NATURALITÉ DES ALIMENTS : DOMESTICATION, SÉLECTION ET CONTRÔLE GÉNÉTIQUE

par Michel **Pitrat**[1]

Introduction

Si l'on s'intéresse à la domestication et la sélection des plantes, le terme de « naturel » a un sens assez précis : il se réfère à la « sélection naturelle », par opposition à la sélection humaine ou sélection artificielle. La domestication est classiquement définie comme une co-dépendance entre l'homme et la plante (ou l'animal) (Gross et Olsen, 2010). L'homme est dépendant de la plante pour son alimentation ; la plante est dépendante de l'homme pour sa croissance, sa multiplication, sa survie. Même en conditions pédo-climatiques favorables, une plante domestiquée n'a pas de pouvoir compétitif et disparaît, ou bien retourne à l'état sauvage sous une forme dite férale. Cependant une plante peut être cultivée sans pour autant être domestiquée ; c'est le cas de nombreuses plantes fourragères ou bien des arbres forestiers. Les caractères de domestication sont présents dans quasiment toutes les variétés cultivées : ces caractères portent généralement sur une augmentation de taille de l'organe consommé (fruit, grain, racine, feuille), sur une diminution ou une perte de la dormance des graines, sur une perte des mécanismes de dispersion, sur une plus grande vigueur et une plus forte dominance apicale… La domestication est suivie d'amélioration, de diversification, de sélection (humaine ou artificielle). Les caractères concernés sont la qualité, la couleur, la forme de l'organe consommé, la diminution de la sensibilité à la photopériode… Ils ne sont présents que dans une partie des formes domestiquées. Domestication et sélection représentent un continuum et la limite entre les deux n'est pas nette.

A partir de formes sauvages ancestrales, la sélection naturelle a conduit aux formes sauvages actuellement présentes alors que, en relation avec l'agriculture, un ou plusieurs événements de domestication suivis de diversification et sélection humaine ou artificielle ont produit les variétés cultivées. Donc depuis que l'homme est passé de la cueillette et de la chasse à l'agriculture et l'élevage, son alimentation n'est plus issue de la sélection naturelle, sauf pour les champignons sylvestres ou bien les framboises et les fraises des bois.

Origines génétiques de ces variations

L'immense majorité de ces variations provient des mutations spontanées qui ont été sélectionnées par les agriculteurs depuis les débuts de l'agriculture et qui constituent ce que l'on appelle aujourd'hui les ressources génétiques. Elles sont particulièrement nettes au sein des espèces où a eu lieu une sélection divergente. Quelques exemples permettent de l'illustrer :

- Sélection pour la feuille ou le pétiole *versus* la racine : *Apium graveolens* (céleri branche et céleri rave), *Beta vulgaris* (côtes de bette ou poirée et betterave potagère, fourragère ou sucrière), *Brassica rapa* (chou chinois et navet).
- Sélection pour feuille ou le pétiole *versus* l'inflorescence : *Cynara cardunculus* (cardon et artichaut), *Cichorium intybus* (chicorée à feuille ou chicorée-asperge).

[1] INRA, UR1052, Génétique et amélioration des fruits et légumes, CS 60094, 84143 Montfavet cedex (France).

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.

- Sélection pour la partie végétative *versus* les graines : *Brassica napus* (rutabaga et colza), *Brassica juncea* (légume-feuille et graines pour l'huile ou les condiments).
- Le chou européen (*Brassica oleracea*) offre une magnifique illustration avec le chou chou cabus, de Milan, rave, chou fleur, brocoli, de Bruxelles, moëllier…

Les mutations induites sont utilisées depuis le XXème siècle pour augmenter la diversité naturelle.

Les hybridations interspécifiques, spontanées ou artificielles, avec ou sans allopolyploïdie, sont une source de diversification.

La polyploïdie même en restant au sein de la même espèce (autopolyploïdie) est également une méthode qui permet la sélection de nouveaux produits.

Cette diversification, en relation avec différents contrôles génétiques, sera illustrée dans cet article avec quelques exemples pris essentiellement chez les fruits et les légumes et portant sur des critères de qualité. Les fruits et légumes sont perçus par le consommateur comme des produits « naturels » ayant subi peu de transformations industrielles ou techniques majeures comme la meunerie pour les céréales ou l'extraction et le raffinage pour le sucre ou les oléagineux.

Qualité organoleptique

Par rapport aux formes sauvages, la domestication/sélection a considérablement modifié la qualité organoleptique de certains produits.

