



(sans bois et se reproduisant sur une année), telles que le maïs, le blé ou l'orge.

Or la domestication des plantes ligneuses n'a rien à voir avec celle des plantes herbacées. Les arbres présentent de longs temps moyens entre deux générations : la période juvénile (qui précède la première floraison) est par exemple de dix ans en moyenne au sein du genre *Malus*, qui regroupe les espèces de pommiers dans la classification des plantes. De plus, une grande partie des plantes ligneuses doivent s'interféconder : des mécanismes empêchent l'autopollinisation d'un arbre ou favorisent la fécondation croisée – et par là même le brassage génétique.

En raison de ces caractéristiques, il est difficile de sélectionner des caractères intéressants pour l'homme. Le développement des techniques de greffage, bouturage ou drageonnage (reproduction à partir de pousses nées sur une plante) a eu un rôle critique dans la propagation du pommier cultivé à travers le monde, en permettant de répliquer à l'identique l'information génétique (le génotype) de certains pommiers individuels. Mieux comprendre les mécanismes mis en œuvre lors

de ces pratiques devrait aider à améliorer la culture d'autres plantes ligneuses telles que la vigne ou l'olivier.

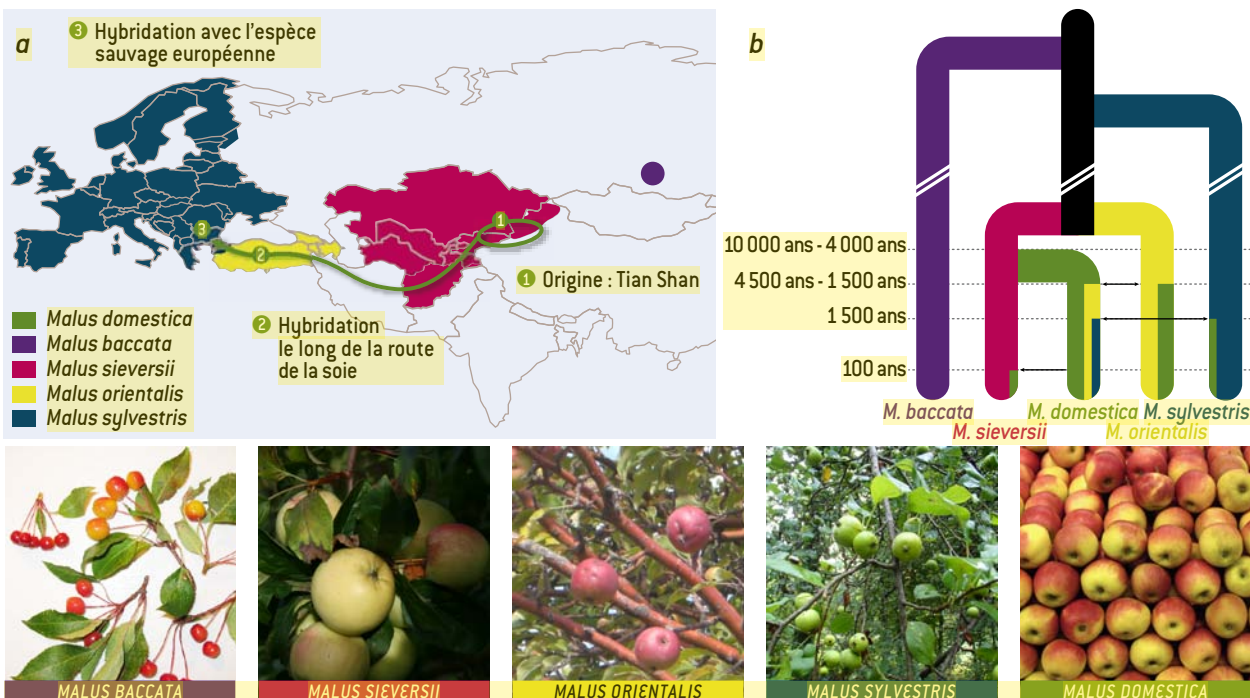
Le genre *Malus* comprend entre 10 et 100 espèces dont la plupart ne sont pas consommées. Leur nombre est incertain, car, jusque récemment, les espèces étaient identifiées à partir de leurs seuls caractères morphologiques. Aujourd'hui, ces critères sont de plus en plus complétés par des considérations génétiques. Une seule espèce du genre *Malus* est domestiquée, nommée *Malus domestica*. Absente du milieu naturel, elle est produite partout dans le monde, notamment en Europe, en Russie, au Japon, au Maghreb et au Canada.

D'où provient-elle ? La domestication est un processus continu et dynamique : on commence par exploiter des individus sauvages, puis on cultive des individus sélectionnés en environnement naturel, mais non encore différenciés des sauvages. Ce processus s'achève par la fixation, sous l'action de la sélection par l'homme, d'un « syndrome de domestication » – des changements génétiques, physiologiques, morphologiques et développementaux

pérennes par rapport aux formes sauvages. Les caractères sélectionnés par l'homme sont souvent liés aux conditions de récolte, à la production des graines ou de fruits plus gros ou plus nombreux.

