Les Actes du BRG, 5 (2005) 53-65
© BRG, 2005

Article original

Étude préliminaire des origines de *Ficus carica* L. et de sa domestication

Bouchaib KHADARI[1, 2], Cinderella GROUT[3], Sylvain SANTONI[3], Isabelle HOCHU[3], Jean-Paul ROGER[1], Mohamed ATER[4], Uygun AKSOY[5], Finn KJELLBERG[6]*

[1] Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, Parc National de Port-Cros, Castel Ste Claire, F 83418 Hyères Cedex, France
[2] UMR Biologie des Espèces Pérennes Cultivées, INRA, 2, place Viala, 34 060 Montpellier Cedex 1, France
[3] UMR Diversité et Génome des Plantes Cultivées, INRA, 2, place Viala, 34 060 Montpellier Cedex 1, France
[4] Écologie et Biologie des Populations, Faculté des Sciences de Tétouan, B.P. 2062, M'hannech II Tétouan, Maroc
[5] Ege University, Faculty of Agriculture, Department of Horticulture, 35100 Bornova, Izmir, Turquie
[6] CEFE-UMR5175, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

Abstract: On the origins of *Ficus carica* L. and its domestication. The origin of *Ficus carica* has often been discussed. It could either be a good species or the domesticated form of *Ficus palmata*. We show here that the genetic variability at microsatellite loci of *F. c. carica* is very close to that of *F. c. colchica* and completely included in the variability of the form *rupestris*, a form we interpret as the local variant of *F. palmata* growing in Kurdish regions. A genetic analysis at two microsatellite loci of herbarium specimens and covering the whole range of *F. palmata* shows that the form *rupestris* is probably the form of *F. palmata* most closely related to *F. carica*. Hence *F. carica* derives from the form *rupestris*. Does this indicate that *F. carica* is a domesticated form of *F. palmata*? No for three reasons. First the genetic diversity at microsatellite loci of wild populations of *Ficus carica* is large comparatively to that of cultivars, suggesting that they are not feral. Further, this diversity is large in the western part of the Mediterranean, showing that they do not result from introduction of cultivars from the Near East. Finally an analysis of cytoplasmic differentiation using mitochondrial RFLPs evidences an East-West differentiation that is not compatible with a recent expansion. Hence we conclude that *F. carica* evolved from the *rupestris* form of *F. palmata*, colonising a new ecological niche and spread all over the Mediterranean well before it was domesticated.

* Correspondant et tirés à part : finn.kjellberg@cefe.cnrs.fr

Ficus carica / species complex / domestication / Mediterranean / genetic resources

Résumé : L'origine du figuier *Ficus carica* a été fortement discutée : espèce valide ou forme domestiquée de *Ficus palmata* ? Nous montrons que la diversité génétique aux locus microsatellites de *F. c. carica* est très proche de celle de *F. c. colchica* et est incluse dans la diversité génétique de la forme *rupestris*, que nous interprétons comme la forme de *F. palmata* des régions kurdes. L'analyse à deux locus microsatellites d'une série d'échantillons d'herbier rattachés à *F. palmata* et couvrant l'ensemble de son aire de distribution permet de montrer que la forme *rupestris* est la forme de *F. palmata* la plus proche génétiquement de *F. carica*. On peut en conclure que *F. carica* dérive de *F. p. rupestris*. Serait-ce à la suite d'un processus de domestication au Proche Orient ? Non car les variétés cultivées et surtout les populations sauvages de l'Ouest méditerranéen présentent une forte diversité allélique non compatible avec une colonisation récente d'est en ouest à partir de variétés cultivées. Les marqueurs RFLP mitochondriaux montrent également une différentiation est-ouest marquée. Nous en concluons que *F. carica* dérive de *F. palmata* et plus précisément de la forme *rupestris*, mais que cette origine est ancienne, précède la domestication et que *F. carica* s'est répandu naturellement sur le pourtour méditerranéen.

