Les Cahiers d'Outre-Mer

Revue de géographie de Bordeaux

266 | Avril-Juin 2014

Frontière des hommes, frontière des plantes cultivées
: diffusions et recompositions de l'agro-biodiversité

Histoire d'une innovation agricole récente à l'échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ?

Abdoul-Aziz Saïdou, Christine Raimond, Clélia Soler, Tuong-Vi Cao Hamadou, Richard Kenga, Laure Benoit, Jean Wencelius, Oberline Fokou, Camille Chauvin, Souaybou Ekeke et Hélène I. Joly

Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/com/7140>

DOI : 10.4000/com.7140

ISSN : 1961-8603

Éditeur

Presses universitaires de Bordeaux

Édition imprimée

Date de publication : 1 avril 2014

Pagination : 141-168

ISBN : 978-2-86781-959-9

ISSN : 0373-5834

Référence électronique

Abdoul-Aziz Saïdou, Christine Raimond, Clélia Soler, Tuong-Vi Cao Hamadou, Richard Kenga, Laure Benoit, Jean Wencelius, Oberline Fokou, Camille Chauvin, Souaybou Ekeke et Hélène I. Joly, « Histoire d'une innovation agricole récente à l'échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ? », *Les Cahiers d'Outre-Mer* [En ligne], 266 | Avril-Juin 2014, mis en ligne le 01 avril 2017, consulté le 20 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/com/7140> ; DOI : 10.4000/com.7140

Histoire d'une innovation agricole récente à l'échelle régionale : quelle différenciation des sorghos repiqués dans le bassin du lac Tchad ?

Abdoul-Aziz SAÏDOU¹, Christine RAIMOND², Clélia SOLER³,
Tuong-Vi CAO HAMADOU⁴, Richard KENGA⁵, Laure BENOIT⁶,
Jean WENCELIUS⁷, Oberline FOKOU⁸, Camille CHAUVIN⁹,
Souaybou EKEKE¹⁰, Hélène I. JOLY¹¹

1. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR CEFE 1919, Route de Mende 34293 Montpellier, France ; Université de Maroua, Institut Supérieur du Sahel, BP 46 Maroua, Cameroun ; Adresse actuelle : UMR Diversité et Adaptation des Plantes, Université de Maradi, BP 465 Maradi, Niger ; Adresse de correspondance : Abdoul-Aziz SAÏDOU, UMR Diversité et Adaptation des Plantes, Université de Maradi, BP 465 Maradi, Niger ; e-mail : saidou_aa@yahoo.fr

2. Centre national de la recherche scientifique (CNRS), UMR 8586 PRODIG, 2 rue Valette 75005 Paris, France ; e-mail : christine.raimond@univ-paris1.fr

3. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR CEFE 1919, Route de Mende 34293 Montpellier, France ; Centre national de la recherche scientifique (CNRS), UMR 8586 PRODIG, 2 rue Valette 75005 Paris, France ; e-mail : clelia.soler@hotmail.fr

4. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR AGAP, Campus Agropolis, 34398 Montpellier, France ; e-mail : tuong-vi.cao@cirad.fr

5. Institut de recherche agricole pour le développement (IRAD), BP 33 Maroua, Cameroun ; e-mail : rchkenga@yahoo.com

6. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR CEFE 1919, Route de Mende 34293 Montpellier, France ; e-mail : laure.benoit@cefe.cnrs.fr

7. Université Paris Ouest Nanterre La Défense, UMR 7186 LESC, 21 allée de l'Université, 92 023 Nanterre, France ; e-mail : jeanwencelius@gmail.com

8. Université de Maroua, Institut Supérieur du Sahel, BP 46 Maroua, Cameroun ; e-mail : oberlinej@yahoo.fr

9. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR CEFE 1919, Route de Mende 34293 Montpellier, France ; e-mail : camille.chauvin@cefe.cnrs.fr

10. Université de Maroua, Institut Supérieur du Sahel, BP 46 Maroua, Cameroun ; e-mail : souaybou.ekeke@yahoo.fr

11. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR CEFE 1919, Route de Mende 34293 Montpellier, France ; e-mail : helene.joly@cefe.cnrs.fr

Le sorgho est une culture vivrière de première importance de l'Afrique subsaharienne où il constitue la base alimentaire de nombreuses sociétés. Cette culture se caractérise par un large polymorphisme et une très grande plasticité par rapport aux milieux et aux saisons. Elle présente une grande diversité variétale, structurée par la différenciation du sorgho en races (Deu *et al.*, 2006 ; Deu *et al.*, 2008 ; Kouressy *et al.*, 2008). Une innovation agricole majeure dans le bassin du lac Tchad a consisté à repiquer certaines variétés de sorgho dans les terres de décrue, en fin de saison de pluie ; ces variétés réalisent une grande partie de leur cycle végétatif en saison sèche (Raimond, 1999 ; Seignobos, 2000). Les avantages de cette culture de sorgho repiqué reposent sur l'aptitude des variétés à faire leur floraison en saison sèche et sur l'absence d'apport complémentaire en irrigation ou fertilisants (Barrault *et al.*, 1972), avec la réalisation de bons rendements une fois la couverture herbacée bien maîtrisée (Mathieu, 2005).

Les sorghos repiqués sont généralement classés dans les races *durra* ou *caudatum* ; leur histoire s'inscrit donc dans celle de ces races (Stemler *et al.*, 1975). Les traditions orales rapportent une histoire de la diffusion du sorgho repiqué, qui part des zones de décrue fluvio-lacustres (lac Fitri, Salamat, lac de Fianga au Tchad ; Bornou au Nigeria), pour s'étendre au XIX^e siècle aux plaines inondables avec les déplacements des éleveurs transhumants au Tchad, et suite à la conquête peule qui apporte les variétés et la technique du repiquage du Bornou au Nord du Cameroun (Seignobos, 2000 ; Raimond, 2005). Au XX^e siècle, le défrichement de l'ensemble des terres inondables dans les plaines du Diamaré et du Logone et Chari a été déclenché par deux facteurs successifs : l'introduction en 1950 du coton dans les terroirs camerounais a posé la double contrainte de l'espace cultivable et de la disponibilité de main-d'œuvre (Hallaïre, 1984), puis les sécheresses récurrentes des années 1970 et 1980 ont provoqué la baisse des rendements des sorghos pluviaux. Dans les deux cas, la culture du sorgho repiqué représentait une solution, en défrichant de nouvelles terres et en échappant en partie aux aléas climatiques sans imposer un investissement lourd en capital (Raimond, 1999).

Actuellement, le sorgho repiqué représente une part majeure de la production céréalière et alimente régulièrement les marchés urbains du Nord-Cameroun, d'une grande partie du Sud du Tchad et du Nord-Ouest du Nigeria. Il est donc passé du statut de culture marginale inféodée à un milieu et à des sociétés particulières vers celui de production céréalière d'importance pour l'ensemble des populations ayant accès à des terres plus ou moins inondables et qui ont adapté leur agriculture à ces milieux. Le résultat aujourd'hui n'est pas une homogénéisation variétale comme on aurait pu le soupçonner avec la généralisation d'une même pratique pour une même espèce dans le même

espace, mais au contraire une très grande diversité variétale aux échelles locale et régionale, décrite dans une multitude de langues (Raimond, 2005 ; Kenga et Djorowe, 2008). Le caractère récent de cette innovation agricole et l'importance de la sélection variétale qui en a découlé fournissent une opportunité rare de travailler sur les modalités de la sélection et de la gestion paysanne des semences dans un espace géographiquement circonscrit, où il est possible de dater l'arrivée de la culture et des variétés repiquées.

Les traditions orales rapportent, à propos de l'origine des sorghos repiqués, un processus de « désaisonnalisation » qui aurait consisté à sélectionner, à partir des sorghos pluviaux, des variétés adaptées à la saison sèche (Raimond, 2005). Du point de vue génétique, un tel processus devrait provoquer un goulot d'étranglement conduisant à une baisse du niveau de diversité dans le matériel cultivé en saison sèche, en particulier si une partie limitée des populations de sorgho pluvial est impliquée dans ce processus. Il se pose la question de savoir si le grand nombre de noms locaux décrivant la diversité variétale observée correspond à une diversité génétique plus faible que celle des sorghos pluviaux. De plus, le caractère relativement récent de la diffusion des sorghos repiqués devrait rendre possible l'identification des centres de diffusion par les analyses génétiques. Dans ce cas, nous faisons aussi l'hypothèse que c'est le matériel végétal qui circule et pas seulement la technique à partir de sorghos sélectionnés localement. Pour ces sorghos repiqués, la diversité génétique devrait être structurée plutôt par l'origine du matériel que par la diversité ethnolinguistique, à la différence des sorghos pluviaux (Deu *et al.*, 2008) ou du mil (Robert *et al.*, 2014).