Les oignons (*Allium cepa*) doux connaissent un regain de faveur actuellement ; l'oignon doux des Cévennes bénéficie d'une appellation d'origine contrôlée (AOC et AOP). Ils sont caractérisés par une faible teneur en acide pyruvique. Ce caractère est sous contrôle polygénique, mais avec une zone du génome ayant un effet très important (McCallum *et al.*, 2007). Les piments (*Capsicum annuum*) sauvages sont brûlants et, parmi les piments cultivés, ce sont des formes brûlantes qui sont consommées majoritairement dans certains pays (Mexique, Thaïlande…), mais les consommateurs français et européens préfèrent les piments doux. Les kakis (*Diospyros kaki*) sont généralement astringents en raison de la présence de tanins solubles, astringence qui disparaît à sur-maturité. Des variétés non astringentes ont été sélectionnées, ce qui permet de consommer des fruits croquants, moins fragiles au transport. Dans ces deux derniers exemples (piment et kaki), l'absence de capsaïcinoïdes ou de tanins solubles est sous le contrôle d'un gène récessif provenant de mutations spontanées (Deshpande, 1935; Kanzaki *et al.*, 2001).

Facteurs anti-nutritionnels et composés toxiques

Des glucosides cyanogéniques sont présents dans certains aliments. Des variétés à teneur réduite ou sans acide cyanhydrique ont été sélectionnées. Chez l'amandier (*Prunus dulcis*), un gène récessif commande le phénotype des amandes douces (Dicenta et Garcia, 1994). Un gène récessif est également impliqué chez le pêcher (*P. persicae*) (Werner et Creller, 1997) et l'abricotier (*P. armeniaca*) (Negri *et al.*, 2008). Le manioc (*Manihot esculenta*) nécessite généralement une préparation pour éliminer les composés cyanogéniques, mais il existe de très fortes différences de teneurs entre cultivars sous commande polygénique (Dixon *et al.*, 1994). De même, chez le sorgho (*Sorghum sp.*), la teneur en composés cyanogéniques est sous commande polygénique (Nass, 1972).

Des glycoalcaloïdes sont présents dans les tubercules de nombreuses espèces de *Solanum* sauvages qui peuvent être toxiques pour l'homme ou bien donner des saveurs désagréables. La teneur en a été fortement réduite chez la pomme de terre cultivée (*Solanum tuberosum*) (Dale et Mackay, 1994; van Dam *et al.*, 1999). La commande génétique est polygénique.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.

Les cucurbitacines sont des terpènes responsables de l'amertume chez la plupart des cucurbitacées. Certaines formes présentes chez les courges (*Cucurbita*) ou les pastèques (*Citrullus*) sont très toxiques pour l'homme et ont été éliminées dès la domestication, au moins dans les parties consommées. D'autres ne sont pas ou très peu toxiques, par exemple celles présentes chez le concombre (*Cucumis sativus*) ; un mutant spontané sans cucurbitacine dans la plante n'a été identifié que relativement récemment et est à l'origine de toutes les variétés modernes de concombre sans amertume (Andeweg et de Bruyn, 1959). Signalons au passage que certaines espèces de coléoptères Chrysomélidés sont attirés par les cucurbitacines et que les plantes sans cucurbitacines sont moins attractives que les plantes avec cucurbitacines (Chambliss, 1978; Metcalf, 1986).

Vitamines, anti-oxydants

La présence et la concentration en vitamines et anti-oxydants peuvent varier considérablement entre les formes sauvages et les variétés modernes. Ainsi la carotte sauvage, dont les racines sont blanches, n'accumule pas de β-carotène, précurseur de la vitamine A. Depuis le XVIIème siècle, époque de leur sélection, les carottes les plus couramment consommées aujourd'hui ont des racines orange (Banga, 1963). La commande génétique de la concentration en β-carotène est polygénique (Santos et Simon, 2006). Des variétés avec des teneurs en β-carotène trois fois plus élevées que la moyenne ont été sélectionnées (Crosby *et al.*, 2007).

Les glucosinolates et, en particulier, le sulforaphane peuvent avoir un intérêt pour la santé humaine, par exemple la prévention de certains cancers (Houghton *et al.*, 2013). Le chou brocoli est naturellement riche en sulforaphane, mais la teneur peut être encore augmentée par sélection ; la commande génétique est polygénique (Li *et al.*, 2012).

Composés allergènes

Certains fruits et légumes (kiwi, céleri, pêche…) peuvent provoquer chez des personnes sensibles des allergies limitées à la bouche, connues sous le nom anglais de *oral allergy syndrome*. Chez la tomate (Paulus *et al.*, 2012) ou le melon (Lopez-Torrejon *et al.*, 2005; Tordesillas *et al.*, 2011), des profilines (protéines participant notamment à la formation du fuseau achromatique, lors de la division cellulaire) ont été identifiées comme les allergènes majeurs. Des mutants hypoallergéniques, mais conservant leurs propriétés biologiques, ont été identifiés par génétique réverse après mutagénèse artificielle. Cela pourrait ouvrir la voie à la sélection de nouvelles variétés.

