

Le mil

Gilles Bezançon, Jean-François Renno,
K. Anand Kumar

Le mil, *Pennisetum glaucum*, est la céréale la plus tolérante à la sécheresse. Il est cultivé dans des régions où la pluviosité se situe entre 150 et 800 millimètres (figure 1). Sa culture couvrait plus de 30 millions d'hectares en 1994, qui se répartissent principalement dans les zones arides et semi-arides de l'Afrique — avec 20 millions d'hectares cultivés pour une production de 11,9 millions de tonnes — et de l'Inde, où la production de mil atteint 11 millions de tonnes sur une superficie de 13,7 millions d'hectares (FAO, 1996).

En Afrique, 70 % de la production provient de l'ouest du continent. Les principaux pays producteurs sont, par ordre d'importance décroissante : le Nigeria, le Niger, le Burkina, le Tchad, le Mali, la Mauritanie et le Sénégal. En Afrique de l'Est, le Soudan et l'Ouganda sont les plus gros producteurs, alors qu'en Afrique australe les cultures traditionnelles ont quasiment disparu. Le mil peut être intégré dans des systèmes de cultures associées, avec le niébé par exemple. Il est également bien adapté à la culture irriguée (HARINARAYANA, 1987). En Inde, où le mil arrive au quatrième rang des céréales, sa culture est importante dans les Etats du Rājasthān, du Gujérat et de l'Haryana. Comme en Afrique sahélienne, il joue un rôle majeur pour les populations locales dans les régions où les conditions climatiques ne permettent ni au sorgho, ni au maïs, ni au riz de se développer normalement.

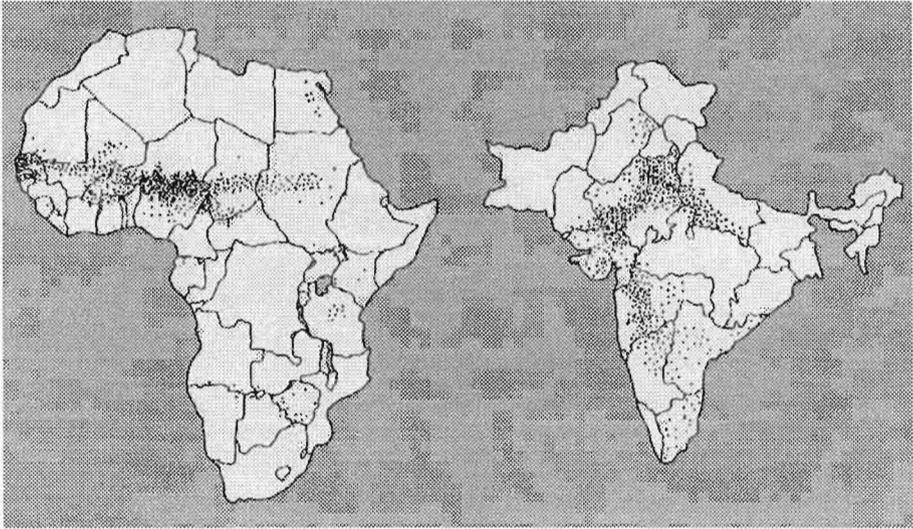


Figure 1. Zones de culture du mil, en Afrique et en Inde, d'après KUMAR (1989). Un point correspond à 20 000 hectares.

C'est le grain, d'une valeur nutritionnelle supérieure à celle du riz et du blé, qui constitue le principal produit de la culture (ANDREWS et KUMAR, 1992). Il représente souvent la base de l'alimentation et se consomme alors sous la forme de pâte, de bouillie, de couscous ou de galettes. Il peut également entrer dans la fabrication de boissons alcoolisées comme la bière de mil. Toutefois, les rendements obtenus tant en Afrique (environ 0,6 tonne par hectare) qu'en Inde (0,8 tonne par hectare) restent très faibles comparés à ceux que l'on observe, il est vrai dans des conditions de culture différentes, pour des céréales telles que le blé, le riz et le maïs (FAO, 1996). Dans certaines régions, la paille est utilisée comme fourrage ou pour la fabrication de toitures et de clôtures traditionnelles.

En Afrique, on cultive des variétés locales, précoces ou tardives, de haute taille, à fort tallage et peu productives. L'apport d'intrants est extrêmement réduit — fumure organique par la pratique du parage dans certaines régions — et le travail du sol inexistant. Les opérations culturales se limitent au semis, effectué en poquets régulièrement espacés à l'arrivée des premières pluies à raison de 2 à 4 kilos de semences par hectare, et à un ou deux sarclages. En Inde, la traction animale est généralement utilisée pour les labours alors que le semis en lignes est effectué manuellement ou à l'aide d'un semoir traditionnel, avec des doses identiques à celles de l'Afrique. Là encore l'utilisation d'intrants chimiques est rare (KUMAR, 1989). Qu'il s'agisse de monoculture ou de cultures associées, les variétés traditionnelles indiennes sont tardives, à paille courte, à faible tallage et peu productives. Aux Etats-Unis, le mil est cultivé sur plus de 150 000 hectares, à la fois pour la production de fourrage et pour la production de grains. Les rendements dépassent 1,2 tonne par hectare.

L'amélioration du mil en Inde a été longtemps le fait des instituts de recherche nationaux. Parallèlement, en Afrique de l'Ouest, des recherches ont été menées, dès 1931, dans le cadre du Centre de recherche agronomique de Bambey, au Sénégal, pour les pays francophones. Leur coordination a été assurée, à partir de 1961, par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières, actuellement intégré au CIRAD) en concertation avec les instituts nationaux. En Afrique, l'ORSTOM puis l'IRAT ont tenté d'obtenir, à partir des variétés populations locales, des variétés naines pouvant s'insérer dans des systèmes de culture intensive (BILQUEZ, 1975 ; LAMBERT, 1983). Mais, ni les introductions de variétés indiennes ni la création de nouvelles variétés par croisement n'ont été couronnées de succès.

Pour l'ensemble de la zone tropicale, l'ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics), créé en 1972, est mandaté pour effectuer des recherches sur le mil. Celles-ci visent une production améliorée et durable, ainsi qu'une meilleure gestion des ressources génétiques dans les régions arides et semi-arides tropicales. L'ICRISAT possède deux centres de recherche, l'un à Hyderabad, en Inde — où s'effectue la majorité des travaux sur la production grainière —, l'autre à Niamey, au Niger — dont les activités viennent maintenant renforcer celles du centre indien. C'est en Australie et aux Etats-Unis que les travaux sur la création de nouvelles variétés et d'hybrides fourragers sont les plus avancés (ANDREWS et KUMAR, 1992).

En amont de ces activités sur l'amélioration génétique du mil, des recherches ont pour objectif de mieux comprendre les relations évolutives entre les espèces du genre *Pennisetum* — formes cultivées et formes sauvages du pool primaire, formes sauvages des pools secondaire et tertiaire. Elles s'appuient sur l'étude de leurs caractéristiques morphologiques, génétiques et biologiques. Certaines espèces sauvages pourraient en effet être utilisées pour l'amélioration génétique du mil cultivé. La construction de la carte génétique du mil, grâce aux marqueurs moléculaires, doit également permettre d'exploiter et de valoriser plus efficacement la diversité génétique de l'espèce. La plupart de ces recherches sont réalisées par les équipes de l'USDA (United States Department of Agriculture), aux Etats-Unis, du John Innes Centre, au Royaume-Uni, de l'université Paris XI, en France, et de l'ORSTOM, au Niger.

L'organisation évolutive

La diversité des formes cultivées

Le mil pénicillaire, *P. glaucum*, est aussi appelé mil à chandelle ou petit mil. Pour les anglophones l'appellation la plus fréquente est *pearl millet*, mais l'on rencontre également *bulrush millet*, *cattail millet* et *candle millet*. Les Indiens l'appellent *bajra* en langue hindi.

LA BIOLOGIE ET LE MODE DE REPRODUCTION

Le mil est une espèce annuelle, diploïde ($x = 7$, $2n = 2x = 14$), sexuée, hermaphrodite, préférentiellement allogame avec une protogynie fortement marquée. Sa pollinisation est anémophile. La longueur du cycle de culture — du semis à la récolte — peut varier de 60 jours, pour les variétés les plus précoces, à 180 jours, pour les plus tardives. Le comportement photopériodique des variétés détermine le choix de leur implantation. Les variétés semi-tardives et tardives restent les plus nombreuses dans la zone soudano-sahélienne ; les formes précoces prédominent dans la zone climatique typiquement sahélienne (CLEMENT *et al.*, 1993).

Le mil est adapté aux contraintes du milieu sahélien. Il se caractérise par une forte aptitude à mettre en place des mécanismes physiologiques qui lui permettent de tolérer la sécheresse : ralentissement des pertes en eau avec, au niveau des feuilles supérieures, maintien d'un niveau hydrique favorable au bon remplissage des grains (WINKEL et DO, 1992 ; WINKEL *et al.*, 1997).

LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE

Les variétés de mil peuvent être classées en deux grands groupes — précoce et tardif — selon la pluviosité des régions dans lesquelles elles sont cultivées. Les plus tardives se rencontrent dans les zones où les pluies sont les plus abondantes et les mieux réparties. Toutefois, les descripteurs et les méthodes de traitement des données peuvent varier selon les auteurs, ce qui aboutit à des structures différentes à l'intérieur de ces deux groupes. Sur la base de caractères botaniques, PORTERES (1950) distingue une quinzaine de groupes pour toute l'Afrique. BONO (1973), quant à lui, identifie deux groupes pour l'Afrique de l'Ouest à partir de l'observation de caractères morphologiques tels que la longueur (de 10 à 150 centimètres) et la forme de la chandelle, le nombre d'épillettes fertiles par involucre (supérieur ou inférieur à 2), le diamètre du rachis et l'ornementation des soies de la fleur. BRUNKEN (1977) définit quatre races africaines en se fondant sur le rapport entre la longueur et la largeur des graines. Plus récemment, MARCHAIS *et al.* (1993), à partir de quatorze caractères botaniques, concluent à l'existence de six groupes géographiques pour l'Afrique de l'Ouest, distincts du groupe de l'Afrique australe et du groupe de l'Inde. Selon OUENDEBA *et al.* (1995), les principaux caractères qui permettent de discriminer les cultivars traditionnels sont la date de floraison, la hauteur des plantes, le diamètre des tiges, la longueur du premier épi et la production d'épis et de grains. Selon ces critères, les mils du Niger se rapprochent de ceux du Nigeria et du Sénégal.

Les cultivars traditionnels correspondent cependant à une réalité paysanne et au choix délibéré d'un type plutôt que d'un autre. A titre d'illustration, on peut citer : pour le Sénégal et le Mali, les Sounas (variétés précoces), les Sanios (variétés tardives) et la variété Tiotandé spécifique de la vallée du fleuve Sénégal (mil de décrue) ; pour le Burkina, l'ensemble des Hainis (variétés pré-

coces du nord), l'ensemble des Kazouyas (variétés semi-tardives du centre) et l'ensemble des Doufouâs (variétés tardives de l'ouest) ; pour le Niger, les groupes Haïni Kiré, Guerguéra et Zongo (variétés précoces de l'ouest), les groupes Ba-Angouré, Ankoutess et Boudouma (variétés précoces de l'est), le groupe Maïwa (variétés tardives rencontrées dans l'ouest et le centre), auxquels il faut ajouter les mils d'oasis cultivés dans le massif de l'Air.

Les analyses statistiques de fréquences alléliques, réalisées pour huit systèmes enzymatiques, montrent que la structuration génétique de l'ensemble des mils cultivés est peu marquée. Elle fait néanmoins apparaître quatre grands groupes : les mils précoces d'Afrique de l'Ouest et du Centre ; les mils tardifs d'Afrique de l'Ouest ; les mils d'Afrique de l'Est et d'Afrique australe ; les mils d'Inde (TOSTAIN, 1994). L'analyse du polymorphisme de dix-neuf génotypes de mil, grâce aux marqueurs RFLP et avec 200 sondes d'ADN, a mis en évidence une très forte variabilité : une carte génétique a été obtenue à partir de la descendance F_2 d'un croisement entre deux cultivars de *P. glaucum* (LIU *et al.*, 1994). Le développement des analyses du polymorphisme par accès direct aux ADN nucléaire et cytoplasmique devrait conduire à une meilleure compréhension de la structuration de l'espèce *P. glaucum*, nécessaire à son amélioration génétique.

Les espèces sauvages apparentées

LA TAXONOMIE

Le mil appartient au genre *Pennisetum* (famille des poacées, sous-famille des *Panicoideae*, tribu des *Paniceae*) dont la soixantaine d'espèces est répartie dans les régions tropicales et subtropicales. Ce genre est divisé en cinq sections. Le mil appartient à la section *Penicillaria*, qui se caractérise par la présence d'une touffe de poils sur l'apex des étamines. Dans l'espèce *P. glaucum*, VAN DER ZON (1992) reconnaît trois sous-espèces : *P. glaucum* subsp. *glaucum*, le mil cultivé (planche XIX, 1) ; *P. glaucum* subsp. *violaceum*, la forme sauvage largement présente en Afrique dans la zone sahéenne, de l'Atlantique à la mer Rouge, dans des situations écologiques très variées (planche XIX, 2 et 3) ; *P. glaucum* subsp. *sieberianum*, qui rassemble les formes intermédiaires issues d'hybridations naturelles entre formes cultivées et formes sauvages.

HARLAN et DE WETT (1971) ont structuré les complexes d'espèces en pools géniques, dans lesquels ils regroupent les espèces selon leur capacité décroissante à s'hybrider avec la forme cultivée. Dans le genre *Pennisetum*, le pool primaire est monospécifique (figure 2). Il rassemble les trois sous-espèces de *P. glaucum*, qui s'interfécondent naturellement en donnant des descendance fertiles. En dehors du pool primaire, l'appellation « mil » doit être évitée car elle est source de confusions avec des espèces sauvages parfois très différentes par leur biologie du « mil sauvage » *P. glaucum* subsp. *violaceum*. Les hybrides naturels entre les deux sous-espèces présentent un phénotype intermédiaire et

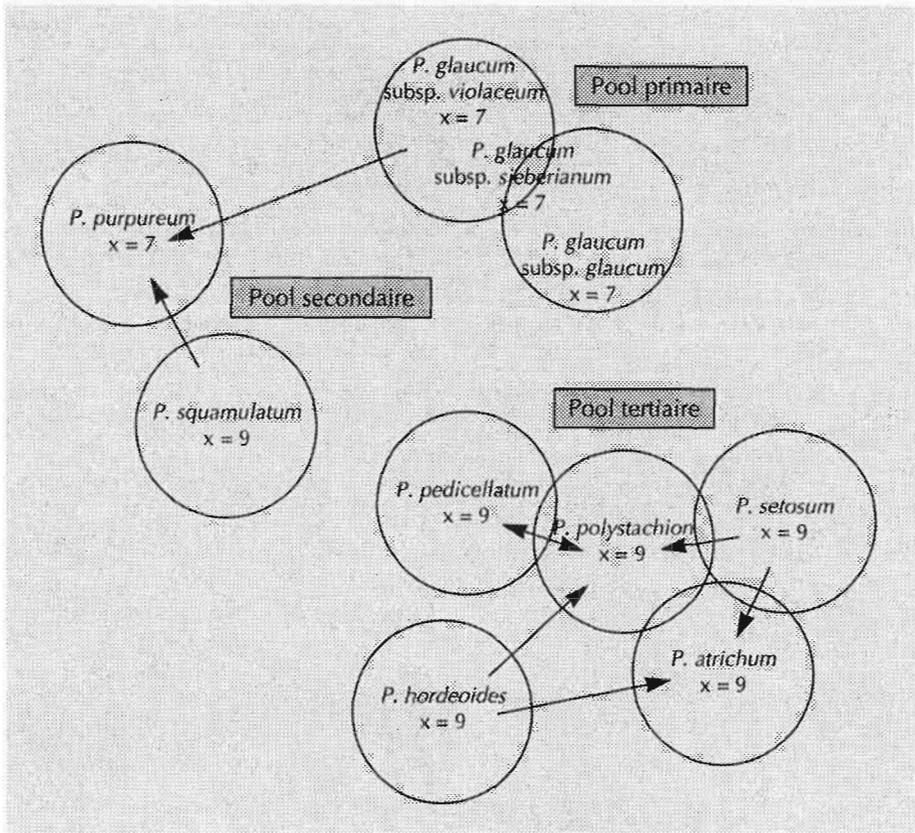


Figure 2. Pools géniques du mil. Seules les principales espèces étudiées sont mentionnées. Les échanges géniques anciens sont signalés par des flèches, les échanges actuels, par le chevauchement des cercles. Les échanges dans les pools secondaire et tertiaire sont hypothétiques.

sont contre-sélectionnés par les cultivateurs sahéliens au cours de la culture et au moment du choix des semences. Ils sont appelés *chibra* en langue haoussa au Niger et *n'doul* en ouolof au Sénégal. La distribution géographique de *P. glaucum* subsp. *violaceum* est discontinue dans la zone sahélienne et sub-désertique, entre les latitudes 12° N et 21° N, du Sénégal jusqu'au Soudan. Les populations de mil sauvage se rencontrent essentiellement sur les berges des oueds, cours d'eau temporaires. Elles sont très étendues dans les oueds élargis, où elles occupent les terrasses alluviales du lit majeur, et plus restreintes dans les oueds encaissés, au bord des mares ou en savane arborée. Les petites populations sporadiques, sous forme de touffes de plantes éparses, sont caractéristiques du massif de l'Air, dans le nord du Niger. La forme sauvage peut également se rencontrer en contact avec la forme cultivée, en bordure des champs ou près des villages.

Le pool secondaire est constitué des deux espèces, *P. purpureum* et *P. squamulatum*, qui peuvent s'hybrider facilement avec *P. glaucum* (HANNA, 1987). *P. purpureum* est une espèce pérenne, allotétraploïde ($x = 7$ et $2n = 4x = 28$), sexuée, allogame, qui s'étend de la zone tropicale humide d'Afrique de l'Ouest à l'ensemble de l'Afrique australe. *P. squamulatum* est une espèce pérenne, tétraploïde ($x = 9$, $2n = 4x = 36$), apomictique. Sa répartition géographique est limitée à l'Afrique de l'Est. Ces deux espèces sont utilisées dans les travaux d'amélioration du mil qui recourent à l'apomixie (HANNA, 1990).

