés et nommés partout.

variétés locales peuvent être agrégées sous le même terme comme dans le bourg de Baleyara où 4 variétés, pourtant nettement distinguées par les informateurs, sont nommées ‘sorgho blanc’ : un de ces sorghos est moderne, récemment introduit par achat sur le marché local et donne une farine rouge ; un autre donne des épis moyens à petits sur de nombreuses tiges alors qu’un troisième donne de gros épis sur moins de tiges, le dernier est aussi utilisé pour la teinture. Des noms peuvent être allusifs (‘la femme honteuse’ pour un sorgho crossé) et se retrouvent dans plusieurs régions, mais quelquefois avec une légère déformation : on peut associer ‘l’aveugle malin’ à ‘l’aveugle maligne’, mais rien n’est vraiment sûr pour les sorghos ‘ne regarde pas le Peul’ et ‘ne regarde pas les vaches’ ! Sur ce modèle, des variétés nouvelles ont ainsi un nom suggérant par exemple leur précocité comme ‘voiture’ pour une variété introduite il y a plusieurs décennies (et actuellement considérée comme locale) ; d’autres peuvent être nommées en référence à une plus ancienne comme ‘tu dépasse la voiture’, ou encore à une origine réelle ou supposée, ‘la voiture de Maradi’, ‘celui de Dakar’ ou à un introducteur, ‘celui [du président] Kountché’. Enfin il faut bien souvent attendre quelques années pour que les variétés introduites, et acceptées après expérimentation, soient nommées et certaines, issues de la recherche agronomique, reçoivent des dénominations multiples tant celles des obtenteurs, souvent imprononçables dans les langues locales, invitent à des créations. Il faut bien reconnaître que cet effort de précision exclusive dans les désignations et la classification intéresse nettement plus les chercheurs que les agriculteurs, mais ne facilite pas l’analyse car le niveau de consensus des nomenclatures locales doit être pris en considération (voir une proposition dans l’article sur l’origine du sorgho repiqué A Saïdou *et al.*, dans cet ouvrage).

La répartition géographique des grandes variétés localement nommées (qui ne posent pas de problème d’identification⁶⁴) est plus complexe que pour les mils. Comme pour eux, de nombreuses variétés sont toujours présentes et n’ont pas ou peu bougé de leur aire reconnue en 1976 (Borgel et Sequier, 1977). Cette localisation est largement liée à des facteurs ethno-culturels plutôt qu’à la pluviométrie. Ainsi, de part et d’autre de la vallée du Dallol Maouri, correspondant à la frontière linguistique entre régions zarmaphone et haoussaphone autant qu’à la frontière politique entre le Zarmaganda (centré sur Dosso) et l’Arewa (déjà hausa,

⁶⁴ Selon Borgel et Séquier (1977), la variété *akuya* peut être scindée en plusieurs types : le type caudatum serait à agréger avec la variété *mota* tandis que les types *durra x caudatum* et *durra x guinea* formeraient un groupe particulier.

centré sur Dogon Doutchi et Makalondi) deux sorghos se font, en quelque sorte, face⁶⁵ : à l'ouest, le *sokomba* (guinea et guinea x caudatum) est présent dans le cœur du pays zarma, jusqu'au fleuve Niger ; à l'est le *bagoba* (durra x caudatum) déborde de l'Arewa sur l'Ader, un autre Etat hausa historiquement distinct. Mais certaines aires ont clairement rétréci⁶⁶. Pour d'autres, la répartition des variétés semble moins homogène qu'en 1976 : par exemple le sorgho *lala* non seulement a disparu du Damagaram (où il persiste cependant dans un village) mais présente une répartition assez lâche dans son aire antérieure manga (où il n'est plus aujourd'hui cultivé que dans 4 des 7 villages échantillonnés).

Le fait marquant de ces relevés est la croissance du nombre de variétés nommées (Chantereau *et al.*, 2010). Cette progression se marque au niveau des surfaces cultivées en sorgho qui ont cru entre 2003 et 2007 de 25% alors que la croissance des surfaces en mil n'était que de 0,8% (INS Niger, 2008). Dans l'ouest zarma, de nombreux villages qui ne cultivaient que du mil, se sont ouverts à la culture du sorgho qui apparaît maintenant pratiquement partout, avec 3 à 4 variétés nommées (anciennes ou récentes) par village. La croissance démographique et les épisodes répétés de sécheresse⁶⁷, ont contribué à y populariser cette plante. Dans la région de Maradi, cœur du pays hausa, grand consommateur de pâte de sorgho, on trouve en moyenne 9 à 10 variétés locales (toujours plus que de variétés de mil). Les cultivateurs de Rafin hwada par exemple, qui bénéficient de terroirs d'erg sableux et de bas-fonds argilo-sableux, citent 20 noms de variétés présentes au village (chacun en cultivant 3 ou 4).

Si l'on retrouve une grande partie des taxons nommés trente ans auparavant⁶⁸, le cortège des variétés cultivées dans un même village a largement varié. Dans le village de Rafin hwada cité plus haut, à côté d'anciennes variétés présentes pratiquement partout dans la région (*mace da kumiya*, *jad dawa*, *mota*, *makaho da wayo* ou *jan jare*), 10 nouvelles très rarement citées existent, dont 5 sont des introductions récentes. A Tajay, village proche de Rafin hwada, 2 anciennes variétés locales (*a je biki* et *ebbazanga*) ont été perdues au cours de sécheresses

⁶⁵ Cette même frontière est opératoire pour distinguer deux variétés de mil, suggérant fortement l'influence des facteurs sociétaux (peut-être de préférences alimentaires) et donc de barrières, dans ces répartitions géographiques.

⁶⁶ Par exemple, ce *sokomba* a pratiquement disparu de la rive ouest du fleuve Niger, difficilement accessible depuis les grands marchés de la rive est.

⁶⁷ Le sorgho peut être semé plus tard que le mil, c'est-à-dire après la mi-juillet. Il est utilisé pour remplacer les pieds de mil non germés ou desséchés après semis.