Plusieurs inventaires complémentaires réalisés au Cameroun, au Niger et au Tchad dans le cadre du programme Plantadiv (tabl. 1) ont été utilisés pour caractériser la structuration des populations de sorgho repiqué et leur diversité, et pour contribuer à en étudier l'histoire évolutive (Soler *et al.*, 2012 ; Soler *et al.*, en préparation ; Saïdou *et al.*, en préparation). Dans une première partie nous présentons les résultats de nos travaux sur la structure génétique et les liens évolutifs entre sorgho pluvial et sorgho repiqué à l'échelle régionale. Dans une seconde partie, en nous appuyant sur les travaux antérieurs d'agronomes et de généticiens, nous présentons les liens entre ces structurations de la diversité et les groupes variétaux de la taxonomie peule. Cette classification est la plus susceptible d'identifier, parmi la prolifération de noms et de langues utilisées pour décrire les sorghos repiqués, des catégories taxonomiques intermédiaires distinguant les principales variétés de *muskuwaari* (Cameroun). En particulier, les Fulbe sont les principaux diffuseurs du sorgho repiqué dans le Nord du Cameroun ; leur taxonomie est connue par les agriculteurs de nombreuses autres sociétés de la région puisque le fulfulde y est la langue véhiculaire.

Code	Nom de référence de l'échantillon	Nombre d'accessions	Description de l'échantillon	Zone géographique	Caractérisation génétique et /ou agro-morphologique	Publication de référence
CVR1 –SP/SR	Collection régionale 1	73	53 accessions de sorgho pluvial et 20 accessions de sorgho repiqué ; une accession correspond à un <i>bulk</i> (mélange) de grains appartenant à un type nommé collecté chez un agriculteur donné et nommé par ce dernier dans la langue locale ; 67 types nommés sont ainsi recensés dans les trois pays.	31 villages : Cameroun Niger Tchad	1 743 individus génotypés avec 11 marqueurs micro-satellites (24 individus par accession en moyenne).	Soler <i>et al.</i> , en préparation
CVR2–SR	Collection régionale 2	136	Une accession correspond à un type nommé collecté chez un agriculteur individuel ; 5 panicules ont été collectées par accession ; une soixantaine de noms a été recensée mais ils correspondent à des niveaux d'échelle taxonomique parfois disparates ; les accessions ont été <i>a posteriori</i> classées dans des groupes variétaux sur la base des critères définis par les travaux de recherche antérieurs.	22 villages : Cameroun Tchad	12 caractères agro-morphologiques notés dans un dispositif expérimental (2 blocs de 20 poquets chacun constitué à partir d'un <i>bulk</i> des graines provenant des cinq panicules de chaque accession ; 340 individus génotypés avec 12 marqueurs microsatellites (4 individus par accession en moyenne).	Chauvin C, 2011 ; Saïdou <i>et al.</i> , en préparation
CVL–SR	Échantillon local	20	20 accessions de sorgho repiqué ; une accession correspond à 30 épislets collectés sur 30 plantes différentes d'un même type nommé issu du champ d'un agriculteur	2 villages : Cameroun (Djondong et Bouzar)	537 individus génotypés avec 12 marqueurs micro-satellites (30 graines par accession hors données manquantes).	Soler <i>et al.</i> , 2012

Tableau 1 – Description des collections végétales de sorgho

C'est aussi dans une large mesure les catégories de cette langue qui ont été reprises dans le cadre des travaux d'agronomie depuis les années 1970.

I - Variétés repiquées de sorgho : une sélection à partir des sorghos pluviaux ?

Une hypothèse historique forte sur la diffusion du sorgho repiqué est que les semences du Fitri auraient été transportées dans le Bornou grâce aux échanges organisés au sein de l'empire Kanem-Bornou au cours du XV^e siècle ; ces semences seraient revenues vers l'Est lors de la conquête peule au XIX^e siècle. *Tchangala* (bilala) au Fitri, *masakwa* (kanuri) au Nigeria, *muskuwaari* (fulfulde) du Cameroun et *bareye* (arabe) du sud du lac Tchad seraient donc issus des mêmes variétés parentales (Seignobos, 2000 ; Raimond, 2005). Il n'a pas été possible de retracer par l'étude de la tradition orale les liens et antériorités avec les *berbere* (arabe) du Salamat, ni avec les *baburi* (tupuri) repiqués en fin de saison des pluies bien avant l'arrivée des *muskuwaari* fulbe.

Pour analyser les conditions de la sélection qui a conduit à des variétés de sorghos produits en saison sèche et vérifier la réalité d'un goulot d'étranglement, nous avons travaillé sur un échantillon intégrant des populations de sorgho pluvial et des populations de sorgho repiqué (Soler *et al.*, en préparation). Cela a permis d'évaluer, dans une matrice générale de structure génétique, la proximité entre ces deux pools saisonniers de sorgho. La collection constituée à cette fin comprend 73 types nommés (ou variétés locales), dont 53 de sorgho pluvial et 20 de sorgho repiqué, répartis dans 31 villages au Cameroun, au Tchad et au Niger (CVR1 – SP/SR, tabl. 1).

Deux grandes catégories de méthodes sont en général utilisées pour inférer la structure génétique d'un échantillon à partir des données moléculaires multi-locus¹² : les approches bayésiennes¹³, comme celle implémentée dans le logiciel STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000) et les approches multivariées, comme DAPC (*Discriminant Analysis of Principal Components*, Jombart *et al.*, 2008). Ces deux types de méthodes ont, dans l'état de l'art actuel, une limitation dans la précision de l'inférence du nombre de groupes de sorghos ou *clusters*¹⁴ contenus dans l'échantillon étudié, surtout lorsque la densité de

12. Les données moléculaires multi-locus correspondent aux données de polymorphisme génétique (allèles) relevées, pour chaque individu de l'échantillon, sur plusieurs positions de l'ADN (*loci* ; au singulier *locus*).

13. Dans le cas des approches bayésiennes, un *cluster* inféré regroupe les individus qui se croiseraient entre eux au hasard (panmixie) et formeraient une population génétiquement différenciée des autres.

14. L'anglicisme *cluster* est retenu dans cet article pour désigner les groupes définis par des méthodes

marqueurs et/ou la taille de l'échantillon sont faibles comme c'est le cas dans la présente étude. Pour renforcer la robustesse de nos résultats sur la structure génétique, nous avons comparé ces deux types de méthodes. Dans le cas des données moléculaires présentées ici, les groupes inférés par la méthode bayésienne (sous-tendue par un modèle génétique) et les groupes inférés par les méthodes multivariées (sans modèle *a priori*) sont assez proches. Nous présentons et discutons seulement les résultats de la méthode bayésienne.

1 - Proximité génétique entre populations de sorgho pluvial et de sorgho repiqué

Nos analyses ont mis en évidence six principaux *clusters* génétiques (fig. 1). Les *clusters* K6_2, K6_3, K6_4, K6_5 rassemblent *quasi* exclusivement des sorghos pluviaux, provenant des trois pays échantillonnés¹⁵. K6_6 se compose uniquement de sorghos repiqués (6 types nommés du Cameroun et 5 types nommés du Tchad). K6_1 est un groupe mixte, composé à la fois de sorghos pluviaux (6 populations du Cameroun, du Tchad et du Niger) et de sorghos repiqués (8 du Cameroun et du Tchad). Des populations assignées à différents *clusters* sont des populations qui, théoriquement, ont échangé peu d'allèles entre eux ; le mélange génétique¹⁶ observé entre les populations de différents *clusters* suggère des échanges de gènes passés ou présents, même si ces échanges semblent limités. C'est le cas pour les populations de sorgho repiqué composant le groupe K6_6 qui comportent un taux de mélange assez élevé avec le groupe mixte K6_1 (*average admixed ancestry* $q=0.12$, valeur plus élevée que la moyenne).

Le groupe mixte comprenant des sorghos pluviaux et des sorghos repiqués (K6_1) suggère donc l'existence d'une proportion significative d'allèles partagés entre certains types nommés de sorgho pluvial et certains types

inférentielles de génétique (STRUCTURE ou DAPC) et obtenus à partir d'une agrégation des individus sur la base de l'analyse des données moléculaires. L'utilisation de ce terme aux endroits appropriés permet de ne pas confondre les groupes inférés aux *populations* qui correspondent aux unités d'échantillonnage et de collecte sur le terrain.