Le pool tertiaire regroupe les autres espèces du genre, soit une soixantaine. Il comprend les espèces de la section *Brevivalvula* — *P. polystachion*, *P. pedicellatum*, *P. subangustum*, *P. atrichum*, *P. hordeoides* et *P. setosum* —, qui s'étendent sur une large partie de l'Afrique, ainsi qu'au Proche-Orient et en Inde (planche XIX, 4). En Afrique de l'Ouest, ces espèces sont très fréquentes. Elles sont annuelles ou pérennes et leurs systèmes de reproduction sont variés : reproduction sexuée, mode apomictique ou multiplication végétative. Les milieux écologiques qu'elles occupent sont très diversifiés, des zones arides aux zones tropicales humides. Elles sont utilisées comme fourrage et leur diversité biologique pourrait être exploitée pour l'amélioration du mil.

LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Dans le pool primaire

Dans leur zone d'origine, mil sauvage et mil cultivé ne sont pas différenciables par des allèles diagnostiques (allèles fixés dans un groupe et absents de l'autre) aux locus étudiés par électrophorèse enzymatique, mais uniquement par leurs fréquences alléliques à ces locus. Lorsque les formes sauvages et les formes cultivées sont en situation sympatrique, leurs distances génétiques et morphologiques sont moindres que lorsqu'elles sont en situation allopatrique (TOSTAIN, 1992). Cela peut s'expliquer par le brassage génétique actuel au sein du pool primaire, qui s'oppose à une évolution divergente des formes sauvages et des formes cultivées du mil. Les populations de mil sauvage seraient génétiquement structurées en cinq groupes géographiques répartis de façon discontinue sur l'ensemble de la zone sahélienne. Ces groupes sont séparés par le delta intérieur du fleuve Niger et le désert de Taoudéni au Mali, le désert du Ténére et la région argileuse au centre du Tchad, le massif de l'Aïr au Niger constituant une zone refuge enclavée dans le Sahara. C'est le groupe central, de l'est du Mali et de l'ouest du Niger, qui manifeste la diversité la plus forte alors que le groupe de l'Aïr est le moins variable (TOSTAIN, 1994).

La comparaison de quelques échantillons de mil par l'analyse du polymorphisme des RFLP montre que l'ADN chloroplastique sondé est très peu polymorphe alors que l'ADN ribosomique l'est uniquement chez le mil sauvage (GEPTS et CLEGG, 1989). L'analyse par RFLP du polymorphisme de la région *Adh1* met en évidence

une variabilité génétique intra et interpopulation ainsi que la spécificité de certains profils de restriction des formes sauvages (PILATE-ANDRE *et al.*, 1993). Le séquençage d'allèles au même gène *Adh1*, pour ces échantillons, ne décèle aucune différence significative entre le mil sauvage et le mil cultivé (GAUT et CLEGG, 1993). Les résultats obtenus à l'aide des différents descripteurs du polymorphisme, qu'ils soient biochimiques (isoenzymes) ou moléculaires (RFLP, séquences), convergent quant aux difficultés à différencier le mil sauvage et le mil cultivé.

Dans les pools secondaire et tertiaire

La structure du polymorphisme des ADN mitochondriaux (CHOWDHURY et SMITH, 1988) et des fragments d'ADN répété (INGHAM *et al.*, 1993) rend compte de la proximité phylogénétique qui existe entre *P. glaucum*, d'une part, et l'ensemble constitué par *P. purpureum* et *P. squamulatum*, d'autre part. Ce résultat est en accord avec les possibilités d'hybridation entre le mil et les deux espèces du pool secondaire. Ces possibilités peuvent être exploitées pour transférer l'apomixie de l'espèce *P. squamulatum* au mil cultivé *P. glaucum*, par l'intermédiaire de *P. purpureum* (HANNA, 1990).

Dans le pool tertiaire, les différents niveaux de ploïdie observés dans le complexe d'espèces agamiques de la section *Brevivalvula* ($2n = 2x, 4x, 5x, 6x$, avec $x = 9$) sont structurés sur le plan biogéographique selon les grands écosystèmes et en relation avec le relief. Les populations diploïdes strictement sexuées sont limitées à une zone géographique très restreinte (RENNO *et al.*, 1995). L'analyse de la variabilité isoenzymatique de ces espèces indique une diversité génétique du même ordre de grandeur dans tous les taxons étudiés quels que soient leur niveau de ploïdie et leur système de reproduction (SCHMELZER et RENNO, 1996). L'apomixie n'apparaît donc pas comme une impasse évolutive, mais comme un moyen de dispersion de clones à partir de nouveaux génotypes créés grâce à la sexualité.

L'analyse par RAPD et par RFLP-STS de onze espèces apomictiques et huit espèces sexuées de *Pennisetum* a mis en évidence des marqueurs liés au(x) gène(s) de l'apomixie; le marqueur le plus proche n'étant toutefois pas associé aux espèces de la section *Brevivalvula* (LUBBERS *et al.*, 1994).

Les flux de gènes

Lors des échanges de gènes qui ont conduit à la structuration actuelle du genre *Pennisetum*, l'espèce *P. purpureum* aurait intégré des gènes de deux autres espèces, *P. glaucum* et *P. squamulatum* (DUJARDIN et HANNA, 1984). Dans le complexe d'espèces de la section *Brevivalvula*, certains taxons auraient été engendrés par des hybridations interspécifiques anciennes, alors que d'autres seraient le fruit d'hybridations récentes. Chez *P. glaucum*, les deux sous-espèces *P. glaucum* subsp. *glaucum* (le mil cultivé) et *P. glaucum* subsp. *violaceum* (la forme sauvage actuelle) peuvent, en situation sympatrique, s'interféconder et donner naissance à des hybrides fertiles. Pourtant, un dimorphisme

très marqué subsiste entre le phénotype sauvage et le phénotype cultivé. Pour expliquer ce phénomène, on peut avancer deux hypothèses principales. La première met en jeu des barrières à la reproduction pré et postzygotiques : la compétition pollinique en faveur de « l'autopollen » (ROBERT *et al.*, 1991) et la baisse de la viabilité des graines produites dans certaines combinaisons hybrides (AMOUKOU et MARCHAIS, 1993) favorisent une sélection divergente. La seconde repose sur des isolements à la reproduction : les échanges de gènes ont été mesurés en conditions expérimentales ; ils peuvent être très intenses, le flux de gènes du mil sauvage vers le mil cultivé étant très supérieur à celui observé dans le sens inverse (RENNO *et al.*, 1997). Cette dissymétrie serait due aux différences marquées entre les deux formes quant à la durée de la floraison, à la densité du nuage pollinique et au nombre moyen de descendants produits par chaque type de plantes. De plus, on a pu observer que le mil sauvage se trouve en situation d'endogamie pendant une grande partie de son cycle, ce qui favorise son maintien (RENNO et WINKEL, 1996). D'autre part, les pressions de sélection différentielles exercées par l'homme et la nature contre-carrent les effets des brassages géniques en limitant la diffusion des formes intermédiaires.

LA DOMESTICATION

La distribution géographique du mil sauvage, limitée à l'Afrique sahélienne, laisse penser que c'est dans cette zone qu'il a été domestiqué pour donner la céréale que nous connaissons aujourd'hui. Les plus anciens vestiges de mil cultivé en contact avec du mil sauvage ont été trouvés en Mauritanie et auraient plus de 3 000 ans (AMBLARD et PERNES, 1989). Des empreintes de mil sauvage ont été découvertes sur des poteries datant d'environ 5 000 ans dans le centre du Soudan (STEMLER, 1990). Différentes analyses génétiques ont montré que le « syndrome de domestication » dépend d'un petit nombre de gènes liés dont les allèles à l'état récessif permettent l'expression du phénotype cultivé (PERNES *et al.*, 1984).

Dans le cas d'une espèce allogame, les brassages géniques importants et permanents entre formes cultivées et formes sauvages brouillent les traces d'une éventuelle structuration génétique issue directement de la domestication. Dans ces conditions, les calculs de distances génétiques à partir des données du polymorphisme enzymatique sont difficilement utilisables pour situer le centre de domestication d'une espèce cultivée. En effet, les différences de distances génétiques pourraient ne refléter que des variations dans l'efficacité des barrières à la reproduction entre formes sauvages et formes cultivées. L'hypothèse d'une domestication accompagnée du renforcement de ces barrières aux échanges géniques entre la forme ancestrale et la forme cultivée ne peut pas être écartée. Elle va alors à l'encontre de la démarche associant un centre de domestication à la distance génétique la plus faible entre populations de la forme sauvage actuelle et populations de la forme cultivée. C'est pourquoi, plutôt que de situer le centre de domestication du mil dans une

région délimitée par la Mauritanie, le Sénégal et l'ouest du Mali (TOSTAIN, 1992), il est préférable de conserver l'idée d'un non-centre au sens de HARLAN (1971).