⁶⁸ Selon Chantereau *et al.* (2010 : 36), « 54 % des noms des accessions de la prospection 1976 sont encore utilisés en 2003 et 32 % des variétés de la prospection 1976 sont retrouvées en 2003 dans les mêmes villages sous le même nom ».

sans être remplacées car les agriculteurs précisent qu'ils « n'en avaient pas besoin ». Comme le notaient déjà Borgel et Sequier (1977 : 44), les agriculteurs ne reproduisent pas forcément leur assemblage de sorgho d'une année sur l'autre mais font individuellement une rotation dans le temps de leurs variétés, contrairement au mil bien plus stable. Ils expérimentent des variétés (ou des espèces) nouvelles, acquises sur les marchés quelquefois éloignés (comme l'indiquent les désignations faisant référence à l'étranger ou à des régions éloignées), auprès de services de vulgarisation agricole, auprès de parents ou d'amis. Le nombre particulièrement élevé de variétés locales de sorgho n'apparaissant qu'une seule fois (54 occurrences de ce type recueillies pour le cœur du pays hausa) souligne qu'il se prête particulièrement bien à des emprunts plus ou moins pérennes. De plus, alors que les migrants adoptent les variétés de mil cultivées localement, il semble qu'ils ne fassent pas toujours de même avec les variétés locales (ou toutes les variétés) de sorgho⁶⁹, du moins dans le court ou le moyen terme. Le fait qu'on puisse trouver des sorghos d'une variété ancienne éloignés de leur aire de culture actuelle peut suggérer que le consensus sur le choix des variétés est moins fort pour les sorghos que pour les mils et que les barrières sociales – auxquelles il faut adjoindre l'autogamie relativement forte du sorgho – jouent un rôle différent selon les espèces.

Distribution régionale des sorghos

Les données génétiques obtenues sur le sorgho pluvial confortent l'idée que les variétés locales pourraient circuler entre groupes ethnolinguistiques plus abondamment que pour le mil, et parfois loin de leur aire principale de culture. A l'échelle du bassin du lac Tchad, nos analyses montrent que la diversité variétale échantillonnée est organisée au sein de quatre groupes génétiques (Figure 1b), dont la répartition géographique spatiale est moins restreinte que ce que nous avons observé pour les groupes génétiques chez le mil. Une séparation assez franche existe cependant entre les groupes génétiques caractéristiques du Cameroun et du sud du Tchad et ceux caractéristiques du Niger. Mise à part l'existence d'un groupe (en noir sur la

⁶⁹ On trouve par exemple un sorgho *mota maradi* (que son nom associe clairement au pays hausa) dans un village zarma à une soixantaine de kms de Niamey, associé au *sokomba* bien situé dans sa zone ancienne de culture. De même, la variété de sorgho analysée pour le village de Bargaja appartient à un groupe que l'on retrouve au Nord Cameroun et au Sud du Tchad. Ce fait est à mettre en relation avec l'organisation du réseau d'échange de ce village riverain du Nigeria, orienté pour partie sur les marchés nigériens mais plus encore sur les centres urbains nigériens.

figure 1b) montrant une continuité dans sa répartition géographique, de la région haoussaphone au Niger à la région du lac Fitri au Tchad, les trois autres groupes génétiques ne présentent pas de structuration géographique dans la mesure où l'on retrouve des variétés de chacun de ces groupes dans l'ensemble du bassin du lac Tchad. Cependant on doit noter que, chaque variété est presque toujours assignée à un seul groupe génétique.

Une interprétation possible à cette configuration pourrait trouver sa source dans l'histoire de la domestication et de la diffusion du sorgho en Afrique : le bassin du lac Tchad est au confluent de nombreuses migrations qui y ont apporté des variétés de sorgho des différentes races reconnues par les botanistes (*bicolor*, *caudatum*, *guinea* et *durra*) résultant de différentes histoires évolutives. L'association historique des races botaniques avec les groupes ethnolinguistiques a été proposée par de nombreux auteurs (Doggett 1988, pour une revue pp 43-56). Les variétés de la race *guinea* viendraient de zones humides de l'ouest de l'Afrique. Les variétés de la race *durra* auraient d'abord été cultivées par les Arabes et les Africains dans les zones sahéliennes alors que les variétés de la race *caudatum* sont généralement attribuées aux peuples parlant les langues Nilo-sahariennes, dominantes au Soudan et au Tchad. L'appartenance tranchée, dans nos données, d'une variété à un groupe génétique pourrait être le résultat de cette histoire, chaque groupe ethnolinguistique cultivant aujourd'hui des variétés de différentes races mais chaque variété gardant son identité génétique. Le système de reproduction principalement autogame pourrait favoriser ce maintien, mais le rôle des sélections exercées par les agriculteurs à chaque cycle de culture pour le choix de leurs semences est sans doute essentiel. Deu et al. (2008) montrent que les races botaniques structurent très significativement la diversité génétique des variétés qu'ils ont étudiées au Niger. A une échelle spatiale plus large, les résultats de Billot et al. (2013) sur une collection mondiale de 3370 accessions montrent que c'est l'origine géographique (à l'échelle de la sous-région) qui est le facteur le plus fortement associé à la structure génétique du sorgho pluvial. Notre échantillonnage n'a pas permis l'identification formelle des sorghos collectés aux différentes races. Nous n'avons donc pas pu estimer la contribution de la différenciation génétique entre races dans la structuration de la diversité génétique des sorghos que nous avons observée. Cependant, Deu et al. (2008) montrent que la diversité ethnique est aussi un facteur significativement associé, bien que dans une moindre mesure que la classification en race botanique, à la structure génétique des variétés locales de sorgho au Niger. En particulier, ces auteurs montrent une différenciation génétique significative entre les variétés des Kanuri et celles des Zarma/Songhay, dont les réseaux relationnels ne se développent pas sur les

mêmes aires géographiques. La complexité et la disparité des niveaux de structuration de la diversité génétique des sorghos dans ces différentes études soulignent l'importance de l'échantillonnage et du choix de l'échelle spatiale à laquelle les analyses sont réalisées pour comprendre les mécanismes qui opèrent. Notre étude permet de confirmer pourtant que les variétés circulent, comme le montre en particulier la présence à Kalfou ou Karofane, villages hausa du Niger, de populations de sorgho appartenant à un même groupe génétique qu'au nord Cameroun (en blanc sur la carte).