15. Ces 4 *clusters* sont proches des *clusters* identifiés avec uniquement les 53 types nommés de sorgho pluvial par Robert *et al.*, 2014. Le *cluster* 5 semble se distinguer avec presque exclusivement des variétés de sorgho rouge reconnues au niveau régional sous le nom fulfulde *djigari* (essentiellement des *caudatum*). Le *cluster* 3 regroupe plutôt des sorghos à cycle long trouvés en zone soudanienne (*guinea*). Le *cluster* 2 comprend les *yolobri*, sorghos à cycle long qui ont fortement régressé dans l'Extrême-Nord du Cameroun suite aux sécheresses des années 1970-1980 (Seignobos, 2000), mais aussi des sorghos rouges et des sorghos de montagne. Le *cluster* 4 rassemble exclusivement des sorghos pluviaux de la zone sahélienne entre l'ouest de Maradi au Niger jusqu'au lac Fitri au centre du Tchad, à l'exception de la variété *amguldja* qui est repiquée dans le village de Farcha Ater. Cette particularité est discutée dans le texte.

16. Le mélange génétique ou *admixture* est issu de croisements entre individus de différents *clusters*. Ils se reflètent dans ce type d'analyse par le fait qu'un individu présente une part de son génome (*ancestry* en anglais) provenant de plusieurs *clusters*.

Figure 1 - Structure génétique du sorgho dans le bassin du lac Tchad (Niger, Cameroun, Tchad) - liens entre sorgho pluvial et sorgho repiqué

Collection : CVR1 – SP/SR ; 53 accessions de sorgho pluvial et 20 accessions de sorgho repiqué ; 11 marqueurs microsatellites ; analyse génétique par méthode bayésienne. Six *clusters* (groupes génétiques) ont été inférés. La projection des résultats d'analyse de structure montre dans chaque village échantillonné la proportion d'accessions appartenant à chaque *cluster* identifié

nommés de sorgho repiqué, pourtant bien séparés dans l'espace (champs en zones exondées/inondées) et dans le temps (floraison des pluviaux en saison des pluies/des repiqués en saison sèche ; fig. 1). Il est difficile, sur la base de l'histoire des sociétés, de la description des populations de sorgho et des connaissances locales sur leur ancienneté et leur origine, d'établir des liens directs entre ces différentes populations de sorghos géographiquement très éloignées¹⁷. En particulier, on peut remarquer la séparation des populations de sorgho du Fitri, l'un des foyers de diffusion identifié par les traditions orales, dont les repiqués sont classés dans ce *cluster* K6_1 et les pluviaux dans le *cluster* K6_4 : si les populations de sorgho repiqué ont été « désaisonnalisées » dans le Fitri avant de circuler dans l'ensemble de la région, ils l'ont été à partir d'un matériel pluvial qui n'est plus cultivé dans le Fitri aujourd'hui, qui est devenu rare et n'a pas été échantillonné, ou qui n'a plus échangé de gènes avec les repiqués depuis très longtemps.

Le *cluster* K6_4 mérite qu'on s'y attarde car il présente deux exceptions intéressantes, toutes deux localisées à Farcha Ater au nord de N'Djaména. Ce village est peuplé d'agro-éleveurs arabes sédentarisés depuis le début du XX^e siècle. Ils ont adopté le sorgho repiqué à partir de cette période d'abord en complément de ressources alimentaires et depuis les sécheresses de 1970, comme production agricole principale assurant l'alimentation familiale et l'accumulation économique pour reconstituer les troupeaux en cas de crise (Raimond, 1997). Ils cultivent 4 groupes variétaux : *bareye* (ou *bare*), *adjegma*, *amguldja* et *burzuglo*. Les semences ont toutes été acquises sur les marchés régionaux. L'origine de ces semences est supposée être, pour les gens de Farcha Ater, au Nigeria *via* les marchés de Balgué¹⁸ puis de Fort Lamy.

Le *berbere amguldja* (Pop57) est, comme son nom l'indique, un sorgho repiqué et c'est le seul qui se retrouve classé dans ce *cluster* regroupant 9 autres types nommés de sorghos pluviaux sahéliens (voir note n° 17), avec un taux d'assignation fort dans ce *cluster* (*ancestry* q=0.98). Ce groupe variétal a des grains rouges et se distingue par un cycle plus court, un goût amer utile pour repousser les oiseaux granivores, une panicule plus lâche et des grains « qui ressemblent à ceux de variétés de sorgho pluvial ». Sa farine rouge est peu appréciée des populations musulmanes qui produisent cette variété plutôt pour

17. Il s'agit de sorghos pluviaux qui se localisent dans le sud de la plaine du Diamaré au Cameroun (Pop13, Pop41), dans la zone soudanienne du Tchad (Pop3, Pop29, Pop32) et entre Maradi et Tahoua au Niger où le nom relevé *el-Burkina* suggère une origine encore plus lointaine, au Burkina Faso (Pop21). Les sorghos repiqués classés dans ce groupe se localisent principalement dans la plaine du Diamaré (Pop59, Pop60), la zone inondable du Logone (Pop55, 64 et 65) et au Tchad dans la zone sahélienne (Pop58) et le lac Fitri (Pop62, Pop63).

18. Ce marché nigérian est reconnu comme un grand centre de diffusion de semences aux XIX^e et début du XX^e siècles (Seignobos, 2000). Les variétés cultivées à Farcha Ater appartiennent donc au mouvement de retour vers l'Est des sorghos repiqués à partir du Bornou.

la vendre sur les marchés urbains où elle est utilisée pour la bière. *Amguldja* peut être rattaché au groupe des *burguuri* des Fulbe (Raimond, 2005), qui rassemble tous les sorghos repiqués donnant une farine et une boule colorée (Barrault *et al.*, 1972), contrairement aux autres sorghos repiqués caractérisés par la production d'une farine bien blanche. Il est donc tout à fait possible que ces *burguuri*, et *amguldja* qui en fait partie, aient été sélectionnés à partir d'un matériel végétal différent de celui qui a donné les autres groupes variétaux.

Les *burguuri* recouvrent une grande diversité morphologique mais sont aussi beaucoup moins cultivés que tous les autres types, ce qui explique qu'ils soient sous-représentés dans notre échantillon régional : la Pop57 est la seule qui peut se rattacher à ce groupe, et la seule qui soit classée dans un *cluster* séparé des deux où l'on trouve tous les autres sorghos repiqués.

Le type nommé en arabe *tchurno* (Pop9) est cultivé depuis seulement quelques années à Farcha Ater et il tend à s'imposer dans la zone sahélienne depuis une dizaine d'années, de Bokoro jusqu'au Chari. Il représente une innovation particulièrement intéressante, qui constitue la seconde particularité du *cluster* K6-4, car cette variété pluviale peut également être repiquée si le plant n'a pas réussi à terminer son cycle pendant la saison des pluies : semés en début de saison dans les sols argileux à la périphérie des cuvettes inondables, les plants qui n'ont pas produit sont simplement transplantés dans les champs en même temps que sont repiqués les plants issus de pépinière. Dans la région de Massaguet, les agriculteurs font des pépinières avec cette variété qu'ils repiquent dans de grandes parcelles. Elle viendrait de la région d'Am Timan au Salamat, où elle est uniquement semée pendant la saison des pluies et aurait été rapportée de Bokoro à Djermaya par un homme nommé Abderamane¹⁹. À Farcha Ater, *tchurno* n'est pas classé dans les *berbere* et c'est la première fois qu'on découvre une variété qui peut être semée en pluvial et aussi être repiquée. Ce cas n'est cependant pas isolé²⁰ et il serait intéressant d'approfondir les analyses en intégrant d'autres variétés à saisonnalité mixte dans l'échantillonnage.

La structure génétique organisée en 6 *clusters* comme présentés dans la figure 1 suggère donc plusieurs pistes de recherche pour approfondir ces premiers résultats :

- On peut écarter, comme parents potentiels du sorgho repiqué, une grande partie des populations de sorgho pluvial, qui ont une probabilité faible

19. De Djermaya à Massaguet, cette variété est surtout connue par le nom de la personne qui l'a apportée : *Am Abderamane*, ou *Djep Abderamane* : la semence d'Abderamane.

20. On observe la même propriété pour une variété pluviale chez les Masa, repiquée dans la vallée de la Bénoué (enquête de terrain 2010) et inversement, une variété repiquée dans le Salamat et semée en pluvial dans la région d'Abou Deïa (Raimond, 2005).

d'être associées au processus de « désaisonnalisation » à l'origine des sorghos repiqués : c'est le cas des populations des *clusters* K6_2, K6_3 et K6_5, qui apparaissent génétiquement moins proches des populations de sorgho repiqué ;

- Certaines populations de sorgho pluvial (*cluster* K6_1) ont une grande proximité avec les populations de sorgho repiqué (appartenance au même *cluster*), mais une proximité plus limitée avec les populations de sorgho repiqué assignées au *cluster* K6_6 ;

- Le groupe variétal *amguldja* est plus proche d'une grande partie des sorghos pluviaux sahéliens (*cluster* K6_4) que des autres sorghos pluviaux et repiqués ;

- Certains types de sorgho ont la propriété de produire à la fois en pluvial et en repiqué ; le seul analysé ici (Pop9) est également classé dans le *cluster* K6_4.