Ficus carica / complexe spécifique / domestication / Méditerranée / ressources génétiques

1. INTRODUCTION

Comme pour beaucoup de plantes cultivées, des hypothèses très divergentes ont été proposées sur l'origine du figuier cultivé. Deux grandes hypothèses s'opposent sur son origine. Selon la première, *Ficus carica* serait la forme domestiquée de *Ficus palmata* [2], [3]. Il aurait été domestiqué au Proche-Orient et aurait ensuite été diffusé par l'homme dans le bassin méditerranéen [3], [10]. Notons que *Ficus palmata* est décrit avec d'autres formes botaniques (mises en synonymie) au Proche-Orient, au nord-est de l'Afrique, en Arabie, en Iran, Pakistan, Afghanistan et nord-ouest de l'Inde [3], [4]. En revanche, Saporta [9] signale l'existence de fossiles de *Ficus carica* en France et en Italie remontant à environ 100 000 ans [1], ce qui suggère 1) que *Ficus carica* est une espèce à part entière et donc n'est pas la forme cultivée de *F. palmata* et 2) que *F. carica*

aurait pu survivre aux glaciations non seulement dans l'Est méditerranéen mais aussi dans l'Ouest méditerranéen [8].

Une deuxième question, liée à celle de l'origine de *Ficus carïca*, est de savoir où le figuier a-t-il été domestiqué ? Plusieurs scénarios peuvent être proposés : 1) le figuier aurait été sélectionné à partir d'un seul foyer de domestication ou bien 2) à partir de plusieurs foyers, ou bien 3) la domestication aurait eu lieu à partir d'une seule zone avec incorporation ultérieure de gènes en provenance d'autres localités.

Pour pouvoir démontrer que *Ficus carïca* est une espèce valide qui a persisté au cours des glaciations sur le pourtour méditerranéen, il faut mettre en évidence l'existence de populations sauvages dont l'histoire précède la domestication en s'appuyant sur une structuration génétique entre ces populations. Une première question scientifique devient donc : comment parvenir à distinguer les populations naturelles des populations sub-spontanées. Chez les espèces fruitières ligneuses, cette distinction est souvent difficile à faire. En effet, la longévité des arbres associée à la multiplication par bouturage ou par greffage a conduit à fixer les génotypes sous leurs premières formes domestiquées. De ce fait, très peu de générations séparent ces formes sélectionnées des formes sauvages. De plus, ces deux formes se trouvent souvent en sympatrie, ce qui favorise les échanges de gènes. Enfin, les formes domestiquées ont souvent fait l'objet de déplacements par l'homme vers différentes zones, ce qui favorise l'introgression des populations locales par des gènes de provenance exogène et masque la structuration à l'échelle régionale. Chez le figuier, l'un des seuls caractères simples de domestication pouvant servir à reconnaître certaines formes cultivées et certaines populations sub-spontanées est la présence de figues fleurs qui correspondent à un fruit parthénocarpique. Le manque de caractères de domestication limite fortement notre capacité de discrimination. De ce fait, pour analyser la composition génétique des populations naturelles, il faut rechercher, en zone de sympatrie, les lieux où il n'y a pas syntopie. Il y a donc nécessité d'établir quel est l'habitat naturel du figuier.

Le groupe de *Ficus carïca* pose des problèmes taxonomiques particuliers. C'est un groupe assez isolé chez les *Ficus* : lorsque nous avons établi la phylogénie des *Ficus* [5], s'il était évident que *Ficus carïca* appartenait au sous-genre *Ficus*, nous n'avons pas trouvé de groupe frère suffisamment proche pour établir avec précision sa position phylogénétique. Lorsque d'autres chercheurs ont cherché à placer

Blastophaga psenes, le pollinisateur du figuier cultivé dans la phylogénie moléculaire des pollinisateurs de *Ficus*, sa position phylogénétique s'est avérée également ambiguë probablement du fait de l'absence de groupe frère (Rasplus com. pers.). Nous pouvons donc admettre comme hypothèse de travail que le groupe d'espèces proche de *Ficus carica* se résume aux différentes formes rassemblées dans les révisions des *Ficus* [2], [4] sous le nom de *F. palmata*. Cette situation fait que nous avons affaire à un groupe bien circonscrit, ce qui permet de fixer de façon simple les limites d'une étude. Une autre particularité du groupe de *Ficus carica*, qu'il partage avec d'autres espèces du sous-genre *Ficus*, est l'extrême polymorphisme des feuilles. Il est fréquent qu'au sein d'une même population certains individus possèdent des feuilles très fortement lobées alors que d'autres présentent des feuilles entières, d'où parfois une certaine confusion dans la littérature floristique [3].