Le pois de terre (*Vigna subterranea*): des ressources génétiques marquées par des circulations et des mélanges à travers de vastes aires géographiques.

Le pois de terre fait partie, comme les mils et les sorghos, du cortège de plantes domestiquées dans la région et qui sont présentes dans la quasi-totalité des villages échantillonnés au Niger, au Tchad et au Cameroun. Toutefois, sa répartition est loin d'être homogène à l'échelle des villages, des petites régions ou de l'ensemble du bassin du lac Tchad. Il n'est vraiment quantitativement important que chez les Sara dans le Sud Tchad, dans la région de Dogon Douchi au Niger et dans une moindre mesure dans les monts Mandara et les plaines du Diamaré et de la Bénoué au Cameroun. Dans la région de Sahr au Tchad, le pois de terre est un aliment de base, produit essentiellement par les hommes dans des grands champs, sans tri selon les couleurs qui sont pourtant nommées⁷⁰ ; il est aussi largement acheminé sur les marchés des villes où il est assigné aux Sara (Garine *et al.*, 2013). Dans les monts Mandara (Seignobos, 2014), le pois de terre est au contraire une culture de femmes et il est cette fois cultivé sur de petites parcelles ou des planches séparées, les 4 à 7 variétés reconnues par leur couleur étant traitées en culture pure. Partout ailleurs, le pois de terre est essentiellement produit par les femmes, en très faible quantité, pour l'autoconsommation, les cadeaux et le marché. Sur ces parcelles exiguës, les graines peuvent être séparées entre les blanches et toutes les autres mais pas toujours. Cependant il faut noter qu'à l'image de ces petites cultures féminines⁷¹, toutes les femmes d'un village sont loin d'avoir chaque année la semence nécessaire pour en produire régulièrement et, qu'il n'est pas rare de trouver un ou deux

⁷⁰ Les Sara ont une vingtaine de noms différenciant les couleurs (souvent en référence à un pelage ou un plumage) qui ont été utilisés dans un jeu de société, aujourd'hui tombé en désuétude (Raimond, com. pers.).

⁷¹ De nombreuses productrices perdent leur semence et les prix avant les semis excèdent souvent leur capacité d'achat.

hommes qui en cultivent une petite quantité pour la vente (comme le sésame ou l'oseille de Guinée). Dans la région de Dogon Douchi au Niger et dans quelques villages plus éloignés⁷², le pois de terre est devenu une culture de rente. Il est dès lors cultivé en plus grands champs par des femmes et depuis une vingtaine d'années, voire moins, par des hommes. Selon l'expression d'une cultivatrice kanuri de Turban Gida, « les hommes s'y sont mis, tout change ». Les statistiques officielles, (à prendre avec précautions) confirment la croissance de cette production qui demeure toutefois marginale au niveau national, car les surfaces dédiées seraient passées entre 2002 et 2009 de 21,2 à 72,2 millions d'hectares (INS Niger, 2008).

Partout, le pois de terre est reconnu et nommé au niveau de l'espèce. Il est désigné alors par un terme de base qui, ici comme dans bien d'autres régions d'Afrique, est celui qui s'applique aujourd'hui à l'arachide (Bahuchet et Philipson 1998 ; Cloarec-Heiss et Nougayrol, 1998 ; Blench 1998 ; Blench et Dendo, 2007), auquel est ajouté le discriminant, 'des femmes' ou 'ronde' par exemple. Mais ce n'est pas toujours le cas : *anniya* en zarma, *ek 'korega* en hausa et *n'gangalo* en kanuri sont spécifiques⁷³. A un niveau taxonomique inférieur, les agriculteurs différencient les couleurs⁷⁴. Les représentations locales d'une reproduction des plantes à l'identique, sur le mode asexué, déjà analysées au Niger pour le mil (Robert et al, 2003), laissent penser que les couleurs des graines apparaissent de manière aléatoire, non pérenne d'une génération à l'autre, et qu'il n'y a donc pas de variété ou de lignée stabilisée. Les femmes surtout, estiment que « toutes les couleurs sortent, quelle que soit la semence et même les blanches peuvent donner des graines colorées ». En aval, les pratiques techniques peuvent apparaître quelque peu contradictoires – ou plutôt évolutives – puisque le tri des semences, lorsqu'il est effectué, ne concerne le plus souvent que les graines blanches qui ont plus de valeur gustative que les autres et une valeur économique croissante.

L'organisation même de la culture et la destination des récoltes suggère une forte circulation marchande. Les récoltes féminines sont maigres : pour les Monts Mandara, Seignobos (2014)

⁷² Le village de Jigawa, en lisière des pays hausa et kanuri, affiche 6 pois de terre différents produits exclusivement par des hommes pour la vente (Guiberou, 2010).

⁷³ Les appellations descriptives par exemple du bruit que font les grains dans la gousse, de la forme de la gousse, sont bien attestées. Selon certains informateurs, le terme kanuri *n'gangalo* référerait non pas à l'arachide mais au niébé *n'galo*.

⁷⁴ Les distinctions les plus générales réfèrent à la couleur des grains caractérisant les taxons terminaux. En pays hausa, les locuteurs distinguent un échelon intermédiaire selon les usages : les 'petites' variétés ou les 'noires' englobent les graines colorées qui sont généralement mélangées en cuisine, versus les 'grosses' (ou les 'blanches' ou encore 'les peules') préparées, vendues et le plus souvent cultivées séparément.