2 - Les marqueurs chloroplastiques : une piste pour préciser les origines du sorgho repiqué

Nous ne pouvons pas conclure sur l'origine commune ou non entre les différentes populations de sorgho pluvial et de sorgho repiqué sur la base uniquement de la structure génétique évaluée à partir de marqueurs nucléaires, car celle-ci peut être affectée par des échanges de gènes plus récents et moins significatifs en termes d'histoire évolutive. Une analyse complémentaire a été réalisée en utilisant des marqueurs chloroplastiques qui se transmettent uniquement par la voie maternelle et sont donc un bon marqueur des mouvements de semences et de leur origine (parenté). Ces marqueurs étant généralement moins variables que les microsatellites nucléaires, nous n'avons analysé ici que deux individus (2 graines) par type nommé en moyenne. Deux clans haplotypiques²¹ principaux ont été mis en évidence à l'échelle régionale²². Aucun de ces clans n'est spécifique du sorgho repiqué ou du sorgho pluvial, ce qui semble indiquer une origine multiple du sorgho repiqué, c'est-à-dire une origine à partir de plusieurs pools génétiques de sorgho pluvial (Soler *et al.*, en préparation). Les clans haplotypiques ne semblent pas distribués non plus selon les *clusters* génétiques présentés ci-dessus. On peut même identifier des types nommés pour lesquels les deux individus analysés

21. Les groupes obtenus par ce type d'analyse sont appelés *clans* pour ne pas les confondre avec les *clusters* obtenus par les marqueurs nucléaires.

22. Un troisième clan est identifié et ne comporte que deux types nommés de sorgho pluvial au Sahel, à Farcha Ater (*dura amar*/sorgho rouge) et Djilam Drik (*dura kamembaye*/sorgho des Kanembou). Ce troisième *clan*, dont l'origine semble être bien différente de celle des deux autres *clans*, suggère l'existence d'un ensemble de variétés de même origine qui a été peu échantillonné dans notre collection.

n'appartiennent pas au même *clan* haplotypique ; cela suggère fortement que les agriculteurs pourraient nommer, et cultiver sous la même appellation, du matériel d'origines diverses.

a - Une diversité génétique moins grande pour les sorghos repiqués que pour les pluviaux ?

Si l'on retient le principe du goulot d'étranglement que représenterait la sélection de populations particulières au sein des sorghos pluviaux pour les repiquer en saison sèche, cela devrait aussi aller dans le sens d'une diversité plus limitée chez le sorgho repiqué que chez l'ensemble des sorghos pluviaux, sauf dans le cas de continuité du flux de gènes du pluvial vers le repiqué. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons évalué et comparé le niveau de diversité génétique entre les populations de sorgho repiqué et celles de sorgho pluvial échantillonnées (CVR1 – SP/SR, 11 marqueurs microsatellites).

Nous avons trouvé un niveau de polymorphisme génétique global (pluvial et repiqué) plutôt important, avec 193 allèles, soit une moyenne de 18 allèles par *locus*²³. Chez les populations de sorgho pluvial, le nombre d'allèles privés (allèles absents chez les populations de sorgho repiqué) s'élève à 79 sur l'ensemble des marqueurs. Cependant, la plupart de ces allèles ont une faible fréquence au sein même des populations de sorgho pluvial où ils sont identifiés ($f < 0.05$) : seuls 5 allèles privés présentent des fréquences significatives ($f > 0.05$). Pour le sorgho repiqué, 13 allèles privés sont observés au total, dont seulement 2 avec une fréquence supérieure à 5 %. Ces résultats montrent qu'un grand nombre d'allèles sont partagés entre sorghos pluviaux et repiqués et que la part des allèles privés est très réduite.

Nos résultats ne montrent pas non plus de différence significative de diversité entre sorghos repiqués et pluviaux²⁴. Pour préciser ce résultat sur une éventuelle différence de diversité entre le sorgho pluvial de la région étudiée et le sorgho repiqué, nos analyses imposent des travaux complémentaires. Une densité de marqueurs plus large et/ou un autre type de marqueurs (*single-nucleotide polymorphism*, SNPs par exemple) pourrait être requis pour valider cette conclusion. Le cas échéant, cela signifierait qu'il n'y a pas de signe d'un goulot d'étranglement fort entre sorgho pluvial et sorgho repiqué dans la zone étudiée.

23. *Locus* : position physique dans une zone ou une région du génome ; un *locus* est représenté ici par un marqueur, chaque marqueur correspondant à une position donnée sur un chromosome donné.

24. Ni en termes de nombre d'allèles par *locus*, ni en termes d'hétérozygotie attendue H_e (données non présentées ici, Soler *et al.*, en préparation).

Le fait d'observer une diversité très comparable entre sorghos repiqués et pluviaux alors que seulement une partie de ces derniers semblent concernés par le processus de « désaisonnalisation » (cas des 3 *clusters* K6_2, K6_3, K6_5 sans sorghos repiqués) suggère l'implication éventuelle de populations sauvages de sorgho dans le processus de sélection des variétés de sorgho repiqué. Les populations sauvages de graminées présentent en général une plus forte diversité comparées aux populations domestiquées, et leur contribution pourrait expliquer que la diversité des sorghos repiqués soit si élevée. Néanmoins, ces conclusions sont à prendre avec précaution car on ne peut écarter totalement un biais d'échantillonnage (par exemple, les populations de sorghos repiqué et pluvial du Nigeria ne sont pas incluses, alors que cette zone reste importante pour l'histoire évolutive du sorgho dans le bassin du lac Tchad.)

b - Nouvelles hypothèses sur l'histoire évolutive du sorgho repiqué

La distribution du sorgho au sein de six *clusters* génétiques principaux permet d'identifier un groupe mixte contenant des populations de sorgho pluvial et des populations de sorgho repiqué et un groupe exclusivement composé de sorgho repiqué. De plus, l'existence d'une proximité génétique et d'un apparentement important entre les populations de sorgho repiqué et certaines populations de sorgho pluvial, malgré la gestion généralement séparée dans l'espace et dans le temps de ces variétés, oriente l'hypothèse de sélection de populations de sorgho repiqué par « désaisonnalisation » à partir de plusieurs populations de sorgho pluvial et non à partir d'une seule population. Les populations de sorgho pluvial appartenant aux mêmes *clusters* génétiques que le sorgho repiqué (notamment K6_1) et/ou partageant le plus d'apparentement pourraient être les meilleures populations parentales candidates, si l'on se base sur les résultats en notre possession. La prédominance des races *durra* et *caudatum*, et de leurs intermédiaires au sein du sorgho repiqué (Raimond, 1999), de même que le lien fort entre la distribution des races et la structure génétique (Deu *et al.*, 2006 ; Billot *et al.*, 2013) laisserait penser que les populations ancestrales du sorgho repiqué seraient des populations de ces deux races ou de races intermédiaires. Malheureusement, la présente étude n'a pas permis de caractériser les races et ce lien probable reste à vérifier. La distribution des populations de sorghos repiqués en au moins deux *clusters* génétiques différenciés (K6_1 et K6_6) et en au moins deux *clans* d'haplotypes chloroplastiques distincts conforte cette hypothèse. Cela renforce l'idée qu'il y a eu très probablement plusieurs événements de « désaisonnalisation ».

Cette hypothèse (plusieurs événements de « désaisonnalisation ») est aussi confortée par le fait qu'on n'observe pas, sur la base des données actuelles,

de différence significative entre le niveau de diversité génétique du sorgho repiqué et celui du sorgho pluvial du bassin du lac Tchad. Si les variétés de sorgho repiqué ont été obtenues à partir du sorgho pluvial de cette région, il faudrait considérer qu'il y a eu un flux de gènes post-sélection important entre le sorgho pluvial et le sorgho repiqué pour expliquer l'absence de traces d'un goulot d'étranglement. On pourrait aussi penser que l'expansion très forte de la culture du sorgho repiqué à partir de la fin du XIX^e siècle et au cours du XX^e siècle, a pu s'accompagner d'une diversification qui masquerait aujourd'hui les effets d'éventuels goulots d'étranglement plus anciens.

Il n'est cependant pas exclu que le processus de développement de sélection des variétés de sorgho repiqué ait impliqué une hybridation entre le sorgho pluvial et des populations de sorgho sauvages ou même, de manière plus tranchée, une histoire de domestication partiellement autonome de celle du pluvial à partir des sorghos sauvages (*S. virgatum* ou *S. verticilliflorum*). Des variations climatiques anciennes dans la région du Lac Tchad et des données archéo-botaniques pourraient soutenir une telle hypothèse (Kimber, 2000).

II - Les classifications du sorgho repiqué en langues véhiculaires sont-elles informatives de la structuration génétique ou agro-morphologique ?