Pour tenter de cerner les hypothèses en présence, nous avons cherché à comprendre comment s'organisait la diversité génétique du groupe de *Ficus carica*. Pour ceci nous avons cherché à reconnaître des populations naturelles de *Ficus carica* sur l'ensemble du pourtour méditerranéen et nous avons analysé la structuration génétique du génome cytoplasmique entre ces populations supposées naturelles [7]. Puis nous nous sommes intéressés à la répartition de la diversité génétique nucléaire supposée neutre entre *Ficus carica* cultivé, *Ficus carica* supposé sauvage, des populations sauvages de *F. carica colchica* forme supposée proche de *F. carica carica* (ou mise en synonymie) et des populations sauvages de la forme que nous appellerons par la suite *F. palmata rupestris* (forme turque classée dans les flores comme une sous-espèce de *Ficus carica*, mais qui nous semble morphologiquement faire partie de *Ficus palmata*) et une série d'échantillons d'herbiers rattachés au groupe *F. palmata*.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons recherché les populations naturelles pour établir l'habitat naturel dans une série de pays et plus particulièrement la France, le Maroc et la Turquie. De plus, nous avons comparé qualitativement nos observations *in situ* de la forme *F. carica carica* (sur l'ensemble de son aire du pourtour méditerranéen), de la forme bien plus localisée *F. c. colchica* en bordure de mer Noire en Turquie et de *F. palmata rupestris* dans les régions kurdes de Turquie pour obtenir une image de la variabilité morphologique intra-individu, intra-populationnelle et inter- régionale.

Nous avons observé et photographié tous les échantillons des herbiers de Montpellier (université de Montpellier II), Paris (Muséum national d'histoire naturelle) et Kornik (Institut de dendrologie, Pologne) identifiés comme appartenant aux formes rattachées par Corner [4] à *Ficus palmata*.

Nous avons analysé une série d'individus à l'aide de dix des marqueurs microsatellites que nous avons développés ([6] et GenBank accessions AY300016-AY300019) et de deux marqueurs non encore publiés (TO6A12 TO6O8), développés sur *Ficus sycomorus* et qui nous ont été communiqués par Sophia Ahmad (université de Leeds). Nous avons utilisé les protocoles de Khadari *et al.* [6].

L'analyse à l'aide de ces marqueurs a porté sur des échantillons frais de *Ficus carica carica* cultivé et sauvage du pourtour méditerranéen, de *F. carica colchica* et *F. palmata rupestris*. Elle a également porté sur les échantillons d'herbier dont la plupart datait du XIX^{e} siècle. Les effectifs analysés à partir de matériel frais ont été de 29 *F. palmata rupestris*, 30 *F. c. colchica*, 31 *F. c. carica* cultivés, 150 *F. c. carica* sauvages (Ouest méditerranéen 124, Est méditerranéen 26). Les individus d'origine sauvage provenaient de France continentale, Corse, Baléares, Maroc, Syrie, Turquie. Les cultivars provenaient d'Algérie, du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles, d'Italie, de Croatie, d'Albanie, de Turquie et d'Israël.

Le stade actuel d'avancement de relecture des résultats ne permet pas de certifier que des allèles différant seulement par une ou deux paires de bases sont réellement différents. Nous avons donc choisi d'effectuer une analyse préliminaire simple en indiquant des nombres d'allèles totaux qui sont encore une approximation, mais également des nombres d'allèles diagnostiques différant par au moins trois bases de l'allèle le plus similaire du groupe d'individus comparés. Dans ce contexte, et surtout pour les échantillons d'herbier, nous n'avons fait aucune analyse quantitative de type populationnelle.