évoque quelques cuvettes ; au Niger les chiffres couramment cités (Diarra, 2011) sont de 3 à 7 sacs (dont un pour l'autoconsommation et la semence, un pour les cadeaux et le reste pour la vente). Les attaques de ravageurs ou les mauvaises récoltes entraînent assez fréquemment une rupture dans la conservation des semences des femmes (comme dans le cas du souchet). Elles peuvent alors se réapprovisionner dans la famille ou le village. Cependant, la faiblesse des ks les oblige bien plus souvent à acheter de nouvelles semences sur le marché, soit auprès d'autres femmes qui spéculent et ne vendent qu'au moment des semis, soit auprès de revendeurs. Les semences locales sont préférées mais l'essentiel est d'en trouver qui soient morphologiquement identiques aux leurs. Entre achat et vente, un circuit marchand, local et à plus grande distance, structure les filières du pois de terre. Les productrices vendent une partie de leur petite récolte sur les marchés les plus proches sous forme de plats ou snacks, et une autre décortiquées ou en gousse, qui peut être achetée par des collecteurs. Selon les productrices rencontrées par Marthe Diarra (2011), dans la région de Dogon Doutchi où la production est importante, ces collecteurs viennent de loin : *« [les Nigériens] aiment les pois de terre noirs même avec des trous et des insectes. Nous ne savons pas ce qu'ils font avec mais son prix monte sur tous les marchés. Mais ils sont toujours moins chers que les blancs qui sont achetés par les Béninois. Il semble que ces derniers font du savon avec... mais nous savons aussi qu'ils la consomment beaucoup »*. Dans cette même région *« les hommes récoltent les premiers, pour vendre leur production à un prix élevé à Niamey »*, sous forme de primeurs. Dans le Nord Cameroun et au Tchad, ce sont les grands centres urbains régionaux, N'Djaména en tête, qui concentrent la demande en pois de terre où il est vendu, après des circuits pouvant couvrir de longues distances et faisant intervenir un grand nombre d'intermédiaires, essentiellement par des détaillants sous forme transformée, grillé ou bouilli. Vendu et consommé localement, le pois de terre fait donc aussi l'objet de circuits marchands à grande distance, sur le mode usuel d'une organisation entre collecteurs locaux, semi-grossistes, grossistes-revendeurs et détaillants. Ils peuvent s'être amplifiés récemment mais vraisemblablement à partir de circuits déjà existants et débordent largement les frontières ethnolinguistiques ou nationales. Ces conditions sont donc propices aux échanges de semences, sans doute fréquents et anciens, qui peuvent intervenir, directement ou par étapes successives, sur de longues distances.

La structure génétique des populations de pois de terre confirme bien ces hypothèses d'échanges diffus des semences sur de vastes aires géographiques. Trois ensembles génétiques ont en effet été identifiés au sein de la collection des variétés locales analysées

(Figure 1c). La distribution de l'origine géographique des populations appartenant à chacun des trois groupes génétiques couvre largement l'ensemble de la zone étudiée. Les résultats montrent aussi que les individus de chaque population étudiée sont assignés, dans la majorité des cas, à deux voire aux trois groupes génétiques. Ces données démontrent clairement que pour le pois de terre, les gènes circulent ou ont circulé sur l'ensemble de la zone étudiée. Pourtant, malgré cette large circulation, c'est bien trois et non un seul groupe génétique qui est identifié. Chaque groupe pourrait donc correspondre à une lignée évolutive spécifique. Ainsi, chaque population cultivée, c'est-à-dire concrètement chaque parcelle de pois de terre, peut être perçue comme étant composée de plantes appartenant à des lignées génétiques différenciées, dont les origines vraisemblablement lointaines, sont clairement attribuables à trois ensembles génétiques diversifiés dont les distributions géographiques se recoupent largement de nos jours. Des connections génétiques entre populations de pois de terre cultivées à l'échelle de l'ensemble du bassin tchadien et probablement au-delà, existent vraisemblablement ainsi depuis fort longtemps puisque le pois de terre a été domestiqué dans cette région de l'Afrique. En effet, Somta et al. (2011) ont montré que la diversité génétique au sein d'une collection mondiale de pois de terre, discriminait clairement l'ensemble des accessions d'Afrique de l'ouest et centrale (Nigéria, Cameroun) d'une part, des accessions issues d'Afrique de l'Est d'autre part. Le régime de reproduction, vraisemblablement très autogame du pois de terre (Basu *et al.*, 2007) aurait permis le maintien sur le long terme de ces différenciations entre « lignées génétiques anciennes » en limitant d'autant les recombinaisons entre les patrimoines génétiques de ces lignées que les mélanges seraient récents. Il est particulièrement frappant que l'analyse plus fine de la structure génétique de quelques unes des variétés ait révélé une association claire entre la couleur des graines, facteur primordial dans la dénomination des pois de terre, dont sont issus les individus étudiés et leur génotype pour les marqueurs moléculaires (Abed, 2011).

Cette observation (dans la limite imposée par l'échantillon de notre étude, préliminaire sur ce point) renforce l'hypothèse d'une dissémination de ces lignées par les graines, et donc par les agriculteurs, à travers l'ensemble du bassin du lac Tchad. En reconnaissant les différents types de pois de terre sur la base des couleurs des graines, les agriculteurs manipuleraient et préserveraient depuis longtemps ces lignées génétiques anciennement différenciées et largement échangées au sein du bassin du lac Tchad. Cette hypothèse devra être confortée ou infirmée par une analyse systématique dans les différentes aires ethnolinguistiques, des

associations entre couleurs de graines et groupes génétiques identifiés sur la base de marqueurs neutres

Conclusion

Les études sur les relations entre diversité génétique et diversité ethnolinguistique, portent généralement sur une seule espèce cultivée, les méthodologies génétiques mises en œuvre étant lourdes et les difficultés pour obtenir des échantillons comparables bien réelles. L'approche comparative effectuée dans cette étude, si elle souffre de l'absence d'échantillons issus du Nigéria, semble devoir être une approche prometteuse. Ces trois espèces possèdent des statuts différents au sein des groupes ethniques chez lesquels nous avons travaillé. Les contrastes des résultats obtenus permettent de souligner les conséquences des représentations différenciées selon les groupes ethniques, des plantes, de leurs usages et de leurs échanges, sur l'organisation des ressources génétiques. A l'échelle du bassin du lac Tchad, nos résultats montrent un contraste très marqué entre la structure de la diversité génétique et celle de la diversité variétale reconnue et nommée par les agriculteurs, pour les trois espèces. Il est particulièrement intéressant de constater que ce contraste va à l'inverse de ce que l'on aurait pu attendre : le mil montre une diversité génétique spatialement la plus structurée, en coïncidence marquée surtout pour le Niger, avec la répartition des grandes variétés locales reconnues, elles-mêmes associées à des groupes ethniques. Les agriculteurs ont, partout, une préférence marquée pour les « semences de nos ancêtres », celles qui « sont adaptées à notre sol et à notre climat » d'autant que « nos parents disaient que, quelle que soit la variété apportée, elle va changer [ressembler à nos mils]. Ils sont les plus forts, ils tirent ceux qu'on apporte ». En plus du poids symbolique de l'espèce et des variétés (adaptées aux conditions mésologiques ainsi qu'aux préférences culinaires locales), l'expérience des agriculteurs semble bien avoir tenu compte des effets de l'hybridation des variétés nouvelles par des variétés locales majoritaires. La ségrégation des variétés, nette au niveau des petites régions ethniquement différenciées, se note aussi au niveau des villages : tous les agriculteurs zarma interrogés dans le Boboye cultivent la variété locale de *haini kire* rouge mais seuls ceux de Boye Bangou, ont ajouté du « *somno nasunga* » aux variétés plus anciennes de « *somno bi* », cultivé par tous ceux des villages voisins.