L'histoire des sorghos repiqués est plus complexe que ce qu'en disent les traditions orales rapportées à ce jour. Nous ne pouvons pas identifier directement à partir de cette histoire les variétés qui seraient venues du Fitri au Bornou au XV^e, ni *a fortiori* leur voyage dans le Nord du Cameroun et l'Ouest du Tchad aux XIX^e et XX^e siècles. Si les grands types de sorgho repiqué existants sont issus de différentes origines et si le brassage entre les variétés anciennes de différentes origines est réduit, on peut par des approches génétiques retrouver les traces d'une différenciation génétique dans le matériel actuel. L'identification de groupes génétiques associés à chaque grand type de sorgho repiqué pourrait aider à retracer l'origine historique des différents types de sorgho. Nous ne nous sommes intéressés qu'aux sorghos repiqués de la plaine du Diamaré et de la vallée de la Bénoué (Nord Cameroun) où l'histoire du sorgho repiqué, à partir de leur introduction par les Fulbe, est la mieux connue. Nous avons testé s'il est possible de retrouver derrière les grands types de sorgho repiqué nommés en fulfulde une entité génétique spécifique.

1 - Classifications paysannes des sorghos repiqués

Les nomenclatures en langues locales induisent une complexité que la terminologie scientifique a beaucoup de difficultés à considérer pour analyser la diversité des plantes cultivées (Zeven, 1998 ; Gibson, 2009). Les collectes effectuées dans le bassin du lac Tchad couvrent 16 langues différentes et plusieurs façons de classer et de nommer les sorghos repiqués. Les langues véhiculaires (fulfulde au Cameroun ; arabe au Tchad) proposent des catégories intermédiaires qui fournissent une solution simple pour décrire ce matériel cultivé.

Le sorgho repiqué est une innovation agricole adoptée par de nombreuses sociétés agraires différentes ; il est caractérisé, comme le sorgho pluvial, par une diversité variétale importante, gérée et organisée de façon complexe et selon des modalités propres à chaque société. Les travaux en sciences agronomiques et en sciences humaines ont analysé et décrit cette diversité et ses classifications par les sociétés paysannes, principalement au Cameroun et au Tchad (Barrault *et al.* 1972 ; Seignobos, 2000 ; Raimond, 2005 ; Perrot *et al.*, 2005 ; Kenga et Djorowe, 2008 ; Mabouloum *et al.*, 2010 ; Garine *et al.*, 2013). Ces travaux ont été conduits, chacun, dans un espace géographique qui ne couvre pas la région entière. Ils retiennent généralement comme unités d'analyse le « type nommé » ou des catégories regroupant des types nommés similaires. Un « type nommé » est un ensemble d'individus d'une même espèce pour lesquels un groupe de locuteurs d'une même langue s'accorde pour attribuer un nom unique (Zeven, 1998). Fondée sur des critères linguistiques et morphologiques, la notion de « type nommé » n'est pas sous-tendue par des propriétés génétiques connues *a priori*, et donc n'informe pas directement sur l'homogénéité génétique du matériel ; elle ne suffit pas, non plus, pour établir une correspondance entre des matériaux génétiques collectés dans des contextes linguistiques et écologiques différents. Par ailleurs, d'un terroir à l'autre un même matériel génétique peut présenter des caractéristiques agromorphologiques différentes en fonction de l'environnement. Ensuite, d'un point de vue linguistique, les phénomènes de synonymie et d'homonymie participent à limiter les possibilités de comparaison : un même matériel peut changer de nom d'un groupe linguistique à l'autre et un même nom de taxon peut désigner du matériel biologique parfois très différent. Enfin, les correspondances entre les nomenclatures locales sont souvent difficiles.

L'importante diversité agro-morphologique amplifiée par la diversité des langues et des systèmes classificatoires utilisés par les sociétés paysannes du bassin du lac Tchad rend complexe les comparaisons et les échantillonnages de sorgho au niveau régional. Selon les langues, ces types nommés peuvent

être, ou non, regroupés dans des catégories intermédiaires (dénommés ci-dessous « groupes variétaux »). La connaissance des critères d'identification (morphologiques, agronomiques ou fonctionnels) requiert un travail approfondi dans chacune des sociétés concernées. Les classifications en langues véhiculaires des sorghos repiqués possèdent de tels niveaux de catégorisation. Ainsi, sont distinguées parmi les *muskuwaari* (fulfulde) du Nord-Cameroun, les catégories *safrari*, *majeeri*, *burguuri*, *manduwoyri*, *ajagamaari*, *sukkatari*, *soulkeiri* (Barrault *et al.*, 1972 ; Kenga et Djorowe, 2008 ; Seignobos, 2000) ; pour les *berbere* du Sud du lac Tchad (arabe) : *bareye*, *adjagma*, *burzuglo*, *amguldja* ; pour ceux du Salamat au Tchad (arabe) : *aouk*, *jiresa*, *chetaye*, *gagnan* (Raimond, 1999).

Ces noms de groupes variétaux sont utilisés par les commerçants sur les marchés pour désigner leurs produits. Ils sont donc connus de nombreuses personnes et sont susceptibles de fournir une base pour la comparaison des différentes classifications locales²⁵. En outre, les agronomes qui ont commencé les recherches sur les sorghos repiqués, dans les années 1970, se sont appuyés sur ces catégories de la classification en fulfulde pour définir des « types principaux » (Barrault *et al.*, 1972) ou « écotypes » (Kenga et Djorowe, 2008), qui rassemblent chacun de nombreux types nommés. C'est ce système qui a été retenu pour l'analyse présentée ci-dessous. Chaque type nommé a été affecté à un groupe variétal sur la base de l'expertise de l'équipe de recherche, en complément des informations d'enquêtes collectées de façon limitée auprès des agriculteurs lors des collectes. Le recours à un système classificatoire en langue véhiculaire, peu satisfaisant du point de vue des ethnosciences puisqu'il ne correspond pas exactement aux catégories utilisées par les agriculteurs, est intéressant dans cette région car la mosaïque ethnolinguistique rend difficile et complexe l'exercice de repérage des variétés locales comme cela a pu être fait dans d'autres régions (Deu *et al.*, 2008 ; Labeyrie *et al.*, 2013).

2 - Liens entre groupes variétaux, structure agro-morphologique et structure génétique

Les caractères utilisés pour identifier et différencier les groupes variétaux sont en général des traits qualitatifs, notamment la forme et la couleur de la panicule, de la graine et de la farine (Barrault *et al.*, 1972 ; Seignobos, 2000 ; Raimond, 2005 ; Perrot *et al.*, 2005 ; Kenga et Djorowe, 2008). Des indications sur les durées de cycle ou les tailles moyennes des plantes ont aussi été reportées ; mais ces traits, appréciés en conditions non contrôlées, ne peuvent

25. Il s'agit de noter que dans de nombreuses langues (c'est le cas du masa et du tupuri) il n'existe pas de catégories intermédiaires regroupant plusieurs types de sorgho repiqué.

pas en général constituer des traits usuels pour comparer les populations de diverses régions, du fait de leur dépendance environnementale. Barrault *et al.* (1972) ont mesuré et reporté des caractères quantitatifs dans un dispositif expérimental situé dans le Nord-Cameroun, de même que Kenga et Djorowe (2008) qui ont effectué une analyse de la structure agro-morphologique basée sur une analyse discriminante de caractères quantitatifs. Ces études ont permis d'avoir une première idée des phénotypes moyens des groupes variétaux de *muskuwaari* (Barrault *et al.*, 1972) et de mettre en évidence la structure agro-morphologique globale du matériel (Kenga et Djorowe, 2008).

L'analyse de la structure agro-morphologique et de la structure génétique d'un échantillon diversifié de sorghos repiqués collectés dans le Diamaré et la Bénoué (collection végétale régionale CVR2 - SR ; tabl. 1)²⁶ a été faite indépendamment de la classification peule dans un premier temps pour pouvoir la comparer *a posteriori* avec la classification en groupes variétaux (Saïdou *et al.*, en préparation).

L'analyse de la structure agro-morphologique a reposé sur un essai au champ (station IRAD de Salak, Maroua ; 2012) pour suivre, dans les mêmes conditions environnementales, la valeur de plusieurs caractères quantitatifs pour 136 accessions de sorgho repiqué²⁷. Les caractères mesurés sont la date de début floraison (durée du cycle semis - début floraison), la date de fin floraison (durée du cycle semis/fin de floraison), la durée de la floraison, la taille de la plante, le diamètre de la tige principale, le nombre de feuilles par plante, la taille de l'épi, le diamètre de l'épi, l'exertion de l'épi, le poids de mille grains, le poids de graines produites par unité de surface (Saïdou *et al.*, en préparation).

Six *clusters* agro-morphologiques bien distincts ont été détectés par cette analyse²⁸, montrant une différenciation agro-morphologique des sorghos repiqués (fig. 2, 1a et 2a). Ces résultats confirment l'existence d'une structure agro-morphologique chez le sorgho repiqué, comme déjà reportée par Kenga et Djorowe (2008).