Pour mémoire, pour établir la phylogéographie de *F. carica carica*, des prélèvements réalisés sur quinze populations (63 figuiers), supposées naturelles et échantillonnées sur le pourtour méditerranéen, ont été analysés pour le polymorphisme de l'ADN mitochondrial révélé par la technique RFLP [7].

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Lors de nos différentes prospections, nous avons noté que les figuiers spontanés poussent systématiquement dans les rochers, généralement au bord de rivières, dans des vallées à pentes très fortes mais pas trop encaissées, c'est-à-dire sur des pentes bien éclairées mais peu arborées. Cette topographie est particulièrement fréquente dans les zones de plateaux calcaires. Nous avons constaté que le figuier occupait ce type d'habitat dans bien des régions méditerranéennes : sud de la France, Corse, Catalogne, nord du Maroc, Italie, Grèce, Israël, Syrie et sud ouest de la Turquie. La situation écologique semble être différente au bord de la mer Noire. En effet, les populations de *Ficus c. colchica* se trouvent sur des falaises au bord de la mer sous un climat humide, peu gélif et présentant un substrat acide, comme attesté par la culture du théier et du noisetier ainsi que par la présence de rhododendrons. Cependant, nous avons noté que la présence du figuier est conditionnée par une pente de falaise suffisamment forte pour empêcher l'installation d'un véritable couvert forestier. Malgré les différences écologiques, il s'agit du même style d'habitat que celui des autres régions. En revanche, nous avons constaté l'absence de ce type de milieux dans la région d'Izmir en Turquie et notamment au sud d'Izmir dans les vallées des méandres (Menderes), c'est à dire dans la zone de culture commerciale la plus ancienne connue, l'ancienne Carie qui a donné son nom à l'espèce [3].

Ficus p. rupestris est présent dans le sud est de la Turquie dans le même type d'habitat que *F. c. carica*, mais dans des paysages apparemment bien plus arides et gélifs qui ne semblent pas permettre l'établissement de *Ficus c. carica* à partir de semis, et où des pentes moins fortes permettent le maintien d'un habitat ouvert.

Nous avons noté que la forme de croissance de *F. c. colchica* est clairement différente de celle de *Ficus c. carica*, présentant des rameaux plus fins et de grandes feuilles moins épaisses, et ce même en milieu ouvert, montrant des adaptations manifestes à des situations plus humides et moins ensoleillées que *Ficus c. carica*. Néanmoins, *F. c. colchica* est très nettement la forme morphologiquement la plus proche de *F. c. carica*. *Ficus p. rupestris* se présente sous forme de petits buissons, à port souvent prostré, à petites feuilles. Aussi bien les formes *colchica* que *rupestris* présentent essentiellement des feuilles entières à bordures dentelées. Toutefois, on observe souvent sur les plantes quelques feuilles ou quelques rameaux portant des feuilles lobées. De plus, chez ces deux formes on observe des

individus, appartenant manifestement aux mêmes populations et présentant des feuilles très fortement lobées. Ainsi si les populations des différentes formes donnent une image très différenciée, des échantillons d'herbiers ponctuels pourraient donner une image assez confuse. De façon intéressante, nous avons observé en Turquie, à de nombreuses reprises, des variétés cultivées présentant des feuilles entières alors que ce type de variété est presque absent de l'ouest du bassin méditerranéen.

L'examen des échantillons d'herbier complété par l'analyse des descriptions dans différentes flores permet de distinguer globalement une série de groupes de formes non méditerranéennes :

1. des formes similaires au figuier méditerranéen mais présentant un aspect étiolé et qui sont observées au nord de la Turquie (mer Noire, *Ficus colchica* Grossh) et au nord de l'Iran (mer Caspienne, *Ficus hyrcanica* Grossh) ; c'est ce que nous avons appelé *F. carica colchica* ;
2. des formes arbustives à feuilles très découpées et dentelées en Iran (*F. carica* var. *johannis* Boiss. = *F. geraniifolia* Miq. ; *F. longestipitata* Bornm., *F. persica*) et en Afghanistan (*F. afghanistanica)* ;
3. des formes à feuilles généralement entières à trilobées et dentelées, parmi lesquelles la forme d'Éryhtrée, Éthiopie et Yémen reconnue comme *Ficus palmata* Forsk (= *F. pseudo-carica* Miq., *F. morifolia* Forsk., *F. Forskhali*, *F. pseudo-sycomorus* Decne), la forme du désert du Sinaï (*Ficus sinaïca*), la forme *F. p. rupestris*, similaire à la précédente et à distribution assez large (sud-est de la Turquie, désert syrien le long de l'Euphrate, nord de l'Iraq, ouest et sud-ouest de l'Iran) et finalement la forme présente au pied de l'Himalaya côté Pakistan et Inde connue comme *F. virgata.*