Pour le mil, et au Niger, les préférences culturelles et agro-techniques marquées pour les variétés locales, sont ou ont été très vraisemblablement un moteur essentiel dans le maintien d'une diversité génétique des variétés cultivées, caractéristique des ensembles ethniques, permettant de les différencier les uns des autres encore aujourd'hui. Ce résultat est d'autant plus frappant que ces barrières aux échanges de semences sont ou ont été suffisamment puissantes pour limiter l'homogénéisation des génomes des variétés de mil que son système de reproduction fortement allogame aurait pu entraîner. Dans le cas d'espèces de ce type, fortement allogames, les limites à la dispersion des graines constituent un facteur essentiel au maintien de leur adaptation aux conditions locales (stress biotiques, abiotiques, mais aussi réponse aux usages que font les agriculteurs de ces variétés locales). Dans le cas du mil, les pools génétiques cultivés par les différents groupes ethniques diffèrent aussi pour des traits agro-morphologiques, phénologiques ou des caractéristiques organoleptiques qui ne sont pas tous directement ciblés par la sélection des semences opérant au moment de la récolte. En effet, dans l'ensemble du bassin tchadien, les discours des agriculteurs permettent d'affirmer que seules (ou tout au moins essentiellement) les caractéristiques des grains (couleur, forme, taille) et des chandelles (forme et taille, remplissage) sont utilisées comme critères de choix de la semence lors de la sélection intra-variétale. Pourtant, la différenciation des grands groupes variétaux est conservée encore aujourd'hui, vraisemblablement sous l'effet prépondérant des barrières sociales à la dissémination efficace (en termes de contribution aux générations suivantes) des semences.

Bien que ces préférences culturelles soient encore aujourd'hui fortement exprimées, on peut s'interroger cependant sur leur pérennité ou même sur le fait qu'elles soient encore aujourd'hui partout opérantes, notamment dans un contexte d'islamisation forte et d'affaiblissement des cultes agraires et donc de transformation de la relation à la nature et au travail agricole⁷⁵. En effet, dans certaines zones fortement ciblées depuis plusieurs décennies par les programmes de développement agricole comme la région de Maradi au Niger, l'adoption de variétés améliorées est massive⁷⁶. Elle n'a pas entraîné la disparition des variétés locales à l'échelle de la petite région (comme cela a été aussi montré à l'échelle

⁷⁵ Par exemple, l'interdiction de la bière a fait disparaître certaines variétés locales de sorgho réservées préférentiellement à cet usage.

⁷⁶ A titre d'exemple, C. Longley (2004) estime que 63% des agriculteurs de la région de Maradi cultivaient une variété améliorée de niébé à cette époque.

régionale, Raimond *et al.*, à paraître), mais l'équilibre, voire même le renversement des rapports entre les effectifs démographiques des différents types de variétés de mil coexistant au sein des mêmes zones agricoles, peut être un facteur favorisant fortement l'introgression des variétés locales par des variétés modernes. Labeyrie (2013) suggère un mécanisme de ce type pour le sorgho sur les pentes du Mont Kenya où coexistent différents groupes ethnolinguistiques : alors que les échanges directs entre agriculteurs d'un même groupe sont très excédentaires par rapports aux échanges intergroupes, une variété diffusée originellement par les services de l'agriculture, s'échange largement entre groupes à partir des achats réalisés sur les marchés.

Si les flux de gènes sont un moteur puissant de l'homogénéisation génétique des populations, il n'en reste pas moins que distinguer les contributions respectives des processus anciens de domestication, des migrations historiques et des pratiques contemporaines s'avère être un exercice particulièrement délicat. De plus, les profondes modifications climatiques dans cette région au cours des douze mille dernières années peuvent avoir perturbé les aires de distribution des espèces, spontanées puis cultivées, et les cortèges variétaux utilisés par les diverses sociétés qui ont pu se succéder sur les territoires agricoles du bassin du lac Tchad. Il est donc difficile de savoir si la structure génétique observée aujourd'hui, reflet des forces évolutives passées, est inscrite ou non dans une dynamique de changements profonds au cours des prochaines décennies, tout au moins dans certaines régions du bassin du lac Tchad. A ce titre, et avec la prudence que nous impose l'échantillonnage de cette étude, l'absence de différenciation des mils masa, de part et d'autre du Logone, par rapport aux mils ngambayes du sud du Tchad pourrait être le témoignage de cette dynamique.

A l'inverse du mil, le pois de terre et le sorgho ont un système de reproduction laissant une place prépondérante à l'autogamie, même si, pour le sorgho, il existe dans certaines situations une contribution significative de l'allogamie (Barnaud *et al.*, 2008). Pour le sorgho, à l'échelle du bassin du lac Tchad, une discontinuité biogéographique semble se dessiner tandis que certains groupes génétiques ont une très large répartition. A l'échelle du Niger, la distribution des variétés se structure pour partie en relation avec les groupes ethnolinguistiques, bien que de manière moins marquées que pour le mil. Il n'en est rien pour le pois de terre. Par ailleurs, le sorgho apparait comme une espèce se prêtant particulièrement bien aux emprunts, pérennes ou non, effectués individuellement et éventuellement au niveau villageois, et à la recombinaison des palettes variétales. Nos résultats montrent que ces emprunts pourraient expliquer certaines particularités de l'organisation des ressources génétiques du sorgho du

bassin tchadien dans la mesure où l'on constate une large dispersion géographique des différents groupes génétiques identifiés sur la base des marqueurs moléculaires. Le pois de terre révèle un schéma de circulation de ses ressources génétiques sur l'ensemble de la zone étudiée nettement plus marqué que pour le sorgho et a fortiori le mil. Ces résultats renforcent l'importance d'un échantillonnage au Nigéria pour mieux comprendre la structuration de la diversité au niveau de l'ensemble du Bassin en relation avec les modalités d'échanges entre les groupes ethniques dont la répartition déborde largement des frontières.

