

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 pom-
miers 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 produc-
tion 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 pom-
miers 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.

Quel pommier sauvage réintroduire ?

Le pommier sauvage est en constante évolution, que ce soit du fait de l'homme ou d'une cause naturelle, telle la dernière glaciation qui s'est produite au Sud de l'Europe, entraînant une différenciation génétique du pommier sauvage européen. Cette évolution est à prendre en compte dans les programmes de réintroduction du pommier sauvage.

Pour éviter de planter des arbres « mal adaptés », il est souhaitable de réintroduire des pommiers sauvages qui correspondent au groupe génétique de la région de réintroduction. Cependant, est-il préférable de réintroduire des pommiers sauvages ayant reçu des portions du génome de pommiers cultivés ou des

pommiers sauvages sans introgression par les pommiers cultivés ? Deux écoles s'affrontent.

Selon la première, les introgressions par le pommier cultivé sont un processus naturel dans l'évolution du pommier sauvage européen, et des individus sauvages hybridés avec le pommier domestique peuvent donc être réimplantés. L'autre

école, au contraire, argumente que le pommier cultivé a été introduit en Europe par l'homme il y a environ 1500 ans. Les hybrides sauvages-domestiques ne découleraient donc pas d'un processus naturel et ne devraient pas être réintroduits. Comment trancher ?

La question est plus ici du ressort de l'éthique que de la science. À l'heure actuelle, on préfère réintégrer des pommiers sauvages non hybrides, car on ne connaît pas encore les conséquences de ces hybridations sur la viabilité à long terme du pommier sauvage, tant sur le plan de la

diversité génétique que sur celui de l'adaptation à long terme de ces hybrides. De plus, le pommier sauvage a largement contribué aux variétés actuellement commercialisées.

Le programme de réimplantation vise ainsi pour l'instant à maintenir cette diversité génétique historique au service de l'amélioration variétale. Cependant, cette vision est discutable et la question de la réintroduction de pommiers sauvages hybridés est d'autant plus d'actualité qu'il est aujourd'hui possible de caractériser génétiquement les arbres réintroduits.

■ BIBLIOGRAPHIE

A. Cornille *et al.*, The domestication and evolutionary ecology of apples, *Trends in Genetics*, vol. 30, pp. 57-65, 2014.

A. Cornille *et al.*, Postglacial recolonization history of the European crabapple (*Malus sylvestris* Mill.), a wild contributor to the domesticated apple, *Mol. Ecol.*, vol. 22, pp. 2249-2263, 2013.

A. Cornille *et al.*, New insight into the history of domesticated apple: Secondary contribution of the European wild apple to the genome of cultivated varieties, *PLoS Genetics*, vol. 8, e1002703, 2012.

B. Juniper, Le voyage des pommes, *Pour la Science*, n° 355, pp. 78-83, 2007.

pommiers domestiqués constituent bien un seul groupe génétique, issu d'un même processus initial de domestication.

L'histoire du pommier sauvage européen, *M. sylvestris*, reconstituée selon la même méthode, est elle aussi riche d'enseignements. L'analyse à l'échelle de sa répartition en Europe a révélé trois groupes génétiques : un en Europe de l'Ouest, de la péninsule Ibérique à la Suède, et deux en Europe de l'Est – l'un au niveau des Carpates, l'autre de la péninsule balkanique. Par ailleurs, on constate une diversité génétique plus grande au Sud qu'au Nord.

Comment la dernière glaciation a divisé le pommier européen

Ce gradient Sud-Nord et la présence de trois groupes distincts suggèrent que le pommier sauvage européen, à l'instar de nombreuses espèces tempérées, a survécu à la dernière grande glaciation du Quaternaire (18 000 à 23 000 ans) dans trois zones géographiques distinctes ou « refuges glaciaires » : les Carpates, les Balkans et l'Espagne. Les trois groupes génétiques se seraient formés lors de la période glaciaire. Isolés les uns des autres par la glaciation, les pommiers de ces groupes auraient évolué séparément, puis seraient venus recoloniser l'Europe à la suite du réchauffement de l'Holocène, il

y a 10 000 ans, principalement à partir des refuges espagnol et carpatien. La population originaire d'Espagne a, selon ce scénario, plus largement colonisé l'Europe de l'Ouest, jusqu'en Suède.

Nous avons récemment précisé ce scénario en augmentant la densité de l'échantillonnage en France et en Italie. Nous avons ainsi détecté non plus trois, mais cinq groupes génétiques distincts : Italie, Nord de l'Europe, Ouest de la France, Est de la France et Europe de l'Est (Balkans et Carpates). Cette distinction supplémentaire suggère qu'une différenciation a eu lieu selon que le pommier sauvage du refuge espagnol recolonisait la France par l'Ouest ou par l'Est des Pyrénées. Une autre hypothèse pour le groupe de l'Est de la France serait un refuge glaciaire supplémentaire dans les Alpes. Quant au groupe d'Europe du Nord, il proviendrait bien du Sud, et pourrait s'être différencié au fil de la recolonisation du Nord.

Cette étude de la diversité du pommier sauvage européen souligne l'importance du climat dans la différenciation des populations d'une même espèce d'arbre – un facteur à prendre en compte, dans le contexte actuel du réchauffement climatique, pour les recherches sur le devenir des espèces sauvages et cultivées et de leur répartition géographique.

Les études sur le pommier domestique *Malus domestica* et son apparenté sauvage