Malgré l'intérêt économique et culturel du pommier, l'histoire de sa domestication a longtemps été mal connue. Et pour cause : son lieu d'origine supposé a été inaccessible jusqu'à la fin de la guerre froide. Dès 1929, Nikolai Vavilov, botaniste et généticien russe, avait émis l'hypothèse que les formes domestiquées du pommier étaient toutes issues d'une même espèce sauvage des montagnes du Tian Shan, au Kazakhstan en Asie centrale, le pommier *Malus sieversii*. Il avait observé que, dans cette région, les fruits de cette espèce présentent une impressionnante diversité morphologique et gustative, allant de grosses pommes juteuses (type Golden Delicious) à de petites pommes vertes amères. Or selon une idée qu'il avait exposée trois ans plus tôt, une telle diversité au sein d'une même espèce sauvage dans une région est souvent un indice que cette région est le lieu où la domestication de la plante

L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE DU POMMIER DOMESTIQUE



L'histoire évolutive du pommier cultivé se précise (a). Domesticqué dans les montagnes du Tian Shan, au Kazakhstan (1) à partir de l'espèce sauvage *Malus sieversii*, il s'est dispersé d'Asie jusqu'en Europe le long de la route de la soie, s'hybridant au passage avec l'espèce sauvage caucasienne *M. orientalis* (2) et le pommier sauvage européen *M. sylvestris* (3). L'arbre phylogénétique b résume les transferts génétiques (flèches) entre le pommier domestique (en vert) et les pommiers sauvages. Tous sont issus d'un même ancêtre commun (en noir).

LES AUTEURS



Héloïse GIRAUD est doctorante au Laboratoire de Génétique végétale du Moulon (INRA/Université Paris-Sud/CNRS), à Gif-sur-Yvette, en mission doctorale au Laboratoire ESE, à Orsay.



Amandine CORNILLE est postdoctorante au Département d'écologie et de génétique de l'Université d'Uppsala, en Suède.



Tatiana GIRAUD est directrice de recherche du CNRS et directrice adjointe du Laboratoire Écologie, systématique et évolution (ESE, CNRS/Université Paris-Sud/AgroParisTech), à Orsay.

a commencé – le « centre d'origine » des espèces domestiquées.

Emprisonné peu après par le régime soviétique qui condamnait ses recherches (à cette époque, l'agronomie soviétique était sous la houlette de Trofim Lyssenko, qui niait toute influence génétique dans l'agriculture), Vavilov n'a pas pu achever son étude. Les Occidentaux n'ont accédé à ses travaux et poursuivi les recherches qu'à la chute du mur de Berlin, en 1989. En 2001, une première étude génétique, menée par Barrie Juniper, de l'Université d'Oxford, et ses collègues, suggère que *Malus domestica* est plus proche génétiquement de *Malus sieversii* que de toute autre espèce sauvage testée. Les montagnes du Tian Shan pourraient donc bien être le centre d'origine des pommes domestiques. L'hypothèse est corroborée par le fait que les différences de forme et de goût des pommes sont plus marquées entre *Malus domestica* et les autres pommiers sauvages connus. La confirmation définitive sera donnée en 2010 par le séquençage du génome de la pomme domestique et la comparaison de certains de ses gènes avec ceux d'espèces

sauvages : *Malus sieversii* apparaît bien comme l'espèce sauvage la plus proche génétiquement du pommier domestique.

Cette découverte ne révélait cependant que le début de l'histoire. Domesticqué en Asie centrale, le pommier s'est répandu jusqu'en Europe. Sur le chemin, d'autres espèces sauvages, telles que *Malus baccata* (Sibérie et Asie de l'Est), *Malus orientalis* (Turquie et Caucase) et *Malus sylvestris* (Europe) ont-elles contribué à son génome au gré d'interfécondations et de sélections par l'homme ? Et quelle est l'histoire de ces pommiers sauvages ? Par ailleurs, existe-t-il des différences génétiques notables entre les pommiers domestiqués, par exemple entre ceux produisant des pommes à cidre et ceux donnant des pommes à couteau ?

Pour répondre à ces questions, nous avons analysé et comparé 839 échantillons de feuilles d'arbres appartenant au genre *Malus*. Ces échantillons proviennent de collections publiques et privées et de forêts. Les cinq espèces citées plus haut étaient représentées : *Malus domestica*, *M. sieversii*, *M. orientalis*, *M. baccata* et *M. sylvestris*. Nous avons recherché les variations entre ces

échantillons sur 26 régions choisies de leur génome, puis recherché, par simulation, le scénario évolutif correspondant le mieux aux données obtenues (voir l'encadré ci-dessous).

Nous avons ainsi confirmé que le pommier a bien été domestiqué en Asie, mais que d'autres pommiers sauvages ont contribué au patrimoine génétique du pommier domestique. Le pommier sauvage européen *M. sylvestris*, notamment, est un contributeur secondaire majeur au génome du pommier domestique : des séquences de son génome auraient été transférées récemment (il y a 1500 ans) au pommier cultivé, par un mécanisme de mélange génétique nommé introgression (une hybridation suivie de plusieurs croisements avec le parent hôte). De nombreux pommiers domestiques comportent ainsi des parties génomiques du pommier sauvage européen. Voici le scénario le plus plausible déduit de nos données.