Cette différenciation ne correspond cependant pas à la distribution des individus²⁹ par groupe variétal de la classification fulfulde, pas plus que celle des Arabes (fig. 2, 1b et 2b). Chacun des six *clusters* agro-morphologiques est composé d'individus provenant de différents groupes variétaux ; et,

26. Notons qu'à titre de comparaison, des groupes variétaux de sorgho repiqué provenant du Fitri et du Salamat au Tchad ont été ajoutés à l'échantillon.

27. Dans le cadre de cette collecte régionale, une accession correspond à 5 panicules issues d'un même type nommé provenant du champ d'un agriculteur.

28. Chiffre optimal suggéré par le critère *goodfit* de Jombart *et al.* (2008)

29. Ici, un individu représente un plant de sorgho repiqué.

inversement, les individus de chaque groupe variétal se retrouvent assignés à des *clusters* agro-morphologiques différents. Néanmoins, on observe une différenciation significative de ces groupes variétaux pour certains caractères quantitatifs spécifiques, en particulier la date de floraison³⁰ (F-test, $P < 10^{-3}$) et le diamètre de la tige ($P < 0.05$) (Fokou, 2012).

Les données génotypiques (marqueurs microsatellites) d'un sous-échantillon aléatoire de 93 accessions de cette même collection (CVR2 - SR) ont été analysées par la méthode DAPC pour inférer la structure génétique (Chauvin, 2011). Les résultats identifient l'optimal de $K=12$ *clusters* génétiques bien différenciés (fig. 3, 1a et 1b). Mais comme dans le cas de la structure agro-morphologique, la correspondance entre les *clusters* génétiques et les groupes variétaux en langue véhiculaire est faible (fig. 3, 1b et 2b). Aucun *cluster* génétique ne correspond à un groupe variétal spécifique ; pas plus qu'aucun groupe variétal ne correspond à un *cluster* génétique discret³¹.

30. L'analyse discrimine bien, en particulier, le groupe variétal *jiresa* collecté dans le Salamat au Tchad (1b) ; ce groupe se distingue principalement par une date de floraison précoce.

31. Par ailleurs, on n'observe pas de correspondance forte entre les *clusters* obtenus à partir des données agro-morphologiques et ceux obtenus à partir des données génétiques, ce qui est assez habituel (données non présentées ici).

Figure 2 - Structure agro-morphologique des populations de sorgho repiqué collectées dans le Diamaré et la Bénoué au Cameroun, et dans le Fitri et le Salamat au Tchad

Matériel analysé : 136 accessions de la collection CVR2 – SR ; 12 caractères quantitatifs ; analysés par la méthode DAPC (1a ; 2a) et projection des groupes variétaux représentés par au moins 10 types nommés (1b ; 2b ; cercles : Cameroun ; carrés : Tchad). Plan factoriel : l’axe 1 explique 38 % de la variance totale ; il est associé à la date de début de floraison, la date de fin de floraison et à la longueur des feuilles. L’axe 2 explique 27 % de la variance totale ; il est associé à la longueur et à l’exertion de la panicule. L’axe 3 (17 % de la variance totale) est associé au nombre de feuilles par plante, au poids total de grains par parcelle et à la hauteur de la plante

Figure 3 - Structure génétique des populations de sorgho repiqué collectées dans le Diamaré et la Bénoué au Cameroun, et dans le Fitri et le Salamat au Tchad (93 accessions de la collection CVR2 – SR ; 12 marqueurs microsatellites ; méthode DAPC)

Plan factoriel : les axes 1, 2, 3 expliquent respectivement une part de variance de 31 %, 19 % et 14 %. Le groupe variétal qui se distingue le plus dans cette analyse est le aouk, du Salamat (2b)

3 - Circulation et adaptation des variétés locales

Ce *pattern* de structuration observé, avec une structure génétique et agromorphologique bien marquée mais faiblement associée aux classifications à une échelle géographique médiane entre l'échelle locale et l'échelle régionale (Nord-Cameroun), pourrait être lié à l'histoire évolutive et à l'adaptation du sorgho repiqué. Cette histoire est faite de brassage important de matériel et de flux de gènes entre les types nommés de sorgho venus de régions différentes et qui ont circulé dans la région. La difficulté à dessiner et circonscrire, autour de chaque groupe variétal, une unité agro-morphologique ou une unité génétique dénote un brassage génétique important entre ces groupes variétaux, lesquels ne correspondent pas, contrairement à ce qu'on pouvait attendre, à une entité génétique bien délimitée.

L'adaptation des types nommés à des conditions environnementales locales contrastées peut aussi contribuer à ce résultat, car il favorise la divergence au sein du même groupe variétal. La pression environnementale conduisant à une adaptation peut s'exercer efficacement sans nécessairement gommer les caractères qualitatifs externes d'un type nommé (couleur de graines, couleur de farine).

Ce résultat nous permet d'émettre deux hypothèses explicatives, qui ne sont pas nécessairement exclusives. La première est que la sélection paysanne opère essentiellement sur des traits qualitatifs (forme de la panicule, couleur des grains et des glumes) et sur la taille de la panicule et ne vise pas directement des caractères adaptatifs. Ainsi, les paysans maintiennent l'identité d'un type nommé sur la base de critères liés *quasi* exclusivement à ces traits qualitatifs, en autorisant une variation des caractères quantitatifs et des adaptations locales. La seconde hypothèse est que l'effet de la sélection (sélection humaine et pression environnementale) présente une efficacité plus limitée à façonner les caractères quantitatifs par rapport aux caractères qualitatifs. En effet, ces caractères quantitatifs sont en général polygéniques, et présentent une héritabilité plus réduite. Par ailleurs, les gènes contrôlant ces caractères pourraient être dissociés (en termes de déséquilibre de liaison et en termes statistiques) des gènes associés aux caractères qualitatifs. Ainsi, la sélection paysanne peut maintenir plus facilement les caractères qualitatifs à déterminisme génétique simple (Labeyrie *et al.*, 2014).

L'absence de liens structurés entre les groupes variétaux et les *clusters* agro-morphologiques ou génétiques ne signifie pas, toutefois, l'absence totale de correspondance entre classification paysanne en langue véhiculaire et structure génétique. En effet, même si les types nommés d'un groupe variétal se répartissent dans plusieurs *clusters*, jusqu'à 40 % des individus (plantes)

d'un même groupe variétal se retrouvent, en moyenne, dans le même *cluster* génétique (chiffre variant de 22 à 75 % selon le groupe variétal), alors que l'attendu en cas de répartition aléatoire est de seulement 8 % (tabl. 2). De même, jusqu'à 43 % des individus d'un même groupe variétal se retrouvent dans le même *cluster* agro-morphologique (chiffre variant de 28 à 73 % selon le groupe variétal), alors que l'attendu en cas de répartition aléatoire est de seulement 17 %. Ces écarts à l'attendu d'une répartition totalement aléatoire indiquent qu'une part de la structure est tout de même associée aux groupes variétaux.

Groupe variétal	Clusters génétiques	Clusters agro-morphologiques
<i>ajagamaari</i>	29 %	40 %
<i>aouk</i>	75 %	73 %
<i>burguuri</i>	22 %	35 %
<i>jiresa</i>	47 %	50 %
<i>majeeri</i>	26 %	30 %
<i>saфраari</i>	40 %	28 %
Moyenne	40 %	43 %

La valeur indiquée dans chaque cellule correspond, pour le groupe variétal considéré, à la proportion maximale d'individus assignés à un même *cluster* (meilleur pourcentage d'agrégation). Douze *clusters* génétiques et 6 *clusters* agro-morphologiques ont été considérés, respectivement

Tableau 2 - Meilleur pourcentage d'agrégation des individus d'un même groupe variétal dans les *clusters* inférés

On doit aussi souligner que pour un type nommé, 78 % des individus (plantes) sont en moyenne assignés au même *cluster* génétique. Cela suggère une structure plus forte à l'échelle du type nommé que du groupe variétal. Ce résultat est congruent avec celui de notre analyse à l'échelle locale dans le sud de la plaine du Diamaré, dans deux villages de langue tupuri et masa (Soler *et al.*, 2012). Nous montrons que chaque type nommé correspond à une entité génétique distincte ; nous pensons que ce maintien est surtout favorisé par les pratiques de sélection opérées par les paysans. En effet, malgré le mélange des types nommés dans un champ, les paysans trient le matériel à la récolte sur la base des caractères visibles de la panicule (couleur et morphologie des graines et des épis). Cela permet de « contre-sélectionner », au niveau des semences, les hors types qui sont en général des hybrides. Une telle pratique de sélection a comme effet génétique attendu la réduction du flux de gènes efficace, c'est-à-dire le flux de gènes dont l'impact effectif est observable de génération en génération.