Afin de préciser l'origine de la domestication du mil, des études complémentaires, fondées sur des descripteurs du polymorphisme génétique moins sensibles aux flux de gènes actuels que les isoenzymes, devraient être riches d'informations nouvelles. De plus, il serait souhaitable d'étendre l'échantillonnage à l'ensemble de l'aire de distribution du mil, jusqu'au Soudan et à l'Éthiopie. En effet, cette zone est extrêmement importante pour comprendre la domestication du mil puisqu'elle correspond au centre d'origine du niébé et du sorgho, qui, comme le mil, sont aussi cultivés en Inde, contrairement aux espèces dont la domestication est reconnue comme ayant eu lieu en Afrique de l'Ouest telles que le riz, *Oryza glaberrima*, ou les ignames du complexe *Dioscorea cayenensis-D. rotundata*.

L'amélioration variétale

Le mil est cultivé pour la production de grains, essentiellement en Inde et en Afrique de l'Ouest, ce qui constitue de loin son utilisation la plus importante. Il est cultivé pour la production de fourrage, aux États-Unis, en Australie et en Afrique du Sud, et des hybrides fourragers entre *P. glaucum* et *P. purpureum*, l'herbe à éléphant, sont développés en Afrique australe, en Amérique centrale, au Brésil et en Inde.

Les faibles rendements grainiers observés sont dus aux conditions climatiques tropicales souvent difficiles — pluies insuffisantes et mal réparties — et aux mauvaises conditions édaphiques — sols souvent sableux et pauvres en matière organique et en éléments nutritifs. A cela s'ajoute le fait que le mil, adapté aux conditions sahéliennes, présente un faible potentiel de production (NIANGADO et OUEDEBA, 1987). L'amélioration génétique des variétés de mil doit donc tenir compte de ces facteurs, mais aussi des pressions parasitaires et de l'environnement socio-économique dans lequel ces variétés sont diffusées : importance des traditions, coûts du développement de nouvelles techniques culturales et de la production de semences, écoulement de la production.

Les types variétaux

LES VARIÉTÉS POPULATIONS

Les variétés populations locales, ou écotype, sont constamment améliorées par les paysans, qui produisent leur propre semence. Ces variétés ont une base génétique très large mais ne possèdent pas un potentiel de production élevé.

Bien que très hétérogènes au départ, elles peuvent donner des variétés populations homogènes pour certaines caractéristiques particulières. C'est ainsi que les premiers travaux d'amélioration génétique ont visé à homogénéiser les populations locales pour un caractère donné, comme la hauteur de la plante, la longueur du cycle de culture, la couleur du grain ou les caractéristiques de la chandelle. Leur développement végétatif étant souvent exubérant, elles ont été soumises à une sélection pour améliorer le rapport entre le grain et la paille par le transfert d'un gène de nanisme (BILQUEZ, 1975). La sélection généalogique et la sélection massale ont été à la base de ces travaux.

Puis on a cherché à accroître la production de ces variétés populations en utilisant d'autres méthodes, en particulier la sélection récurrente avec test top-cross ou test sur descendance S_1 . Les gains de rendements n'ont toutefois pas dépassé 12 à 15 % lors des tests réalisés sur plusieurs sites et pendant plusieurs années (LAMBERT, 1983).

LES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES

Les variétés synthétiques constitue un autre type de cultivars. Ce sont des populations artificielles résultant de la multiplication sexuée, sans sélection consciente, pendant un nombre déterminé de générations, de la descendance en fécondation libre du mélange de 4 à 10 lignées choisies sur des critères particuliers. Les variétés synthétiques ont en principe des caractéristiques agronomiques plus stables que les variétés populations et permettent d'exploiter le phénomène d'hétérosis, même quand le contrôle de l'hybridation à grande échelle est difficile. Des programmes d'amélioration ont été conduits dans cette direction au Sénégal et au Niger (NIANGADO et OUENDEBA, 1987).

LES VARIÉTÉS HYBRIDES

L'accent est mis actuellement sur la création de variétés hybrides. Elles utilisent au mieux les effets de l'hétérosis et laissent espérer une augmentation des rendements de l'ordre de 25 à 30 %. La difficulté de leur sélection réside dans le contrôle des hybridations sur une grande échelle, d'où la recherche de géniteurs mâle-stériles.

La base génétique la plus étroite est représentée dans le cas de l'hybride simple, ou hybride F_1 , issu du croisement entre deux lignées homozygotes. Il existe également des hybrides trois-voies, issus du croisement d'un hybride simple avec une lignée, et des hybrides doubles, produits par le croisement entre deux hybrides simples. Avec ces types de variété, le paysan ne peut pas sélectionner sa propre semence, sous peine de voir chuter ses rendements d'environ 20 % dès la deuxième génération du fait de la consanguinité. Dans ce domaine, les travaux conduits en Inde sont plus avancés que ceux d'Afrique de l'Ouest, mais leur progression est fortement conditionnée par les facteurs socio-économiques.

LES CHOIX SELON LES CONTEXTES AGROÉCONOMIQUES

Qu'il s'agisse de l'Inde ou de l'Afrique, l'environnement agroéconomique de la culture du mil n'est pas favorable à une progression notable de la production : le taux de croissance observé (0,7 %) en Afrique de l'Ouest entre 1965 et 1975 est le plus faible de toutes les cultures vivrières. Cette croissance est due essentiellement à l'extension des surfaces cultivées, ce qui signifie que les améliorations génétiques et techniques n'ont pas eu les effets escomptés sur la productivité (SPENCER et SIVAKUMAR, 1987).

Les principales contraintes de la culture du mil se répartissent en trois groupes. Le premier comprend les contraintes abiotiques : les sols sont peu fertiles, les pluies présentent un caractère très imprévisible à la fois dans leur intensité et dans leur répartition géographique et temporelle, les températures du sol et de l'atmosphère sont très élevées.

Le deuxième groupe est constitué par les contraintes biotiques : le potentiel de production des variétés traditionnelles est souvent peu élevé, les parasites sont nombreux — mildiou, charbon, foreurs de tiges, mineuses de l'épi, criquets et sauteriaux, striga, oiseaux granivores.

Dans le troisième groupe, on trouve les contraintes d'ordre socioculturel et économique. Les pratiques culturelles traditionnelles sont très limitées : pas de travail préparatoire du sol, très faible apport d'intrants organiques naturels, apport d'intrants chimiques inexistant, absence de rotation des cultures, qui entraîne l'épuisement des sols. Les systèmes de production de semences améliorées sont souvent déficients. Or, le type de la formule variétale est étroitement lié aux possibilités de multiplication et de distribution des semences à l'échelon national, et donc au rythme de renouvellement chez le paysan. Le coût des nouvelles formules variétales telles que les variétés hybrides est élevé. Le stockage des récoltes et l'écoulement de la production se heurtent à de nombreuses difficultés, et l'absence de valorisation industrielle et commerciale du produit n'encourage pas la production. En outre, les nouvelles variétés améliorées n'ont pas exprimé leur plein potentiel en milieu paysan. Elles sont, de ce fait, mal acceptées et ne sont diffusées qu'à petite échelle. L'ensemble de ces contraintes fait que le mil reste une céréale consommée localement dont les rendements stagnent.

Les objectifs de sélection

LA PRODUCTIVITÉ ET LA RÉGULARITÉ DES RENDEMENTS

La productivité et la régularité des rendements sont les critères de sélection les plus importants. Elles résultent des qualités agronomiques, qui sont appréciées par l'exploitation des données obtenues dans les essais pluriannuels et multilo-caux (LAMBERT, 1983).

LE REMPLISSAGE DES CHANDELLES

Le remplissage des chandelles dépend du génotype, de la présence de parasites, notamment la cécidomyie (*Geromyia penniseti*), et des conditions météorologiques (pluviosité).

L'AMÉLIORATION DU RAPPORT ENTRE LE GRAIN ET LA PAILLE

En Afrique de l'Ouest, le problème du rapport entre le grain et la paille s'est posé dès le début des travaux d'amélioration du fait de la taille des cultivars traditionnels — jusqu'à 3 mètres de hauteur — et de leur abondante production de paille. Bien qu'elle soit parfois utilisée à des fins de construction pour la couverture de cases et la fabrication de palissades, la paille représente le plus souvent une grande masse de matière sèche inutile. C'est pourquoi des recherches ont été menées pour intégrer dans les cultivars locaux un gène de nanisme — le gène d_2 d'origine indienne — par des rétrocroisements successifs. Mais cette source de nanisme s'est révélée mal adaptée : elle conduit à des variétés trop précoces, sensibles aux insectes et au mildiou et dont le potentiel grainier est trop faible (NIANGADO et OUENDEBA, 1987). De plus, les objectifs pour lesquels les cultivars à paille courte avaient été recherchés — intensification de la culture, densité de semis élevée, mécanisation — ne convenaient pas à l'environnement de la culture du mil.