Cependant dans les catégories 2) et 3), la notion de feuilles entières ou de feuilles découpées doit être relativisée. Il existe très vraisemblablement dans toutes les populations à la fois des individus à feuilles très découpées et des individus à feuilles entières. En revanche, la fréquence relative de ces types de feuilles semble varier géographiquement. Ceci amène parfois les botanistes à assigner les individus d'une même population à des espèces différentes selon que les feuilles sont lobées ou non.

Nos résultats génétiques à l'aide des marqueurs microsatellites (tabl. I) montrent que les allèles observés chez la forme *F. carica carica* sont tous présents chez *F. palmata rupestris* mais qu'en revanche la forme *F. p. rupestris* présente de nombreux (34 !) allèles diagnostiques, absents chez *F. c. carica.*

Tableau I : Nombre d'allèles et nombre d'allèles spécifiques chez les trois formes étudiées de *Ficus carica*.

Locus	F. p. rupestris	F. c. colchica	*F. c. carica*
MFC1	11 (4) 2	5 (1) 0	11 (5) 0
MFC2	17 (10) 7	7 (3) 0	8 (2) 0
MFC3	19 (15) **9**	6 (1) 0	9 (5) 0
MFC4	8 (4) 1	4 (2) 0	6 (2) 0
MFC7	9 (4) 1	4 (0) 0	5 (1) 0
MFC8	9 (5) 4	2 (0) 0	5 (1) 0
MFC9	12 (4) 2	7 (0) 0	11 (2) 0
MFC10	10 (3) 0	4 (1) 0	6 (0) 0
MFC11	9 (4) 2	5 (0) 0	10 (3) 0
MFC12	8 (2) 2	5 (1) 0	5 (0) 0
TO6A12	9 (4) 1	5 (1) 1	8 (3) 0
TO6D08	7 (4) **3**	2 (0) 0	3 (0) 0
Total	128 (63) **34**	56 (10) 1	87 (24) 0

La notation X (Y) Z se réfère à X nombre total d'allèles, Y nombre total d'allèles spécifiques (non observé dans les deux autres formes) et Z nombre d'allèles spécifiques différant de ceux des autres formes par au moins 3 bases ; Z est indiqué en gras quand il est supérieur à zéro. Effectifs : *F. p. rupestris* 29, *F. c. colchica* 30, *F. c. c.* cultivé 31, sauvage 150 (O 124, E 26). Origine sauvage : France continentale, Corse , Baléares, Maroc, Syrie, Turquie. Origine cultivé : Algérie, CBNMP, Italie, Croatie, Albanie, Turquie, Israël. On constate le grand nombre d'allèles et d'allèles spécifiques chez *F. p. rupestris* par rapport à *F. c. carica* et l'absence totale d'allèles réellement spécifiques chez *F. c. carica* malgré le fort échantillonnage.

Ce résultat est d'autant plus surprenant que seuls 29 échantillons de *F. p. rupestris* provenant d'une zone restreinte ont été analysés contre 181 échantillons de *F. c. carica* provenant de l'ensemble du pourtour méditerranéen. La forme *F. c. colchica* montre essentiellement des allèles également présents chez *F. c. carica*, mais elle présente également deux allèles (à 2 locus) en commun seulement avec *F. p. rupestris* et très divergents de ceux de *F. c. carica* et un allèle diagnostique. Nous pouvons interpréter ces observations selon le scénario que *F. carica* serait en fait un isolat suffisamment récent à partir de *F. p. rupestris* pour que l'on observe une réduction de la diversité allélique. La similitude des allèles présents chez *F. c. carica* et *F. c. colchica* ajoutée à la présence de quelques allèles supplémentaires de *F. p. rupestris* dans la forme *colchica* suggère que *F. c. colchica* fait partie du même isolat originel que *F. c. carica* mais qu'il en a été rapidement séparé et n'a donc pas conservé exactement la même gamme d'allèles.