Composition en lipides

La richesse de la teneur en acide oléique dans les graines de tournesol permet d'illustrer un résultat de la mutagénèse artificielle. La variété VNIIMK 8931 traitée au diméthylsulfate a donné naissance à la variété Pervenets à très haute teneur en acide oléique (Soldatov, 1976). Un gène majeur dominant participe à la commande génétique de ce caractère largement utilisé dans les variétés modernes (Miller *et al.*, 1987). Chez le colza, la réduction des teneurs en acide érucique ou en acide linolénique s'est faite à partir de la variabilité naturelle.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.

Diversification

Le consommateur français a accès à de nouveaux fruits et légumes. Il peut s'agir d'introductions de produits traditionnels venant d'autres pays : ainsi les choux-fleurs 'Romanesco' ou bien les choux-fleurs de couleur orange ou violette sont cultivés depuis longtemps en Italie et issus de la variabilité génétique naturelle. Au XXème siècle, des produits nouveaux ont été créés. On peut citer par exemple :

- la domestication du kiwi (*Actinidia sinensis*) ;
- de nouveaux fruits issus de croisements interspécifiques plus ou moins complexes : la Casseille ou Josta issue de croisement entre Cassis et Groseille à maquereaux (*Ribes nigrum* Í *R. divaricatum*) Í (*R. nigrum* Í *R. grossularia*) ; les hybrides entre Mûre et Framboisier comme le Loganberry (*Rubus ursinus* Í *R. idaeus*) ou le Tayberry (*Rubus fruticosus* Í *R. idaeus*) ; le Plumcot hybride entre Prune et Abricot (*Prunus salicina* Í *P. armeniaca*) ou le Nectaplum hybride entre Nectarine et Prune (*P. persicae* Í *P. salicina*) ;
- les pastèques apyrènes (sans graines) triploïdes.

Conclusions

D'autres facteurs que la variété influencent évidemment les différentes composante de la qualité comme l'environnement et les techniques culturales. Toutefois le génotype (la variété) a généralement une action prépondérante. Nous avons illustré par quelques exemples que la domestication et la sélection humaine par l'utilisation (i) des mutations spontanées conservées au cours du temps par les agriculteurs, (ii) de la mutagénèse artificielle, (iii) des croisements interspécifiques, (iv) du changement du niveau de ploïdie avaient considérablement éloigné les fruits et légumes actuellement consommés des formes sauvages issues de la sélection naturelle. Les mêmes méthodes ont été utilisées chez les plantes de grande culture et des résultats analogues ont été obtenus.

Nos aliments varient au cours du temps d'une part au niveau des espèces. Ainsi les espèces d'origine américaine ne sont connues dans l'ancien monde que depuis les grandes découvertes (maïs, tournesol, pomme de terre, courge, haricot, tomate, piment, ananas, cacao…). Parmi les légumes cités par Olivier de Serres, beaucoup ne sont plus consommés de manière notable aujourd'hui (trippe-madame, *Lagenaria*, *Vigna*, chreste-marine…) (de Serres, 1600). Ils varient, d'autre part, au niveau des variétés. Les variétés récentes de pomme sont plus sucrées que les anciennes.

Que seront les fruits et légumes de demain ? Il est difficile de le prédire, car de nombreux facteurs interviennent : le prix, les recettes et préparations incluant la praticité, la qualité organoleptique, la valeur santé, la mode, l'exotisme et les voyages… Cependant ils ne seront probablement pas plus « naturels » qu'aujourd'hui, car toute production agricole nécessite des actions de sélection pour l'adaptation aux conditions locales de production.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) ANDEWEG J.M. et J.W. DE BRUYN, 1959. - Breeding of non bitter cucumbers. Euphytica, 8, 13-20.

(2) BANGA O., 1963. - Origin and distribution of the Western cultivated carrot. Genetica Agraria, 17, 357-370.

(3) CHAMBLISS O.L., 1978. - Cucumber beetle resistance in Cucurbitaceae: inheritance and breeding. HortScience, 13, 366.

(4) CROSBY K., J. JIFON, L. PIKE et K.S. YOO, 2007. - Breeding vegetables for optimum levels of phytochemicals. *In* Proceedings of the 1st International symposium on human health effects of fruits and vegetables (DESJARDINS Y. Ed.), pp 219-224.

(5) DALE M.F.B. et G.R. MACKAY, 1994. - Inheritance of table and processing quality. *In* Potato genetics (BRADSHAW J.E. et G.R. MACKAY Ed.), CAB International (Wallingford), pp 285-315.