Il existe pourtant une importante différence entre les patrons de diversité des sorghos et des pois de terre dans le bassin du lac Tchad. La diversité analysée chez les sorghos ne montre que peu de traces d'hybridations au niveau intra-population, des patrimoines génétiques des groupes identifiés par notre analyse. Chez le pois de terre, à l'inverse, nos résultats ont montré que le mélange de lignées génétiques au sein des populations cultivées était la situation la plus fréquente. Si les variétés locales de sorgho circulent, elles semblent donc conserver leurs spécificités génétiques, témoignage vraisemblable de la convergence des effets des pressions de sélection exercées par les agriculteurs sur les types nommés d'une part et de l'autogamie limitant les hybridations et donc les recombinaisons entre les patrimoines génétiques de ces types nommés cultivés au voisinage les uns des autres, d'autre part.

Le statut social différent des trois espèces, l'histoire de leurs usages, ainsi que la diversité des pratiques agricoles spécifiques à chacune d'elles, pourrait donc être un facteur majeur des différences observées dans la distribution géographique de leur diversité génétique. Il est particulièrement intéressant de relever que, dans le cas du mil, ces barrières « sociales » à la dispersion des gènes peuvent-être perçues a posteriori comme un mécanisme efficace contre l'envahissement du patrimoine génétique des variétés locales par les variétés exogènes. L'autogamie permet de maintenir l'existence d'associations statistiques entre traits parce qu'elle limite les hybridations et donc les recombinaisons génétiques. Ainsi, la sélection pour les caractéristiques des panicules ou des graines, peut également être efficace pour d'autres traits essentiels mais qui ne peuvent pas être sélectionnées directement lors du choix de la semence (ex : les qualités organoleptiques). Ainsi, pour une espèce majoritairement autogame telle que le sorgho, l'introduction de variétés exogènes laissera donc logiquement moins d'empreintes génétiques dans le patrimoine génétique des autres variétés au cours des générations suivantes, si les agriculteurs sélectionnent, à chaque génération les caractéristiques visibles propres à leurs variétés. En revanche tel n'est pas le cas pour une

espèce très largement allogame, les recombinaisons génétiques pouvant diminuer rapidement les associations statistiques entre les caractères désirés mais qui ne sont pas tous directement sélectionnés par les agriculteurs.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier chaleureusement Christine Raimond et Eric Garine pour leurs précieux commentaires sur ce manuscrit

Bibliographie

Abed A., 2011. *Organisation de la diversité génétique du pois de terre domestique (Vigna subterranea) au sein du bassin du lac Tchad*. Mémoire de Master 2. Master de Sciences et Technologies Spécialité Génétique . Université Pierre et Marie Curie.

Badstue, L. B., Bellon, M. R., Berthaud, J., Juárez, X., Rosas, I. M., Solano, A. M., & Ramírez, A., 2006. Examining the role of collective action in an informal seed system: a case study from the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Human Ecology*, 34(2), 249-273.

Bahuchet S. & G. Philipson, 1998. Les plantes d'origine américaine en Afrique bantoue : une approche linguistique. In M. Chastanet (dir). *Plantes et paysages d'Afrique. Une histoire à explorer*. Paris, Kathala – CRA : 87 – 116

Basu, S., Roberts, J. A., Azam-Ali, S. N., & Mayes, S., 2007. Bambara groundnut. In *Pulses, Sugar and Tuber Crops* (pp. 159-173). Springer Berlin Heidelberg.

Barnaud A., Deu M., Garine E., McKey D. & Joly HI., 2006 – Local genetic diversity of sorghum in a village in northern Cameroon: structure and dynamics of landraces. *Theoretical and Applied Genetics*, 114 : 237-248.

Barnaud A., G Trigueros, D McKey & HI Joly., 2008. High outcrossing rates in fields with mixed sorghum landraces: how are landraces maintained? *Heredity* 101, 445–452

Billot, C., Ramu, P., Bouchet, S., Chanterreau, J., Deu, M., Gardes, L., Noyer, J.L., Rami, J.F., Rivallan, R., Li, Y., Lu, P., Wang, T., Folkertsma, R.T., Arnaud, E., Upadhyaya, H.D., Glaszmann, J.C. & Hash, C. T., 2013. Massive sorghum collection genotyped with SSR markers to enhance use of global genetic resources. *PLoS one*, 8(4), e59714.

Blench R.M., 1998. The introduction and spread of New World crops in Nigeria : a historical and linguistic investigation. In M. Chastanet (dir). *Plantes et paysages d'Afrique. Une histoire à explorer*. Paris, Kathala – CRA : 166 – 210

Blench R.M. & M. Dendo, 2007. Hausa names for plants and trees. Draft prepared for comment only), 2nd edition, www.rogerblench.info/Ethnoscience/Plants/General/Hausa_plant_names.pdf

Borgel, A. & J. Séquier, J., 1977. Prospection de Mils pénicillaires et Sorghos en Afrique de l'Ouest: Campagne 1976: Niger. Paris, ORSTOM

Boster, J. S., 1985. Selection for perceptual distinctiveness: Evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany*, 39(3), 310-325.

Brush, S. B., Carney, H. J., & Humán, Z., 1981. Dynamics of Andean potato agriculture. *Economic Botany*, 35(1), 70-88.

Chanterreau J., Deu M., Pham J.L., Kapran I., Vigouroux Y. & Bezançon G., 2010. Evolution des diversités phénotypique et génétique des sorghos et mils cultivés au Niger de 1976 à 2003. *"Le Sélectionneur Français"* 2010 (61), 33 - 45

Cloarec-Hess & P. Nougayrol, 1998. Des noms et des routes : la diffusion des plantes américaines en Afrique centrale (RCA – Tchad). In M. Chastanet (dir). *Plantes et paysages d'Afrique. Une histoire à explorer*. Paris, Kathala – CRA : 117 – 165

Da Lage A. & G. Métaillé coord., 2005. *Dictionnaire de biogéographie végétale*. Paris, CNRS ed.