Les deux locus présentant le plus d'allèles diagnostiques chez *F. p. rupestris* et non chez *Ficus carica* sont MFC3 et TO6DO8. Pour MFC3 15 sur 29 des *F. p. rupestris* analysés présentent au moins un allèle jamais observé chez *F. carica*. Pour TO6DO8, 8 sur 29 *F. p. rupestris* analysés présentent au moins un allèle jamais observé chez *F. carica*. Lorsqu'on

associe ces deux marqueurs, 19 individus de *F. p. rupestris* sur 29 présentent au moins un allèle jamais observé chez *F. carica*. Ainsi, l'utilisation de ces deux locus pourrait permettre de distinguer, à partir de peu d'individus, les populations à rattacher à *F. carica* des populations à rattacher à *F. palmata*.

Tableau II : Analyse par marqueurs microsatellites d'échantillons d'herbier de différentes formes rattachées à *F. palmata*, selon leur origine géographique.

	# individus avec un allèle diagnostique *rupestris* / # individus totaux	
	Locus MFC3	Locus TO6DO8
Sinaï (Égypte)	0/4	0/4 (3/4)
Éthiopie-Yémen	7/8	6/7
Kurdistan	2/4	2/4
Sud de l'Iran	2/2	0/2
Pakistan-Inde	2/8	8/10 (10/10)
Afghanistan	2/3	1/3 (2/3)
Total	16/29	17/31 (24/31)

Nous avons indiqué le nombre d'individus présentant au moins un allèle diagnostique de *F. c. rupestris* au locus et le nombre total d'individus pour lesquels au moins un des deux allèles présent au locus a pu être amplifié. Entre parenthèses nous avons indiqué le nombre d'individus présentant au moins un allèle non observé chez *F. c. carica*. Dans tous les cas, nous n'avons retenu comme diagnostiques que des allèles différant de ceux de *F. c. carica* par au moins trois bases et généralement bien plus.

Nous sommes parvenus à amplifier au moins l'un de ces locus pour environ la moitié des échantillons d'herbier. Pour 27 échantillons les deux locus ont été amplifiés, pour 2, seulement le locus MFC3 et pour 4, seulement le locus TO6DO8. Les résultats par locus et par origine géographique sont présentés dans le tableau II. Globalement les différentes formes présentent les mêmes allèles que *F. palmata rupestris* suggérant fortement qu'il s'agit d'une seule et même espèce montrent cependant une certaine diversification géographique. Seuls les échantillons en provenance du Sinaï semblent plus nettement séparés des autres. Nous regrouperons donc tous ces échantillons au sein de l'espèce *F. palmata*. En combinant les deux locus, on constate que 26 échantillons sur 33 présentent au moins un allèle non observé chez *F. carica*. Parmi les 7 échantillons pour lesquels nous n'avons pas de marqueurs permettant d'exclure que ce sont des *F. carica*, 3 correspondent à des échantillons d'herbier de *F. p. rupestris* (sur les 5 analysés) et un quatrième, d'Afghanistan, correspond probablement en fait à un *F. carica* cultivé. Il semble donc que la forme *rupestris* de *F. palmata* pourrait être la plus proche de *F. carica* parmi les différentes formes de *F. palmata*. Ceci est assez cohérent car c'est également la forme de *F. palmata* dont l'aire de distribution est la plus proche de la zone bioclimatique favorable à *F.*

carica et c'est la forme localisée géographiquement le plus près de *F. c. colchica*. De toute évidence, ces résultats préliminaires et tendances observées devront être confirmés lors de la poursuite des travaux.