Cette structuration génétique correspondant aux types nommés renforce l'hypothèse émise plus haut selon laquelle la sélection paysanne porterait sur

des caractères qualitatifs, qui sont à la base de la nomenclature paysanne, notamment au niveau du taxon terminal ; elle permet le maintien de l'identité phénotypique de chaque type nommé. Ces résultats mettent en évidence, comme pour le sorgho pluvial, le rôle des pratiques paysannes dans le façonnement et la dynamique de la diversité génétique de ces sorghos (Barnaud *et al.*, 2006).

4 - Nomenclatures paysannes et classification génétique

Nos résultats questionnent aussi la manière dont sont élaborées les nomenclatures paysannes, comment les noms des types nommés sont attribués et comment ils évoluent. Il a en effet été montré sur le manioc (plante à reproduction végétative) que lorsque de nouveaux tubercules, issus de semis, sont considérés comme intéressants pour la culture par les paysans, ceux-ci peuvent cultiver ces nouvelles plantes comme une nouvelle variété et leur donnent un nouveau nom ; si ces plantes ressemblent à une variété connue, ils les cultivent avec les autres plantes de cette variété et lui donnent le même nom (Elias *et al.*, 2000). On peut ainsi retrouver dans un même type nommé des individus qui se ressemblent bien qu'ils aient une origine génétique différente. Ce type de processus pourrait expliquer la faible correspondance entre les *clusters* génétiques (marquant l'histoire évolutive) et les *clusters* agro-morphologiques (marquant la sélection locale) ainsi que l'absence de correspondance entre les groupes variétaux et les *clusters* génétiques ou agro-morphologiques.

Ces analyses agro-morphologiques et moléculaires semblent révéler les traces d'un brassage entre les groupes variétaux, malgré le maintien par la sélection paysanne des traits qualitatifs externes distinguant ces groupes et permettant de les maintenir comme des groupes distincts. On pourrait tenter de dater et de caractériser, sur la base de la classification peule, l'arrivée des premières variétés de sorgho repiquées dans le Nord-Cameroun ; mais les échanges importants qui ont eu lieu depuis, et peut-être de nouveaux croisements avec des populations sauvages locales ou repiquées venant d'autres foyers de diffusion, ont fortement fait évoluer le matériel cultivé. La proximité au Tchad d'un autre foyer de repiquage ancien du sorgho (lac Fianga), antérieur à l'introduction des *muskuwaari* par les Fulbe, conforte cette hypothèse. Par ailleurs, la superposition entre groupes variétaux peuls et arabes (fig. 2) témoigne également de l'importance du brassage des variétés à l'échelle régionale et des difficultés pour identifier une relation entre les grandes aires culturelles et la diversité des sorghos repiqués.

*

L'histoire du sorgho repiqué reste encore à écrire sur la base de ce que peuvent nous en dire les plantes elles-mêmes. Elle est toujours en cours puisque les superficies cultivées continuent à s'accroître (notamment sur le front pionnier qui progresse dans le Salamat au Tchad) et les semences à circuler entre les grandes régions de production. Comme dans les années 1970 où ont été menés les premiers inventaires régionaux de sorgho repiqué, les agriculteurs sont demandeurs de nouvelles variétés ; celles du Salamat où l'on enregistre les plus grosses productions font encore rêver les agriculteurs sahéliens notamment. Les traditions orales et les inventaires de matériel et des savoirs associés attestent d'une circulation régionale des variétés locales. Après plusieurs décennies de forte extension de cette culture et malgré la connaissance des grands mouvements de diffusion de la culture, nos données génétiques actuelles ne permettent pas de différencier des groupes selon une structuration géographique, historique ou culturelle.

Ce résultat n'est pas très étonnant parce que le sorgho repiqué est une innovation récente qui s'est diffusée auprès de tous les cultivateurs des plaines inondables, quelle que soit leur appartenance ethnique, pour répondre à des contraintes de calendrier agricole et de péjoration climatique. Introduit récemment dans les agrosystèmes, le sorgho repiqué ne revêt pas une valeur identitaire importante, sauf pour les Fulbe et les Kanuri (minoritaires dans la zone de production), et pour les Bilala au Fitri. Pour tous les autres groupes, le sorgho repiqué est une culture « venue d'ailleurs ». Dans le Diamaré au Cameroun, le *muskuwaari* est perçu comme « la culture des Peuls » envahisseurs du XIX^e siècle ; pour cette raison notamment, certains groupes ethniques, les Masa par exemple, ont longtemps refusé de le cultiver avant de s'y résoudre (de Garine, 1978). Culture récente, devenue un vivrier marchand d'importance régionale et pourvoyeur de revenus conséquents pour les producteurs, le statut du sorgho repiqué est plus lié à ses fonctions dans l'agrosystème (adaptation à un milieu et une saison spécifiques, usages) qu'à une valeur identitaire. Il a circulé librement dans de nombreuses régions. La forte autogamie du sorgho repiqué et les pratiques de sélection des semences ont ensuite favorisé le maintien d'une forte diversité variétale dans les terroirs.

Le statut marchand du sorgho repiqué n'a non seulement pas entraîné d'érosion variétale, ni non plus provoqué d'érosion génétique : on observe une diversité génétique importante à l'échelle locale, où elle est décrite par une grande diversité de noms. Au sein des systèmes classificatoires propres à chaque groupe ethnolinguistique, et sur la base de notre échantillon, nous avons montré que les taxons intermédiaires (groupes variétaux) ne correspondent pas à une structure génétique : c'est le travail de l'agriculteur à l'échelle locale, sélectionnant année après année les types de sorghos adaptés

à son environnement, à ses besoins et à ses critères de gestion de semences, qui aboutit à une structuration génétique visible au niveau moléculaire. La répétition de ces patterns de diversité locale rend difficile une lecture synthétique à l'échelle régionale et surtout, empêche l'identification de « frontières » géographiques ou culturelles.

Remerciements

Les auteurs remercient les personnes suivantes pour leur(s) appui et/ou conseil(s) à différentes étapes de ce travail : Éric Garine (Université de Nanterre), Thierry Robert (Université de Paris VI), Gabriel Djorwe (IRAD), Venasius Lenzemo (Chef de centre IRAD Maroua), Dina Taiwe Kolyang (directeur de l'Institut Supérieur du Sahel, Université de Maroua), Aboubakar Moussa pour leur aide dans la réalisation des essais à Maroua ; A. Abdou, I. Bost, H. Guibérou, D.D.P. Goudoum, Q. Herblot, A.M. Mabouloum, R. Medina, B. Ombaye, F. Pennec, J. Playe et H. Tolbert pour les collectes de matériel CVR1 – SP/SR ; ils remercient aussi la plateforme SFR MEB du LabEx CeMEB et le SMGE de l'UMR CEFÉ pour l'accueil pour la réalisation des analyses moléculaires ; Philippe Kosma et Yakouba Oumarou pour le co-encadrement de stagiaires.

Bibliographie

Barnaud A., Deu M., Garine E., McKey D. & Joly H.I., 2006 - Local genetic diversity of sorghum in a village in northern Cameroon : structure and dynamics of landraces. *Theoretical and Applied Genetics*, n° 114, p. 237-248.

Barrault J., Eckebil J.P., Vaille J., 1972 - Point des travaux de l'IRAT sur les sorghos repiqués du Nord-Cameroun. *L'Agronomie Tropicale*. Paris, n° 27, p. 791-814.

Billot C., Ram P., Bouchet S., Chantereau J., Deu M. et al., 2013 - Massive sorghum collection genotyped with SSR markers to enhance use of global genetic resources. *PloS one*, vol. 8, n° 4, p. e59714.

Chauvin C., 2011 - *Dynamique de la diversité génétique du sorgho repiqué dans le Nord cameroun : impact des pratiques de gestion et des échanges de matériel*. Paris : Master 2 AgroParisTech.

De Garine (de) E., Anthorpe R., Berthoud G., Borgstrom B.E., Grssbard A. et al., 1978 - Population, production and culture in the plains societies of Northern Cameroon and Chad : the anthropologist in development projects. *Current Anthropology*, vol. 19, n° 1, p. 42-65.

Deu M., Rattunde F. & Chantereau J., 2006 - A global view of genetic diversity in cultivated sorghum using a core collection. *Genome*, n° 49, p. 168-180.

Deu M., Sagnard F., Chantereau J., Calatayud C., Herault D. et al., 2008 - Niger-wide assessment of *in situ* sorghum genetic diversity with microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 116 : 903-913.

Elias M., Rival L., McKey D., 2000 - Perception and Management of Cassava (*Manihot exculenta* Crantz.) Diversity among Makushi Amerindians of Guyana (South America). *Journal of Ethnobiology*, vol. 20, n° 2, p. 239-265.