LA TOLÉRANCE AUX MALADIES

Les maladies les plus importantes quant aux dégâts qu'elles occasionnent sur le mil sont le mildiou duveteux (*Sclerospora graminicola*), le charbon (*Tolyposporium penicillariae*), l'ergot (*Claviceps fusiformis*) et la rouille (*Puccinia substriata* var. *indica*). Dans le cas du mildiou, les oospores qui se trouvent dans le sol constituent la principale source d'infection, mais les zoospores asexuées en suspension dans l'air peuvent également engendrer la maladie. Les premiers symptômes de l'infection s'observent sur les feuilles, qui deviennent chlorotiques et jaunâtres et se couvrent d'une abondante efflorescence duveteuse de couleur blanche (sporangiophores et sporanges du champignon) essentiellement sur leur face inférieure. Les feuilles qui se développent ensuite sont complètement décolorées. Les inflorescences des plantes infectées sont partiellement ou totalement difformes ; leurs fleurs étant transformées en organes foliacés d'aspect varié. L'agent pathogène est très variable.

LA TOLÉRANCE AUX INSECTES

Le problème se pose essentiellement en Afrique de l'Ouest, où les principaux insectes ravageurs du mil sont la foreuse de la tige (*Acigona ignefusalis*) et la mineuse de l'épi (*Raghava albipunctella*), auxquelles il faut ajouter les criquets (*Locusta migratoria*) et les sauteriaux (*Oedaleus senegalensis*). Les pertes peuvent atteindre 30 à 40 % des récoltes dans le cas de la mineuse de l'épi. Les traite-

ments chimiques sont inadaptés à l'environnement de l'agriculture ouest-africaine et la lutte biologique contre les parasites se révèle difficile dans le contexte climatique aléatoire de la zone tropicale. La résistance génétique de l'hôte apparaît comme le système de lutte le plus efficace (NWANZE et HARRIS, 1992). Néanmoins, les études sur la biologie des parasites montrent que ces insectes réalisent souvent plusieurs générations par saison. On recommande donc d'utiliser des variétés dont la longueur du cycle permet d'éviter les périodes de forte infestation.

LA TOLÉRANCE AU STRIGA

Le striga, *Striga hermonthica*, parasite à la fois le mil et le sorgho, ce qui rend le problème complexe car il existerait des souches spécifiques de l'un ou de l'autre hôte selon les régions (Hess, 1994). Ses graines, très petites, sont produites en grand nombre et peuvent rester viables dans le sol pendant une vingtaine d'années avant de germer grâce aux exsudats émis par les racines de la jeune plante hôte. Les racines du parasite pénètrent alors celles de l'hôte et les colonisent à l'aide de suçoirs. Avant l'émergence de la plante de striga — 1 à 2 mois après le semis —, l'aspect rabougri des pieds de mil est un indicateur visuel de l'attaque du parasite. Dans le cas d'attaques sévères aucun épi n'est produit.

LA TOLÉRANCE À LA SÉCHERESSE

La sécheresse compte parmi les facteurs limitants les plus importants de la culture du mil. C'est au moment de son installation — germination et développement de la plantule — et pendant la période qui précède la floraison que la plante est le plus sensible à un manque d'eau (WINKEL et DO, 1992). Les recherches concernent à la fois la compréhension du phénomène sur le plan physiologique et le criblage de variétés. Au Niger, l'ORSTOM et l'ICRISAT orientent actuellement leurs recherches vers l'exploitation des ressources génétiques des formes sauvages apparentées au mil cultivé pour créer des variétés tolérantes à la sécheresse.

LA QUALITÉ DU GRAIN ET SON UTILISATION

Dans la plupart des cas, on cherche à conserver la qualité du grain des variétés locales appréciées des consommateurs. Il existe peu de filières de transformation du mil, tant en Inde qu'en Afrique. Quelques projets de transformation semblent devoir se développer comme celui de Nestlé-Abidjan, en Côte d'Ivoire. La réalisation de tels projets peut apporter des solutions satisfaisantes à différents problèmes tels que le stockage, l'écoulement et le paiement des récoltes, la diffusion des produits loin de leur zone de production et l'amélioration des revenus des paysans. Il faudra cependant veiller à ce que les contraintes liées à la transformation n'aient pas une répercussion néfaste sur les caractéristiques organoleptiques des produits fournis.

Les méthodes d'amélioration génétique

LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DISPONIBLE

Les sélectionneurs du mil ont actuellement à leur disposition une collection de près de 24 000 échantillons de mils cultivés, cultivars traditionnels et mils sélectionnés confondus, originaires de 46 pays, auxquels il faut ajouter 671 échantillons appartenant à 23 espèces sauvages du genre *Pennisetum* (RAI et KUMAR, 1994). Cette collection a été rassemblée grâce aux prospections réalisées par l'ICRISAT en collaboration avec la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources), l'ORSTOM et les instituts de recherche nationaux. Elle est conservée dans son intégralité par le centre indien de l'ICRISAT à Hyderabad : les collections de travail sont conservées à une température de 18 à 20 °C et entre 30 et 40 % d'humidité relative, alors que pour la conservation à long terme, sur plus de cinquante ans, la température est abaissée à - 20 °C et l'humidité relative presque nulle. Une partie de cette collection fait l'objet d'une conservation à moyen terme, sur vingt ans, à 4 °C et 20 % d'humidité relative, au centre sahélien de l'ICRISAT de Niamey, au Niger, et à l'ORSTOM de Montpellier, en France, essentiellement afin d'assurer les échanges de grains entre instituts. Les coûts de la maintenance et du renouvellement de collections d'une telle ampleur sont très élevés. Comme cela a été réalisé pour le maïs, les institutions qui ont la charge de ces collections pourraient constituer, à partir des populations de départ étudiées pour leur valeur propre et pour leur valeur en combinaison, un nombre limité de « pools », plus faciles à maintenir et permettant une utilisation raisonnée de la variabilité (GALLAIS *et al.*, 1992).

La forme actuelle de l'ancêtre présumé du mil, *P. glaucum* subsp. *violaceum*, que l'on rencontre dans toute l'Afrique sahélienne, et les espèces agamiques du genre *Pennisetum* constituent une autre source de diversité génétique, importante et utile pour le sélectionneur (HANNA, 1987).

LES MÉTHODES ACTUELLES DE CRÉATION VARIÉTALE

La sélection massale

Traditionnellement, les variétés sont des populations maintenues d'une génération à l'autre par simple sélection massale : le paysan choisit comme semences les grains produits par les individus qui correspondent le mieux au type qui l'intéresse.

La sélection massale est utilisée en vue d'établir une relation entre le rendement et tout un ensemble de caractères quantitatifs et qualitatifs. C'est ce qui a été réalisé au Sénégal avec la variété Souna PC28, qui présente un gain de productivité de 12 % par rapport à la population de départ et possède des épis plus gros et plus réguliers. Au Niger, la sélection menée sur un type Zongo a donné naissance à la variété P3 Kulu, qui, dans de bonnes conditions, peut produire jusqu'à 2,5 tonnes de grain par hectare avec un cycle de 90 à 95 jours (LAMBERT, 1983).

Le choix peut aussi porter sur des lignées, on parle alors de la sélection pedigree massale, qui est utilisée pour améliorer les caractères à forte valeur additive et donc de bonne héritabilité. Au Niger, ce type de sélection a été appliquée à l'écotype Haïni Kiré pour aboutir à une population précoce, Haïni Kiré Précoce (HKP), et à une population tardive, Haïni Kiré Normale (HKN).

La sélection massale est aujourd'hui plus ou moins abandonnée au profit des méthodes de sélection récurrente et de la création d'hybrides.

La sélection récurrente

La sélection récurrente apparaît comme la méthode la plus rationnelle pour améliorer un caractère quantitatif, ou polygénique, dans les variétés. Les recombinaisons résultant des intercroisements à chaque cycle de sélection permettent un progrès génétique à long terme avec une sélection efficace sur plusieurs caractères. Il existe deux variantes de ce mode de sélection selon que l'on effectue un test top-cross ou un test sur descendances S_1 .

Avec la sélection récurrente avec test top-cross, les plantes sélectionnées au sein de la population de départ sont pollinisées par l'ensemble de la population : il y a un top-cross avec la population. On obtient des familles dont les meilleures sont sélectionnées ; les plantes mères de ces familles étant intercroisées pour constituer la génération suivante. Cette méthode fondée sur une sélection sur la valeur additive est simple puisque la population elle-même est prise comme testeur, mais assez longue car un cycle de sélection comporte trois générations. Elle a été employée dès 1961 au Sénégal, puis au Niger, au Mali et au Burkina (NIANGADO et OUEDEBA, 1987). Parmi les nouvelles variétés ainsi créées, peu se sont montrées supérieures au témoin.

Dans la sélection récurrente avec test sur descendances S_1 , les individus choisis pour leur phénotype dans la population de départ sont autofécondés. Ce sont leurs descendances S_1 qui sont jugées sur leur valeur propre. Les meilleures familles sont croisées à la génération suivante pour donner la nouvelle population. La durée du cycle de sélection est là encore de trois générations. Cette méthode est très efficace pour les caractères additifs et permet également de sélectionner ou de contre-sélectionner les allèles récessifs masqués par l'état hétérozygote. Si, au Mali, les travaux conduits selon cette voie se sont révélés décevants, ils sont en revanche encourageants au Niger et au Burkina : les nouvelles variétés obtenues présentent un net gain de productivité (NIANGADO et OUEDEBA, 1987).