De Wet JMJ & Harlan JR, 1971. The origin and domestication of *Sorghum bicolor*. *Econ. Bot.* 25: 128-135.

Diarra M. 2011. *Pois de terre : Informations collectées du 31 mai au 4 juin 2011*. Documentation programme Plantadiv, 9 p INS Niger. Annuaire statistique 2003-2007

Deu, M., Sagnard, F., Chantereau, J., Calatayud, C., Hérault, D., Mariac, C., Pham, JL., Vigouroux, Y., Kapran, I., Traore, PS., Mamadou, A., Gerard, B., Ndjeunga, J. & Bezancon, G. 2008. Niger-wide assessment of in situ sorghum genetic diversity with microsatellite markers. *Theoretical and applied genetics*, 116(7), 903-913.

Doggett, H. 1988. *Sorghum* (No. 2. ed.). Longman Scientific and Technical.

Elias, M., McKey, D., Panaud, O., Anstett, M. C., & Robert, T. 2001. Traditional management of cassava morphological and genetic diversity by the Makushi Amerindians (Guyana, South America): perspectives for on-farm conservation of crop genetic resources. *Euphytica*, 120(1), 143-157.

Garine É., 2002. - Les céréales comme aliment de base des agriculteurs Duupa du Nord Cameroun. In M. Chastanet, F. X. Fauvelle Aymar D. Juhé Beaulaton, [eds.] *Cuisine et société en Afrique. Histoire, saveurs, savoir-faire*, Paris, Karthala, p. 243 263.

Garine É., Luxereau A., Wencélius J., Violon C., Robert T., Barnaud A., Caillon S. & C. Raimond, 2013. De qui les variétés traditionnelles de plantes cultivées pourraient-elles être le patrimoine ? Réflexions depuis le bassin du lac Tchad. Juhé-Beaulaton D., Cormier-Salem MC., de Robert P., & B. Roussel (éds.), *Effervescence patrimoniale au Sud. Entre nature et société*. Paris, IRD ed., Latitudes 23 : 379-409

Guiberou H, 2010. *L'évolution du cortège des plantes cultivées par les femmes dans le sud-est Niger : cas du village de Jigawa dans la région de Zinder et de Toumour dans la région de Diffa*. Mémoire de DEA de géographie, Niamey, UAM, 72 p.

INS-Niger (Institut National de la statistique), 2008. Annuaire statistique 2003-2007. Niamey, Rep du Niger, Ministère de l'économie et des Finances

Labeyrie V. 2013. L'organisation sociale des plantes cultivées : Influence des échanges, représentations et pratiques sur la diversité du sorgho (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) chez les peuples du mont Kenya. Thèse de doctorat. Ecole doctorale SIBAGHE. Montpellier.

Lange D., 1984. The kingdoms and peoples of Tchad. In D.T. Niane (ed). General History of Africa. IV Africa from the Twelfth to the Sixteenth Century. UNESCO – Heineman Educational Books – University of California Press, 238-265.

Leclerc, C., & Coppens d'Eeckenbrugge, G. 2011. Social organization of crop genetic diversity. The $G \times E \times S$ interaction model. *Diversity*, 4(1), 1-32.

Longley C, Kanfidéni B. & L.Diakité, 2004. Relief or agricultural development? Emergency seed projects, farmer seed systems and the dissemination of modern varieties in Mali and Niger. *Working Paper*. ICRISAT, PO Box 39063, Nairobi 00623, Kenya. 120 pp.

Louette, D., Charrier, A., & Berthaud, J. 1997. In situ conservation of maize in Mexico: genetic diversity and maize seed management in a traditional community. *Economic Botany*, 51(1), 20-38.

Luxereau A., Dussert Y., Abad A., Snirc A., Lakis G., Maï-Ousmane A., Lamy F., Raimond C., Garine E. & T. Robert. (ss presse) La diversité des échanges de plantes : regards interdisciplinaires. *Actes du colloque Méga Tchad*, Naples, 2012

Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.

Quiros, C. F., Ortega, R., Van Raamsdonk, L., Herrera-Montoya, M., Cisneros, P., Schmidt, E., & Brush, S. B. 1992. Increase of potato genetic resources in their center of diversity: the role of natural outcrossing and selection by the Andean farmer. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 39(2), 107-113.

Robert T., Luxereau A., Mariac C., Ali K., Allinne C., Bani J., Beidari Y., Bezançon G., Cayeux S., Couturon E., Dedieu V., Moussa D., Sadou M., Seydou M., Seyni O., Tidjani M, & A.Sarr. 2003 Gestion de la diversité en milieu paysan : influence de facteurs anthropiques et des flux de gènes sur la variabilité génétique des formes cultivées et spontanées du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) dans deux localités du Niger. *Actes du 4ème colloque national du BRG. Le patrimoine génétique, la diversité et la ressource.* (La Châtre, 14-16 octobre 2002).

Saïdou A. A., Soler C., Cao Hamadou T.V., Kenga R., Benoit L., Fokou O., Chauvin C., Ekeke S., Raimond C. & H.I.Joly, dans ce volume. Histoire d’une innovation agricole récente à l’échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ?

Samberg L.H., Shennan C. & Zavaleta E.S., 2010. Human and Environmental Factors Affect Patterns of Crop Diversity in an Ethiopian Highland Agroecosystem. *The Professional Geographer*, 62: 3, 395 – 408. URL : <http://dx.doi.org/10.1080/00330124.2010.483641>

Scarcelli, N., Tostain, S., Vigouroux, Y., Agbangla, C., Daïnou, O., & Pham, J. L. 2006. Farmers’ use of wild relative and sexual reproduction in a vegetatively propagated crop. The case of yam in Benin. *Molecular ecology*, 15(9), 2421-2431.

Seignobos C. 2014. *Pois de terre et arachides dans le bassin du lac Tchad.* Doc programme Plantadiv, 13 p.

Somta, P., Chankaew, S., Rungnoi, O., & Srinives, P. 2011. Genetic diversity of the Bambara groundnut (*Vigna subterranea* (L.) Verdc.) as assessed by SSR markers. *Genome*, 54(11), 898-910.