Fokou Y.O., 2012 - *Caractérisation agro-morphologique de la diversité du sorgho repiqué dans le bassin du lac Tchad*. Maroua : Mémoire de Master, Institut Supérieur du Sahel, Université de Maroua, 60 p.

Garine E., Luxereau A., Wencélius J., Violon C., Robert T. et al., 2013 - De qui les variétés traditionnelles de plantes cultivées pourraient-elles être le patrimoine ? Réflexions depuis le Bassin du Lac Tchad. In : Juhé Beaulaton D., Cormier Salem M. C., Robert P. de et Roussel B., (dir.) - *Effervescence patrimoniale au Sud. Enjeux, questions, limites*. Paris : IRD Éditions, p. 379-409.

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*, vol. 63, n° 3, p. 242-255.

Hallaire A., 1984 - Les principales productions. In : Boutrais J., Boulet J., Beauvilain A., Gubry P., Barreteau D. et al., (dir.) - *Le Nord-Cameroun, des hommes, une region*. Paris : Orstom, p. 407-427.

Jombart T., Devillard S. et Balloux F., 2008 - Discriminant analysis of principal components : a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, n° 11, p. 94.

Kenga R. et Djorowe G., 2008 - Variabilité morphologique des sorghos de saison sèche (*Muskwari*) du Nord Cameroun. *PGR Newsletter*, n° 153, p. 9-14.

Kouressy M., Traoré S., Vaksman M., Grum M., Maikano I. et al., 2008 - Adaptation des sorghos du Mali à la variabilité climatique. *Cahiers Agricultures*, vol. 17, n° 2, p. 95-100.

Kimber C.T., 2000 - Origins of domesticated sorghum and its early diffusion to India and China. In: Wayne Smith C., (ed.) - *Sorghum : Origin, History, Technology and Production*. London: John Wiley and Sons, p. 3-98.

Labeyrie V., Deu M., Barnaud A., Calatayud C., Buiron M. et al., 2014 - Influence of ethnolinguistic diversity on the sorghum genetic patterns in subsistence farming systems in eastern Kenya. *PLoS ONE*, vol. 9, n° 3, p. e92178 ; doi : 10.1371/journal.pone.0092178.

Mabouloum A.M., Raimond C. et Tchotsoua M., 2010 - Évolution de la diversité variétale du sorgho et circulation des semences en pays moundang : cas de Gadas, Garey Sud et Moumour (Extrême-Nord Cameroun). *Annales de la Faculté des Arts, Lettres et Sciences Humains de l'Université de Ngaoundéré*, p. 99-116.

Mathieu B., 2005 - *Une démarche agronomique pour accompagner le changement technique. Cas de l'emploi du traitement herbicide dans les systèmes*

de culture à sorgho repiqué au Nord-Cameroun. Paris : Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 264 p.

Perrot N., Gonne S. et Mathieu B., 2005 - Biodiversité et usages alimentaires des sorghos muskuwaari au Nord-Cameroun. In : Raimond C., Garine E., Langlois O., (dir.) - *Ressources vivrières et choix alimentaires dans le bassin du lac Tchad*. Paris : PRODIG, IRD Éditions, Coll. Colloques et séminaires, p. 243-262.

Pritchard J.K., Stephens M. et Donnelly P., 2000 - Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, vol. 155, p. 945-959.

Raimond C., 1997 - Gestion agro-pastorale d'un terroir arabe showa : l'exemple de Farcha Ater au Tchad. In : *Atlas d'élevage du bassin du lac Tchad*. Montpellier : CIRAD-EMVT, CTA, p. 60-65.

——, 1999 - *Terres inondées et sorgho repiqué. Évolution des espaces agricoles et pastoraux dans le bassin du lac Tchad*. Paris : Doctorat NR de Géographie sous la direction de M.F. Courel, soutenu le 22 janvier 1999, Université de Paris I, 2 tomes, 543 et 146 p.

——, 2005 - La diffusion du sorgho repiqué dans le bassin tchadien. In : Raimond C., Garine E., Langlois O., (dir.) - *Ressources vivrières et choix alimentaires dans le bassin du lac Tchad*. Paris: PRODIG, IRD Éditions, Coll. Colloques et séminaires, p. 207-241.

Robert T., Luxereau A., Joly H.I., Diarra M., Benoit L. et al., 2014 - Frontières des hommes et échanges des plantes cultivées. *Les Cahiers d'Outre-mer*, Pessac, vol. 67, n° 265, p.

Saïdou A.A., Cao-Hamadou T.V., Kenga R., Djorwe G., Chauvin C. et al., [en préparation] - *Analysis of transplanted sorghum structure and diversity in lake Chad basin using sets of agro-morphological and molecular data*.

Seignobos C., 2000 - Sorghos et civilisations agraires. In : Seignobos C., Iyébi-Mandjeck O., (dir.) - *Atlas de la province Extrême-Nord du Cameroun*. Yaoundé, Paris : Minrest, IRD, pl. 14.

Soler C., Saïdou A. A., Cao-Hamadou T.V., Pautasso M., Wencélius J. et Joly H.I., 2012 - Correspondence between genetic structure and farmers' taxonomy – a case study from dry-season sorghum landraces in northern Cameroon. *Plant Genetic Resources*, doi : 10.1017/S1479262112000342.

Soler C., Benoit L., Raimond C., Saïdou A.A., Joly H.I., [en préparation] - *Implications of the pattern of genetic structure and diversity of sorghum in lake Chad basin for likely scenarios of the evolutionary history of dry-season sorghum*.

Soler C., 2012 - *Dynamique de la diversité génétique du sorgho repiqué (Sorghum bicolor ssp. bicolor) au Nord-Cameroun : Facteurs biologiques et anthropiques*. Montpellier : Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2, 180 p.

Stemler A., Harlan J.R. et de Wet J.M.J., 1975 - *Caudatum* sorghums and speakers of Chari-Nile languages in Africa. *Journal of African History*, vol. 16, n° 2, p. 161-183.

Zeven, A.C., 1998 - Landraces : A review of definitions and classifications. *Euphytica*, n° 104, p. 127-139.

Résumé

Le sorgho repiqué a fait l'objet d'une large diffusion dans le bassin du lac Tchad au XX^e siècle. Cette culture présente une forte diversité variétale. Les nomenclatures paysannes suggèrent des groupes géographiquement distincts, subdivisés en variétés locales selon des critères qui peuvent varier en fonction des sociétés. À partir d'une taxonomie simplifiée en langue véhiculaire (fulfulde) et de la structure des diversités agro-morphologique et génétique du sorgho repiqué, nous montrons que la variation repose moins sur la définition de catégories taxonomiques intermédiaires (groupes variétaux) que sur celle, plus fine, de taxons terminaux en langues locales (types nommés). Cela est expliqué à l'échelle locale par les pratiques de sélection et de gestion variétale des agriculteurs. La proximité génétique des sorghos repiqués avec certaines populations de sorgho pluvial apporte de nouveaux éléments soutenant les hypothèses sur l'histoire évolutive des sorghos repiqués. L'association du sorgho repiqué à plusieurs *clusters* génétiques et plusieurs haplotypes chloroplastiques, la circulation régionale relativement récente ainsi que le statut de vivrier marchand du sorgho repiqué ne permettent pas de tracer des frontières géographiques ou culturelles dans la répartition actuelle du sorgho repiqué.

Mots-clés : Bassin du lac Tchad, Cameroun, Tchad, Niger, sorgho repiqué, diversité génétique, classification paysanne, structure agro-morphologique, structure génétique, histoire évolutive

Abstract

Abstract: *Regional story of a recent agricultural innovation: what are the patterns of dry season sorghum diversification in the Lake Chad basin?*

A large expansion of dry season sorghum (transplanted sorghum) was noticed in the Lake Chad basin over the last century. A high level of landraces diversity is associated to this crop. We could identify geographical groups of dry season sorghum according to farmers' nomenclatures ; these groups are subdivided into local landraces according to criteria specific to each rural society. Following an ad hoc taxonomy and according to the structure of the agro-morphological variation and genetic diversity of dry season sorghum, we showed that diversity is mainly structured according to the terminal level of the taxonomy (landrace or cultivar). We explained this pattern as the effect of local practices of seed and field management by farmers. Dry season sorghum populations are genetically close to some populations of rainy sorghum ; this supports the known hypotheses of dry season sorghum evolutive history. Dry season sorghum belongs to

more than a single genetic cluster and exhibited many chloroplastic haplotypes ; this is congruent with recent movement of seeds at the regional level and the use of dry season sorghum for both house consumption and markets. This does not allow for the delimitation of geographical and/or cultural boundaries for the use of given landraces of this crop.

Keywords: *Lake Chad basin, Cameroon, Chad, Niger, dry season sorghum, genetic diversity, folk classification, agro-morphological structure, genetic structure, evolutionary history*