L'utilisation de l'hétérosis

Des programmes de création d'hybrides entre lignées, d'hybrides entre populations et d'hybrides top-cross ont été entrepris pour améliorer le mil (LAMBERT, 1983). La création de variétés hybrides a conduit à rechercher des parents mâle-stériles. On dispose actuellement de différentes sources de cytoplasmes induisant une stérilité mâle, tels les cytoplasmes A_1 , A_2 et A_3 mis en évidence dans des croisements entre mil sauvage et mil cultivé (MARCHAIS et PERNES, 1985).

C'est en Inde et aux Etats-Unis que la vigueur hybride a été le plus exploitée. En Inde, 21 lignées mâle-stériles, avec des caractères morphologiques différents, sont prises en compte au AICPMIP, All India Coordinated Pearl Millet Improvement Project (RAI et KUMAR, 1994). Certaines variétés hybrides ont été largement acceptées par les paysans malgré de sérieuses attaques de mildiou. L'utilisation de formules variétales hybrides homogènes représente en effet un risque face aux pressions parasitaires. Des études ont également été réalisées en Afrique de l'Ouest. OUENDEBA *et al.* (1993) ont ainsi montré à partir de cinq populations locales que l'hétérosis pour la production de grains varie entre 25 % et 81 % pour les dix combinaisons testées. Mais il ressort des travaux de l'ICRISAT que, dans les conditions ouest-africaines, il serait souhaitable de recourir à une formule différente de type top-cross, en utilisant la protogynie ou un parent mâle-stérile sélectionné pour sa bonne aptitude à la combinaison.

Les hybridations interspécifiques et le transfert de l'apomixie

Une autre voie d'amélioration des plantes cultivées consiste à incorporer dans leur génome des gènes nouveaux à partir des espèces des pools secondaire ou tertiaire. Chez le mil, comme c'est le cas pour beaucoup de plantes allogames, l'amélioration génétique conduit à la création de variétés sélectionnées de type hybride dont la reproduction demande un certain savoir-faire, ce qui rend l'agriculteur dépendant des producteurs de semences. L'apomixie présente alors un intérêt primordial : elle permet de fixer les variétés à l'état hétérozygote. Si son transfert à partir d'une des espèces du pool secondaire vers le type cultivé peut paraître difficile *a priori*, les résultats déjà obtenus sur le mil (HANNA, 1987 ; OZIAS-AKINS *et al.*, 1993) et sur d'autres espèces comme le maïs (SAVIDAN et DUJARDIN, 1992) sont prometteurs. Le transfert de l'apomixie dans le génome du mil rendrait possible une multiplication par grains sous forme clonale. L'équipe de Hanna travaille dans ce sens depuis une dizaine d'années en réalisant des croisements entre *P. squamulatum*, espèce apomictique, et *P. glaucum*, suivis de rétrocroisements. Les apports de la biologie moléculaire devraient permettre d'accélérer l'obtention d'un mil apomictique en facilitant le criblage de ce caractère dans les descendances.

En préalable à la diffusion d'une céréale transformée par l'apomixie, il faudra savoir coupler et contrôler les systèmes de reproduction sexuée et asexuée en s'inspirant du fonctionnement des complexes d'espèces agamiques qui évoluent dans la nature, afin de maintenir les possibilités de renouvellement de la variabilité.

LES BIOTECHNOLOGIES

La culture *in vitro*

Des plantules de mil ont été régénérées à partir de divers organes, mais ce sont les travaux réalisés à partir d'inflorescences immatures qui sont les plus nombreux (VASIL et VASIL, 1982 ; TALWAR et RACHID, 1990). Comme pour beaucoup

d'autres céréales, la régénération de plantules chez le mil s'effectue par embryogenèse somatique. Dans une étude réalisée sur dix génotypes différents, PINARD et CHANDRAPALAIA (1993) ont montré l'influence de l'âge de l'explant utilisé sur la régénération mais aussi la spécificité génotypique du phénomène.

L'embryogenèse somatique peut être utilisée comme source de diversité génétique liée à l'apparition de variants, en particulier dans le cas d'hybrides interspécifiques (OZIAS-AKINS *et al.*, 1989).

Le marquage moléculaire

Une carte génétique du mil a été réalisée sur la base du polymorphisme des fragments de restriction (RFLP) d'une descendance F_2 issue d'un croisement entre deux cultivars (LIU *et al.*, 1994). La carte résultant de croisements interspécifiques entre formes sauvages et formes cultivées est identique pour ce qui concerne l'ordre des marqueurs, mais elle est plus courte du fait des recombinaisons moins nombreuses (LIU *et al.*, 1994). Cette carte met à la disposition des sélectionneurs un grand nombre de marqueurs, qui peuvent servir à étiqueter différents gènes à effet quantitatif (QTL), mais aussi à réaliser une sélection assistée par marqueurs. Pour le mil, cette technique a déjà trouvé des applications, notamment dans le contrôle de la résistance au mildiou (JONES *et al.*, 1995) et de la tolérance à la chaleur (HOWARTH *et al.*, 1994).

Le progrès génétique et la diffusion des variétés

Les progrès réalisés

Nous donnons ici quelques exemples de méthodologie ainsi que les résultats obtenus dans le cadre de la stratégie d'amélioration génétique du mil pour l'Afrique de l'Ouest, développée actuellement par le centre sahélien de l'ICRISAT, au Niger.

LA RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE

En zone sahélienne, la pluviosité est très irrégulière et imprévisible. Une sécheresse intervenant juste avant la période de floraison est très courante, soit du fait de l'arrêt prématuré des pluies, soit à cause d'un déficit en eau du sol dû à des pluies insuffisantes en début de saison.

BIDINGER *et al.* (1987) ont mis au point un index de réponse à la sécheresse (DRI, *drought response index*). Une large gamme de génotypes a été testée dans des conditions hydriques différentes par FUSSEL *et al.* (1991), qui suggèrent la

sélection de génotypes à cycle court. BIELER (1992) a utilisé des méthodes expérimentales identiques pour étudier le développement des grains et recommande l'emploi de variétés à floraison précoce dont la vitesse de formation et de remplissage des grains est rapide afin d'échapper à la sécheresse.

La méthodologie présentée ci-dessus est appliquée dans certaines conditions : haut niveau d'intrants, densité de semis élevée, stress hydrique programmé dans le temps et en intensité. Selon PAYNE (1992), et du moins pour l'Afrique de l'Ouest, la sélection en station expérimentale sera d'autant plus efficace qu'elle s'effectuera dans des conditions proches de celles dans lesquelles les variétés seront diffusées, notamment pour la pluviosité, la fertilité du sol et la densité de plantation.

Pour augmenter les chances de réussite de la sélection de variétés tolérantes à la sécheresse, il sera nécessaire de s'assurer que la durée de la phase de maturation du grain est adaptée à la longueur de la saison de culture de façon à minimiser le risque d'un stress hydrique en fin de cycle. Il faudra également tenir compte des attaques d'insectes, qui sont en relation directe avec la précocité. La sélection visera à retenir des variétés de 90 à 100 jours.

LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

Il existe une littérature abondante sur la génétique de la résistance au mildiou (parfois spécifique à un pathotype particulier). D'importants progrès ont été réalisés dans le domaine de l'identification des sources de résistance, généralement d'origine ouest-africaine (SINGH *et al.*, 1987), et dans celui des techniques de criblage.

La résistance au mildiou est introduite dans les cultivars sélectionnés par les méthodes de sélection récurrente (WELTZIEN et KING, 1995). Elle peut être testée facilement grâce aux techniques de culture *in vitro* (PRABHU, 1985). Des recherches récentes ont mis en évidence des marqueurs moléculaires qui permettent de suivre la tolérance au mildiou au cours des générations d'un schéma d'amélioration (JONES *et al.*, 1995).

En Afrique de l'Ouest, on observe une forte variabilité du pathogène. La structure génétique des variétés populations, à haut niveau d'hétérogénéité, contribue à limiter la propagation de la maladie et les pertes de production. Dans ce domaine, des informations nouvelles ont été recueillies grâce à la mise au point des techniques de marquage moléculaire, dans le cadre d'une collaboration entre l'ICRISAT et le Cambridge Laboratory du Jones Innes Centre de Norwich, au Royaume-Uni (LIU *et al.*, 1994). Au Niger, l'ICRISAT élabore des méthodes de criblage au champ pour les périodes du maximum de pluies et de forte humidité. Une pépinière offre la possibilité de cribler plus de 600 entrées, parmi lesquelles on compte des variétés et des hybrides en essai, ainsi que des descendances de populations, tandis qu'une serre est disponible pour les études plus spécifiques. Le taux d'infection est exprimé en pourcentage du nombre de plantes atteintes par la maladie. La sélection

est poursuivie quand les variétés et les hybrides obtenus montrent de bons résultats dans les essais sur le terrain et présentent une attaque de mildiou inférieure à 10 %. La plupart du matériel retenu est d'origine ouest-africaine et manifeste une résistance satisfaisante.