Nous pouvons donc proposer à ce stade, comme hypothèse de travail, que *F. carica* dérive de la forme *rupestris* de *F. palmata*. La question qui se pose devient alors : quel est l'âge de l'entité *F. carica* ? La réduction de la diversité allélique aux locus microsatellites et l'absence d'apparition d'allèles nouveaux suggèrent une origine très récente. De plus, une liaison avec la forme *rupestris* est parfaitement compatible avec les dernières hypothèses qui proposent que *F. carica* ait été domestiqué en Syrie (Willcox, pers. com.). Cependant, ceci est en contradiction avec la présence de fossiles de *F. carica* datant de 100 000 ans à Montpellier [1], accompagnés d'une flore [8] correspondant à l'habitat actuel de *Ficus carica* et non à celui de *Ficus palmata*.

Tableau III : Nombre d'allèles chez *F. carica carica* aux différents locus microsatellites.

Locus	*F. c. carica*	Cultivé	Sauvage	Sauvage ouest	Sauvage est
MFC1	11	6	10	10	6
MFC2	**8**	4	**8**	8	6
MFC3	**9**	5	**9**	8	5
MFC4	**6**	2	**6**	5	3
MFC7	**5**	**5**	**5**	5	4
MFC8	**5**	2	**5**	2	4
MFC9	11	6	10	9	7
MFC10	**6**	**6**	**6**	6	6
MFC11	10	6	9	9	5
MFC12	**5**	3	**5**	5	4
TO6A12	**8**	5	**8**	8	5
TO6O8	**3**	2	**3**	3	2
Total	87	52	84	78	57

On constate que seuls deux allèles observés chez les cultivars n'ont pas été obtenus dans les populations spontanées, alors que 35 allèles obtenus dans les populations spontanées sont absents chez les cultivars. On remarque également que la diversité génétique dans l'Ouest méditerranéen semble élevée.

Si *F. carica* était la forme domestiquée de *F. palmata* et si la domestication avait eu lieu dans l'Est méditerranéen, alors on s'attendrait à un appauvrissement génétique de l'Est vers l'Ouest méditerranéen et à ce que les populations « sauvages », constituées d'échappés de cultures, présentent ce même patron de variation et soient génétiquement encore moins diversifiées que le compartiment cultivé. Nos résultats préliminaires sur les marqueurs microsatellites suggèrent que ce n'est pas le cas (tabl. III). On constate que l'essentiel de la diversité génétique aux locus étudiés est

présent dans le compartiment sauvage de l'Ouest méditerranéen. Ceci n'est pas en faveur d'une colonisation récente du bassin méditerranéen à la faveur de l'expansion de la culture du figuier et suggère bien plus l'existence de véritables populations sauvages précédant la domestication de l'espèce. Là encore, cependant, le déséquilibre des effectifs obligera à une analyse quantitative sérieuse lorsque tous les résultats auront été affinés pour les allèles de tailles similaires, mais il serait assez surprenant que les tendance indiquées ici ne soient pas confirmées.

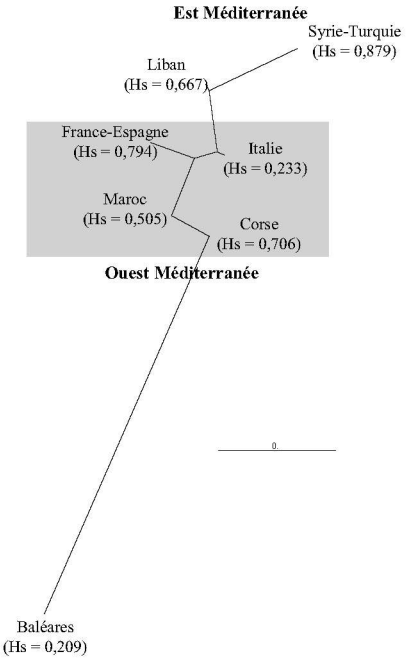


Figure 1 : Regroupements entre populations spontanées de *Ficus carica carica* selon leur génome cytoplasmique. Phénogramme obtenu par « neighbor joining » en utilisant comme distance 1-l'identité génétique entre populations [7].