(6) DE SERRES O., 1600. - Le théâtre d'agriculture et mesnage des champs. Actes Sud, Arles (FRA) 1460 pp.

(7) DESHPANDE R.B., 1935. - Studies in Indian chillies. 4. Inheritance of pungency in *Capsicum annuum* L. Indian J. Agric. Science, 5, 513-516.

(8) DICENTA F. et J.E. GARCIA, 1994. - Inheritance of the kernel flavour in almond. Heredity, 70, 308-312.

(9) DIXON A.G.O., R. ASIEDU et M. BOKANGA, 1994. - Breeding of cassava for low cyanogenic potential: problems, progress and perspectives. Acta Hort., 375, 153-161.

(10) GROSS B.L. et K.M. OLSEN, 2010. - Genetic perspectives on crop domestication. Trends Pl. Science, 15, 529-537.

(11) HOUGHTON C.A., R.G. FASSETT et J.S. COOMBES, 2013. - Sulforaphane: translational research from laboratory bench to clinic. Nutrition Reviews, 71, 709-726.

(12) KANZAKI S., K. YONEMORI, A. SUGIURA, A. SATO et M. YAMADA, 2001. - Identification of molecular markers linked to the trait of natural astringency loss of Japanese persimmon (*Diospyros kaki*) fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 126, 51-55.

(13) LI Z.S., Y.M. LIU, Z.Y. FANG, L.M. YANG, M. ZHUANG, Y.Y. ZHANG, S.X. YUAN, W. ZHAO, E.Y. LIU et P.T. SUN, 2012. - Determination of sulforaphane by high performance liquid chromatography and genetic analysis of DH population in broccoli florets. Acta Hortic. Sinica, 39, 101-108.

(14) LOPEZ-TORREJON G., J.F. CRESPO, R. SANCHEZ-MONGE, M. SANCHEZ-JIMENEZ, J. ALVAREZ, J.G. RODRIGUEZ et G. SALCEDO, 2005. - Allergenic reactivity of the melon profilin *Cuc m 2* and its identification as major allergen. Clinic. Exper. Allergy, 35, 1065-1072.

(15) MCCALLUM J., M. PITHER-JOYCE, M. SHAW, F. KENEL, S. DAVIS, R. BUTLER, J. SCHEFFER, J. JAKSE et M.J. HAVEY, 2007. - Genetic mapping of sulfur assimilation genes reveals a QTL for onion bulb pungency. Theor. Appl. Genet., 114,

(16) METCALF R.L., 1986. - Coevolutionary adaptations of rootworm beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) to cucurbitacins. J. Chem. Ecology, 12, 109-124.

(17) MILLER J.F., D.C. ZIMMERMAN et B.A. VICK, 1987. - Genetic control of high oleic acid content in sunflower oil. Crop Sci., 27, 923-926.

(18) NASS H.G., 1972. - Cyanogenesis: its inheritance in *Sorghum bicolor*, *Sorghum sudanense*, *Lotus* and *Trifolium repens*: a review. Crop Sci., 12, 503-506.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.

(19) NEGRI P., D. BASSI, E. MAGNANINI, M. RIZZO et F. BARTOLOZZI, 2008. - Bitterness inheritance in apricot (*P. armeniaca* L.) seeds. Tree Genet. Genomes, 4, 767-776.
(20) PAULUS K.E., B. SCHMID, D. ZAJIC, A. SCHAFER, V. MAHLER et U. SONNEWALD, 2012. - Hypoallergenic profilin - a new way to identify allergenic determinants. Febs J., 279, 2727-2736.
(21) SANTOS C.A.F. et P.W. SIMON, 2006. - Heritabilities and minimum gene number estimates of carrot carotenoids. Euphytica, 151, 79-86.
(22) SOLDATOV K.I., 1976. - Chemical mutagenesis in sunflower breeding. *In* 7th International Sunflower Conference Ed.), Krasnodar (URSS), pp 352-357.
(23) TORDESILLAS L., P. GAMBOA, M.L. SANZ, A. PALACIN, C. GOMEZ-CASADO, J. CUESTA-HERRANZ, L.F. PACIOS, G. SALCEDO et A. DIAZ-PERALES, 2011. - A mutant of the major melon allergen, *Cuc m 2*, with reduced IgE binding capacity is a good candidate for specific immunotherapy. Molecular Immunology, 49, 504-511.
(24) VAN DAM J., I. LEVIN, P.C. STRUIK et D. LEVY, 1999. - Genetic characterisation of tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) emphasising genetic control of total glycoalkaloid content in the tubers. Euphytica, 110, 67-76.
(25) WERNER D.J. et M.A. CRELLER, 1997. - Genetic studies in peach: Inheritance of sweet kernel and male sterility. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 122, 215-217.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2014. Séance du 12 février.