Une attention toute particulière est portée au matériel mâle stérile ; les sources américaines et indiennes de stérilité mâle étant fortement sensibles à la maladie. La plupart des variétés avancées sont testées dans le cadre du programme multilocal conduit en Afrique de l'Ouest sur le mildiou et le charbon. Bon nombre d'entre elles sont résistantes dans les différents pays (GB8735, SOSAT-C88, ICMV-IS89305, ICMV-IS85333).

LA TOLÉRANCE AU STRIGA

A l'ICRISAT, le criblage n'a porté jusqu'alors que sur un nombre limité d'échantillons des formes cultivées et des formes sauvages de la collection et aucun niveau correct de résistance n'a été trouvé. Les variétés testées les plus précoces, dont le cycle complet est de 80 à 85 jours, semblent pouvoir échapper à l'infestation. La faible fertilité des sols ainsi que la pluviosité réduite favorisent les infestations de striga. Un système de contrôle du parasite devrait donc prévoir, outre l'utilisation de cultivars résistants au striga, l'apport d'intrants chimiques et de fumier, l'arrachage manuel du parasite avant la dispersion de ses semences et une rotation culturale ne faisant pas intervenir une autre céréale. La littérature ne mentionne rien sur l'hérédité de la résistance du mil au striga. KIM (1994) montre que, chez le maïs, la tolérance et la résistance sont polygéniques et signale, d'autre part, que cette tolérance est contrôlée par des gènes additifs alors que la résistance à l'émergence du striga est déterminée par des gènes non additifs.

La sélection du mil cultivé pour la résistance au striga n'a pas encore abouti à des résultats positifs. Actuellement, une variété avancée, ICMV-IS89305, dont le cycle du semis à la récolte est de cent jours est soumise à une sélection récurrente S_2 sur une parcelle paysanne très infestée par le striga, sur la base des critères proposés par EJETTA *et al.* (1991).

Une analyse du polymorphisme enzymatique a mis en évidence une différenciation génétique de *Striga hermonthica* entre les formes spécifiques du sorgho et celles du mil (FREITAG *et al.*, 1995).

La multiplication et la diffusion des cultivars

LA MULTIPLICATION DES SEMENCES

La production de semences est une question complexe dans la mesure où la détection des hors-type est difficile. Les parcelles de multiplication doivent être parfaitement isolées afin d'éviter toute pollution due à du pollen étranger. En effet, le pollen de mil peut survivre à la dessiccation pendant près d'une

semaine et, par conséquent, peut être transporté sur de longues distances tout en conservant ses capacités à féconder (FRALEIGH, 1985). Une note technique réalisée par l'ICRISAT décrit la méthode de multiplication des variétés populations de mil (ANDREWS et HARINARAYANA, 1984). Les variétés populations améliorées sont de plus en plus diffusées, car elles sont bien adaptées aux pratiques culturales traditionnelles.

La multiplication des variétés populations se déroule selon quatre étapes : sélection, production des semences de base, certification, commercialisation. Les quantités de semences nécessaires pour emblaver des surfaces importantes peuvent être produites très rapidement pour être mises à la disposition des paysans. Le taux de multiplication du mil est très élevé puisque 3 ou 4 kilos de semences suffisent pour couvrir 1 hectare, qui produira 1 000 kilos de grains, même avec un faible apport d'intrants.

LES CONTRAINTES DE LA DIFFUSION D'UNE VARIÉTÉ AMÉLIORÉE

En Afrique de l'Ouest, il existe des exemples de variétés améliorées qui sont diffusées et acceptées par les paysans, mais à une échelle trop restreinte pour que cela ait des répercussions sur la production globale. Ce sont leur rendement élevé mais aussi leur précocité et la plus grande taille de leurs grains qui intéressent les paysans. On estime que seulement 2 à 10% des surfaces cultivées le sont avec des variétés améliorées. Ce faible taux trouve au moins trois explications : les variétés améliorées ne répondent pas toujours aux souhaits des paysans ; les techniques culturales traditionnelles ne permettent pas aux cultivars sélectionnés d'exprimer leur plein potentiel ; les services de multiplication et de diffusion des semences font défaut. Bien que la diffusion des variétés améliorées soit en augmentation, elle est freinée car elle n'est pas systématiquement accompagnée de la diffusion de l'information nécessaire auprès des paysans, qui d'ailleurs ne semblent pas toujours en exprimer la demande. Les autres facteurs qui limitent cette diffusion sont le coût élevé des semences et le manque d'expertises, d'études statistiques et de méthodes standardisées d'évaluation, ainsi que le manque de personnels qualifiés.

Il est très important que les paysans puissent participer à l'évaluation des nouvelles variétés dans les programmes d'amélioration. En effet, bien souvent, des caractéristiques importantes à leurs yeux, comme la production fourragère, échappent au sélectionneur de variétés pour la production de grains. Une enquête a été réalisée par un économiste de l'ICRISAT sur les préférences des paysans en Afrique de l'Ouest. Elle révèle que ceux-ci souhaitent disposer de variétés d'environ 2,5 mètres de hauteur, qui donnent de nombreuses talles productives et de longues chandelles avec des gros grains, sur un cycle inférieur ou égal à cent jours. Mais les préférences des paysans varient d'une région à l'autre, d'où l'intérêt d'une évaluation multilocale des variétés. Dans le cadre du réseau ouest et centre-africain de recherche sur le mil, un projet a été lancé en 1994 afin de prendre en compte les conditions socio-économiques dans

lesquelles sont mis en œuvre les systèmes de culture à base de mil. Ce projet concerne également l'évaluation économique des techniques, l'étude de la pérennité de certains systèmes de culture à base de mil, l'amélioration de la productivité et la formation des paysans. L'exécution de ce projet est essentiellement fondée sur la réalisation d'enquêtes et d'expérimentations en stations et en milieu paysan.

Références bibliographiques

AMBLARD S., PERNES J., 1989. The identification of cultivated pearl millet (*Pennisetum*) amongst plant impressions on pottery from Oued Chebbi (Dhar Oualata, Mauritania). *African Archeological Review*, 7 : 117-126.

AMOUKOU I., MARCHAIS L., 1993. Evidence of a partial reproductive barrier between wild and cultivated pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Euphytica*, 67 : 19-26.

ANDREWS D.J., HARINARAYANA G., 1984. Procedure for the seed production of pearl millet varieties. Patancheru, Inde, ICRISAT, Information Bulletin n° 16.

ANDREWS D.J., KUMAR K.A., 1992. Pearl millet for food, feed and forage. *Advances in Agronomy*, 48 : 89-139.

BIDINGER F.R., MAHALAKSHMI V., RAO G.D.P., 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet. 2. Estimation of genotypes response to stress. *Australian Journal of Agricultural Research*, 38 : 49-59.

BIELER P., 1992. Agronomic and physiological aspects of postflowering drought tolerance of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the Sahel. Thèse, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Suisse, 105 p.

BILQUEZ A.F., 1975. Amélioration des mils au Sénégal : synthèse des résultats obtenus au cours des quatre premières années de travail et conclusions générales. Bambey, Sénégal, ISRA, 57 p.

BONO M., 1973. Contribution à la morphosystématique des *Pennisetum* annuels cultivés pour leur grain en Afrique occidentale francophone. *L'Agronomie tropicale*, 28 : 229-356.

BRUNKEN J.N., 1977. A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Gramineae). *American Journal of Botany*, 64 : 161-176.

CHOWDHURY M.K.U., SMITH R.L., 1988. Mitochondrial DNA variation in pearl millet and related species. *Theoretical and Applied Genetics*, 76 : 25-32.

CLEMENT J.C., BEZANÇON G., BILLARD G., 1993. Prospections des mils cultivés et des mils sauvages de l'Afrique de l'Ouest. In : *Le mil en Afrique*, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 9-20.

DUJARDIN M., HANNA W.W., 1984. Cytogenetics of double cross hybrids between *Pennisetum americanum* × *P. purpureum* amphidiploids and *P. americanum* × *P. squamulatum* interspecific hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, 69 : 97-100.