Tostain S. 1992. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). 3. Wild millet. *Theoretical and Applied Genetics* 83:736–742.

Tostain S. 1998. Le mil, une longue histoire : hypothèses sur sa domestication et ses migrations. In M. Chastanet (dir). *Plantes et paysages d’Afrique. Une histoire à explorer.* Paris, Kathala – CRA : 461 – 490.

Urvoy Y., 1941. Chronologie du Bornou. *Journal de la Société des Africanistes*, 11 : 21-32

Violon C. 2011. *Intrication des réseaux sociaux d'échanges de semences dans une communauté tupuri (Extrême-Nord Cameroun)*, Mémoire de Master 1, Université de Paris10 Nanterre (France), Département d'ethnologie, Parcours ethnologie, 123p.

Vom Brocke, K., Christinck, A., Weltzien, R. E., Presterl, T., & Geiger, H. H. 2003. Farmers' seed systems and management practices determine pearl millet genetic diversity patterns in semiarid regions of India. *Crop Science*, 43(5), 1680-1689.

Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van De Lee, T., Hornes, M., Friters, A., Pot, J., Paleman, J., Kuiper, M. & Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic acids research*, 23(21), 4407-4414.

Wencélius, J., ce volume. Aires matrimoniales et aires d'échanges des semences : quelles correspondances dans les plaines du Logone ?

Wright S. 1969. *Evolution and the genetics of populations*. Volume 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press.

Zimmerer Karl S. 2010. Labor Shortages and Crop Diversity in the Southern Peruvian Sierra. *Geographical Review*, Vol. 81, No. 4. (Oct., 1991), pp. 414-432. Stable URL: <http://links.jstor.org/sici?sici=00167428%28199110%2981%3A4%3C414%3ALSACDI%3E2.0.CO%3B2-5>

Titre : Flux de gènes et évolution des ressources génétiques du mil (*Pennisetum glaucum*) dans le Bassin du Lac Tchad : rôle de la diversité socio-culturelle

Mots clés : Ressources génétiques ; flux de gènes ; diversité biochimique du grain ; diversité socioculturelle ; interaction génotype-environnement ; photopériodisme ; protéomique ; métabolomiques ; marqueurs microsatellites.

Résumé : La résilience des agricultures Subsahariennes face aux perturbations environnementales et socio-économiques repose en partie sur le maintien des diversités spécifique, variétale et génétique présentes au sein des agrosystèmes, mais aussi sur la préservation du droit pour les cultivateurs de reproduire et d'échanger librement les semences et les savoirs relatifs aux variétés. Pourtant, peu de données sont réellement disponibles sur la circulation effective des semences et les mécanismes modulant les flux de gènes et les introgressions génétiques entre variétés cultivées dans les agrosystèmes sahéliens. Chez le mil en particulier, il n'existe que des données très parcellaires sur les relations entre la diversité de la plante d'une part et la diversité socio-culturelle des agriculteurs d'autre part. Dans la première partie je me suis intéressé aux interactions entre l'organisation en groupes socio-culturels des agriculteurs et la structure génétique des populations de mil dans le bassin du lac Tchad. Les analyses de la diversité génétique suggèrent l'existence d'une barrière sociale à la diffusion des gènes sur l'ensemble de cette région..

Néanmoins ces barrières ne sont pas suffisantes pour empêcher les introgressions génétiques entre populations cultivées par des agriculteurs appartenant à des groupes ethnolinguistiques différents. Dans le deuxième chapitre, je me suis intéressé au rôle des processus d'adaptation locale sur la circulation des gènes. Les résultats m'ont conduit à proposer l'hypothèse selon laquelle les flux de gènes entre types nommés précoces et tardifs sont plus importants dans les régions du nord où la pluviométrie est faible. Enfin dans le troisième chapitre j'ai quantifié la diversité biochimique des grains de mil de plusieurs variétés de mil, dont les usages culinaires varient selon les groupes ethnolinguistiques ou dont les qualités gustatives sont appréciées différemment. J'ai utilisé pour cela une approche combinée de protéomique et de métabolique. Parmi les 1072 spots protéiques quantifiés seulement 7 permettent de distinguer les types nommés photopériodiques des types nommés non ou peu photopériodiques. Les données de métabolomique suggèrent la présence de champignons, qui pourraient être des endophytes, dans certains des échantillons analysés.

Title : Gene flow and pearl millet (*Pennisetum glaucum*) genetic resource evolution in the Lake Chad Basin: Role of socio-cultural diversity.

Keywords : Genetic Ressources, gene flow ; biochemical diversity of seeds ; sociocultural diversity ; Genotype-Environnement interaction ; photoperiodism ; protéomics ; métabolomics ; microsatellite markers.

Abstract : The resilience of sub-Saharan farming systems to environmental and socioeconomic disturbances is partly based on the maintenance of agro-biodiversity, but also on preserving the right for farmers to reproduce and freely exchange seeds and related knowledge. However, few data are actually available on effective seed flow and on mechanisms modulating gene flow and genetic introgression between landraces grown in Sahelian farming systems. For pearl millet especially, there are only very few data on the relationship between diversity of this crop on the one hand and the socio-cultural diversity of farmers on the other hand. In the first part of my thesis, I was interested in assessing a potential relationship between ethnolinguistic diversity and population genetic structure of pearl millet in the Lake Chad Basin. Analysis of molecular polymorphisms suggests the existence of social barrier to seed flow among ethnolinguistic groups. However, these barriers are not sufficient to prevent genetic introgression between pearl millet populations cultivated by farmers belonging to different ethno-linguistic groups. In the second chapter, I focused on the role of local adaptation on gene flow. The results led me to propose the hypothesis that gene flow between early and late landraces are higher in the northern regions where rainfall is weak. Finally in the third part, I have quantified the biochemical compound of pearl millet seeds belonging to different varieties that show different uses or culinary preferences among farmers belonging to different ethnolinguistic groups. I used a combined approach of proteomics and metabolomics. Among the 1072 protein spots quantified only 7 distinguish the very photoperiodic non photoperiodic landrace. Metabolomics data suggest the presence of fungi, possibly endophytes, in some of the samples analyzed.