Un mélange génétique récent avec le pommier sauvage européen

Le pommier aurait été domestiqué en Asie il y a entre 10 000 et 4 000 ans à partir de l'espèce sauvage *M. sieversii*. Le greffage, dont les premières traces archéologiques (textes, dessins sur des poteries) datent de 4 000 ans, aurait ensuite joué un rôle clé dans la production et la diffusion du pommier cultivé à travers l'Eurasie. Une forme de pommier correspondant à un pommier domestique a été retrouvée au Proche-Orient et datée de cette époque.

Par la suite, le pommier domestiqué a été introduit en Europe et en Afrique du Nord par les Romains et les Grecs. Mais, il y a 1 500 ans, peu après l'introduction des pommes domestiquées en Europe, le pommier cultivé se serait hybridé avec le pommier sauvage européen, *M. sylvestris*.

D'autres pommiers sauvages présents le long de la route de la soie ont pu aussi contribuer au génome des pommiers domestiques. Ainsi, trois pour cent des pommiers domestiques étudiés présentent des introgressions de *M. orientalis*, pommier sauvage caucasien. Ces introgressions plus récentes ont pu être faites sciemment ou non par l'homme, par pollinisation contrôlée ou naturelle. Le pommier sauvage de Sibérie et de l'Est asiatique, *M. baccata*, n'a pas contribué aux échantillons testés.

En chiffres

3^e fruit le plus consommé au monde.

69 millions de tonnes de pommes produites chaque année dans le monde.

1,65 million de tonnes produites en 2011 en France, dont 40 % de Golden, 15 % de Gala et 10 % de Granny Smith. 43 % ont été consommées en France, 33 % exportées et 24 % transformées.

18 kg de pommes sont consommés par an et par ménage en France (premier fruit consommé en France en parts de marché).

Plus de 11 000 variétés cultivées dans le monde, 376 autorisées en France, dont une vingtaine couramment consommées.

La comparaison des deux groupes de pommiers domestiqués – à pommes à cou-teau et à pommes à cidre – avec les pommiers sauvages a aussi permis de préciser leur origine. De par la fréquente amertume de leurs fruits, on aurait pu croire que les pommiers à cidre présenteraient de plus fortes introgressions par le pommier sauvage européen *M. sylvestris*, dont les fruits, petits et acides, ne sont pas consommables. En fait, on observe très peu de différenciation génétique entre les deux types de pommiers domestiques. On peut donc supposer que le goût amer des pommes à cidre est issu de leur ancêtre d'Asie centrale, qui présente une forte diversité de fruits en termes de forme et de goût. L'existence d'une production traditionnelle de cidre dans certaines régions de Turquie, bien plus à l'Est que la répartition géographique de *M. sylvestris*, appuie cette hypothèse.

Ainsi, les différents types de pommes que l'on connaît proviennent tous d'une domestication en Asie qui a ensuite gagné l'Europe il y a environ 1 500 ans. Durant ce trajet, il y a eu des apports de divers pommiers sauvages, en particulier du pommier sauvage européen. Malgré ces apports, les

Du génotype à l'histoire évolutive

Pour mieux comprendre les différentes étapes de domestication du pommier, les auteurs ont recherché les variations génétiques en différentes parties du génome de leurs échantillons, c'est-à-dire établi leurs caractéristiques génétiques (leurs génotypes), et les ont comparés.

Cette caractérisation a été effectuée sur 26 séquences choisies, nommées microsatellites. Constitués d'unités répétées de un à cinq nucléotides (les briques de la molécule d'ADN qui porte l'information génétique), les microsatellites sont des motifs présents dans des zones du génome qui ne codent pas de protéines – et donc sur lesquelles la sélection par l'homme ne s'exerce pas.

Le nombre de répétitions dans chaque microsatellite permet de caractériser les

individus, comme dans les tests de paternité. Par ailleurs, les microsatellites présentent une forte probabilité de mutation par rapport à d'autres régions non codantes de l'ADN. Cette variabilité en fait des marqueurs de choix pour déterminer les proximités génétiques d'individus.

Les génotypes déterminés, des analyses ont été effectuées à l'aide de méthodes statistiques (dites d'inférence bayésienne) afin d'étudier le degré de différenciation génétique des échantillons

et de rechercher le transfert de séquences d'une population à une autre (l'introgression entre populations).

Ces données ont permis de comparer différents scénarios historiques et démographiques (tels que des scénarios de domestication). Des millions de données ont été simulées sous chacun des scénarios de domestication testés. Le scénario dont les données simulées sont les plus proches des données observées dans l'échantillonnage est considéré comme le modèle le plus probable. Ces analyses permettent une meilleure compréhension du processus de domestication et, plus généralement, des mécanismes de diversification.