- EJETA G., BUTLER L.G., HESS D., VOGLER R.K., 1991. Genetic and breeding strategies for striga resistance in sorghum. *In* : Vth International symposium on parasitic weeds, J.K. Ranson *et al.* éd., Nairobi, Kenya, p. 539-544
- FAO, 1996. Annuaire production : 1995. Rome, Italie, FAO, 235 p.
- FRALEIGH B., 1985. Contribution à l'étude de la fertilité du pollen de mil (*Pennisetum typhoides* (Burm.) Stapf. et Hubb.). Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 159 p.
- FREITAG J., RENNO J.F., HESS D.E., WELZ H.E., GEIGER H.H., 1995. Isozyme variations within and among *Striga hermonthica* populations collected from pearl millet and sorghum in Niger. Communication à la réunion de LARS, Bristol, Royaume-Uni.
- FUSSEL L.K., BIDINGER F.R., BIELER P., 1991. Crop physiology and breeding for drought tolerance: research and development. *Field Crops Research*, 27 : 183-199.
- GALLAIS A., DUVAL H., GARNIER P., CHARCOSSET A., 1992. Un exemple de gestion des ressources génétiques en vue de la sélection. *In* : Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes. Paris, France, BRG, p. 477-490.
- GAUT B.S., CLEGG M.T., 1993. Nucleotide polymorphism in the *Adh1* locus of pearl millet (*Pennisetum glaucum*, Poaceae). *Genetics*, 135 : 1091-1097.
- GEPTS P., CLEGG M.T., 1989. Genetic diversity in pearl millet, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., at the DNA sequence level. *Journal of Heredity*, 80 : 203-208.
- HANNA W.W., 1987. Utilization of wild relatives of pearl millet. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 33-42.
- HANNA W.W., 1990. Transfer of germplasm from the secondary to the primary gene pool in *Pennisetum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80 : 303-208.
- HARINARAYANA G., 1987. Pearl millet in Indian agriculture. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 5-17.
- HARLAN J.R., 1971. Agricultural origins: centers and non-centers. *Science*, 14 : 468-474.
- HARLAN J.R., DE WETT J.M.J., 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, 20 : 509-517.
- HESS D.E., 1994. Crop specific strains of *Striga hermonthica* in Niger. *Phytopathology*, 84 : 101-151.
- HOWARTH C.J., CAVAN G.P., SKOT K.P., LAYTON R.W.H., HASH C.T., WITCOMBE J.R., 1994. Mapping QTLs for heat tolerance in pearl millet. *In* : Use of molecular markers in sorghum and pearl millet breeding for developing countries, J.R. Witcombe et R.R. Duncan éd., Londres, Royaume-Uni, ODA, p. 80-85.
- INGHAM L.D., HANNA W.W., BAIER J.W., HANNAH L.C., 1993. Origin of the main class of repetitive DNA within selected *Pennisetum* species. *Molecular and General Genetics*, 238 : 350-356.
- JONES E.S., LIU C.J., GALE M.D., HASH C.T., WITCOMBE J.R., 1995. Mapping quantitative trait loci for downy mildew resistance in pearl millet. *Theoretical and Applied Genetics*, 91 : 448-456.
- KIM S.K., 1994. Genetics of maize tolerance to *Striga hermonthica*. *Crop Science*, 34 : 900-907.

KUMAR K.A., 1989. Pearl millet: current status and future potential. *Outlook on Agriculture*, 18 : 46-53.

LAMBERT C., 1983. L'IRAT et l'amélioration du mil : présentation des travaux. *L'Agro-nomie tropicale*, 38 : 78-88.

LIU C., WITCOMBE J.R., HASH C.T., BUSO C.S., PITTAWAY T.S., NASH M., GALE M.D., 1994. Construction and application of RFLP-based genetic maps in pearl millet. *In : Use of molecular markers in sorghum and pearl millet breeding for developing countries*, J.R. Witcombe et R.R. Duncan éd., Norwich, Royaume-Uni, ODA, p. 57-64.

LUBBERS E.L., ARTHUR L., HANNA W.W., OZIAS-AKINS P., 1994. Molecular markers shared by diverse apomictic *Pennisetum* species. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 636-642.

MARCHAIS L., PERNES J., 1985. Genetic divergence between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum typhoides*). 1. Male sterility. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 95 : 103-112.

MARCHAIS L., TOSTAIN S., AMOUKOU I., 1993. Signification taxonomique et évolutive de la structure génétique des mils pénicillaires. *In : Le mil en Afrique*, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 119-128.

NIANGADO O., OUEDEBA B., 1987. Amélioration variétale du mil en Afrique. *In : International pearl millet workshop*, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 83-94.

NWANZE K.F., HARRIS K.M., 1992. Insect pest of pearl millet in West Africa. *Review of Agricultural Entomology*, 80 : 1133-1155.

OUEDEBA B., EJETA G., HANNA W.W., KUMAR K.A., 1995. Diversity among African pearl millet landrace populations. *Crop Science*, 35 : 919-924.

OUEDEBA B., EJETA G., NYQUIST W.E., HANNA W.W., KUMAR K.A., 1993. Heterosis and combining ability among African pearl millet landraces. *Crop Science*, 33 : 735-739.

OZIAS-AKINS P., DUJARDIN M., HANNA W.W., VASIL I.K., 1989. Quantitative variation recovered from tissue cultures of an apomictic, interspecific *Pennisetum* hybrid. *Maydica*, 34 : 123-132.

OZIAS-AKINS P., LUBBERS E.L., HANNA W.W., MCNAY J.W., 1993. Transmission of the apomictic mode of reproduction in *Pennisetum*: co-inheritance of the trait and molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 85 : 632-638.

PAYNE W.A., 1992. Past research and future plans in millet physiology. Niamey, Niger, ICRISAT, 22 p.

PERNES J., COMBES D., LEBLANC J.M., 1984. Le mil. *In : Gestion des ressources génétiques des plantes*. 1. Monographies, J. Pernès éd., Paris, France, ACCT, p. 159-210.

PILATE-ANDRE S., LAMY F., SARR A., 1993. Diversité génétique des mils détectable par RFLP au niveau de la région du gène *Adh1*. *In : Le mil en Afrique*, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 67-75.

PINARD F., CHANDRAPALAI A., 1993. Pearl millet regeneration from immature inflorescences: influence of explant age, *in vitro* growth conditions and plant genotype on the regeneration potential. *In : Le mil en Afrique*, S. Hamon éd., Paris, France, ORSTOM, p. 95-102.

- PORTERES R., 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale : centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux de l'agriculture antérieurs au XVI^e siècle. *L'Agronomie tropicale*, 5 : 489-507.
- PRABHU M.S.C., 1985. Studies on the *in vitro* cultures of downy mildew pathogens of bajra and sorghum. Thèse, University of Mysore, Mysore, Inde.
- RAI K.N., KUMAR K.A., 1994. Pearl millet improvement at ICRISAT: an update. *International Sorghum and Millets Newsletter*, 35 : 1-29.
- RENNO J.F., SCHMELZER G.H., DE JONG J.H., 1995. Variation and geographical distribution of ploidy levels in *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) in Burkina Faso, Benin and southern Niger. *Plant Systematics and Evolution*, 198 : 89-100.
- RENNO J.F., WINKEL T., 1996. Phenology and reproductive effort of cultivated and wild forms of *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. under experimental conditions in the Sahel: implications for the maintenance of polymorphism in the species. *Canadian Journal of Botany*, 74 : 959-964.
- RENNO J.F., WINKEL T., BONNEFOUS F., BEZANÇON G., 1997. Experimental study of gene flow between wild and cultivated *Pennisetum glaucum*. *Canadian Journal of Botany*, 75 : 925-931.
- ROBERT T., LESPINASSE R., PERNES J., SARR A., 1991. Gametophytic competition as influencing gene flow between wild and cultivated forms of pearl millet (*Pennisetum typhoides*). *Genome*, 34 : 195-200.
- SAVIDAN Y., DUJARDIN M., 1992. Apomixie : la prochaine révolution verte ? *La Recherche*, 23 : 236-334.
- SCHMELZER G.H., RENNO J.F., 1996. Genetic variability in the agamic species complex of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) originating from West Africa: observations of ploidy level and isozyme polymorphism. *In* : Réunion sur les plantes tropicales. Montpellier, France, EUCARPIA-CIRAD, p. 31-38.
- SINGH S.D., BALL S., THAKUR D.P., 1987. Problems and strategies in the control of downy mildew. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 161-172.
- SPENCER D.S.C., SIVAKUMAR M.V.K., 1987. Pearl millet in African agriculture. *In* : International pearl millet workshop, J.R. Witcombe éd., Patancheru, Inde, ICRISAT, p. 19-31.
- STEMLER A., 1990. A scanning electron microscopic analysis of plant impressions in pottery from the sites of Kadero, El Zakiab, Um Direiwa and El Kadada. *Archéologie du Nil moyen*, 4 : 87-105.
- TALWAR M., RACHID A., 1990. Factors affecting formation of somatic embryos and embryogenic callus from unemerged inflorescences of a gramineous crop, *Pennisetum*. *Annals of Botany*, 66 : 17-21.
- TOSTAIN S., 1992. Enzyme diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.). 3. Wild millet. *Theoretical and Applied Genetics*, 83 : 733-742.
- TOSTAIN S., 1994. Evaluation de la diversité génétique des mils pénicillaires diploïdes, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., au moyen de marqueurs enzymatiques : étude des relations entre formes sauvages et cultivées. Paris, France, ORSTOM, Travaux et documents microédités n° 124, 331 p.

VASIL V., VASIL I.K., 1982. The ontogeny of somatic embryos of *Pennisetum americanum* (L.) K. Schum. 1. In cultured immature embryos. Botanical Gazette, 143 : 454-465.

WELTZIEN E., KING S.B., 1995. Recurrent selection for downy mildew resistance in pearl millet. Plant Breeding, 114 : 308-312.

WINKEL T., DO F., 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., à la sécheresse. L'Agronomie tropicale, 46 : 339-351.

WINKEL T., RENNO J.F., PAYNE W., 1997. Effect of the timing of water deficit on growth, phenology and yield of pearl millet, *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., grown in Sahelian conditions. Journal of Experimental Botany, 48 : 1001-1009.

VAN DER ZON A.P.M., 1992. Graminées du Cameroun. 2. Flore. Wageningen, Pays-Bas, Wageningen Agricultural University Papers n° 92-1, 557 p.