Les marqueurs mitochondriaux donnent le même message de différentiation ancienne (fig. 1). On constate en effet une différentiation géographique marquée est-ouest des mitotypes avec une très forte originalité des Baléares. C'est le patron attendu dans le cas d'une colonisation du bassin méditerranéen précédant les dernières glaciations avec persistance de refuges aux deux extrémités de la Méditerranée pendant les glaciations. La distribution observée des marqueurs mitochondriaux n'est pas compatible avec l'hypothèse que *Ficus carica* serait la forme domestiquée de *Ficus palmata*.

4. CONCLUSION

À partir de l'ensemble de nos résultats, il nous semble pouvoir proposer en tant qu'hypothèse de travail, une interprétation globale sur l'origine du figuier *Ficus carica*.

Tout d'abord, du point de vue technique, nous avons sélectionné des marqueurs microsatellites pour qu'ils présentent un nombre raisonnable de bandes et pour leur portabilité au sein du complexe d'espèces gravitant autour de *Ficus carica*. Ceci semble avoir eu pour conséquence que nous avons obtenu des marqueurs à évolution très lente par rapport aux microsatellites classiquement utilisés. Par opposition nous avons choisi, parmi les marqueurs cytoplasmiques, des marqueurs à évolution plutôt rapide, dans le but de faciliter la mise en évidence d'une structuration géographique un peu fine. Ces choix techniques expliqueraient pourquoi nous n'obtenons pas le résultat classique où les marqueurs microsatellites fournissent une information moins profonde dans le temps que les marqueurs cytoplasmiques.

Dans ce contexte, *F. palmata* constituerait une espèce s'étendant de l'Éthiopie à l'Inde avec une différentiation géographique morphologique et génétique clairement perceptible, mais une écologie relativement homogène. Une étude plus complète sera nécessaire pour détecter si la variation est clinale ou s'il existe des discontinuités, c'est-à-dire si des sous-entités bien définies (espèces ou sous-espèces) peuvent être reconnues.

F. carica se serait différenciée à partir de la forme *rupestris* de *F. palmata*, dans l'extrême Est du bassin méditerranéen, développant une écologie assez divergente qui lui a permis de coloniser d'une part le pourtour méditerranéen (*F. c. carica*), d'autre part la rive sud-est de la mer Noire (*F. c. colchica*) et, au-delà, la bordure de la mer Caspienne. La colonisation de la Méditerranée par *F. c. carica* serait suffisamment ancienne pour avoir permis la différentiation cytoplasmique entre l'Ouest et l'Est méditerranéen et aurait précédé les dernières glaciations.

En termes écologiques, *F. carica* serait donc une espèce valide, très clairement dissociée de l'ensemble des formes que l'on peut rattacher à *F. palmata*. Au sein de l'espèce *F. carica*, *F. c. colchica* serait le groupe frère de *F. c. carica*. Cependant dans une perspective cladistique, reconnaître l'espèce *F. carica* revient à considérer *F. palmata* comme polyphylétique. Pour de nombreuses raisons d'ordre pratique, nous sommes en faveur du maintien de l'utilisation des deux noms, *F. carica*

et *F. palmata*. En tout état de cause, nous disposons aujourd'hui des données permettant d'aborder l'étude de la domestication du figuier en disposant d'un groupe externe bien identifié.

RÉFÉRENCES

[1] Ambert P., Quinif Y., Roiron P., Arthuis R., Les travertins de la vallée du Lez (Montpellier, sud de la France). Datations $^{230}TH/^{234}U$ et environnements pléistocènes, C. R. Acad. Sci. Paris, série II a, 321(1995) 667-674.

[2] Berg C.C., Wiebes, J.T., African fig trees and fig wasps,Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., afd. Natk., 2nde reeks, 89 (1992) 1-298.

[3] Condit I.J., The fig, Waltham, Mass. USA, 1947, 217 p.

[4] Corner E.J.H., Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia, with keys to identification, The Gardens' Bulletin, Singapore, 21 (1965) 1-186.

[5] Jousselin E., Rasplus J-Y., Kjellberg F., Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*, Evolution 57 (2003) 1255-1269.

[6] Khadari B., Hochu I., Santoni S., Kjellberg F., Identification and characterisation of microsatellite loci in the common fig (*Ficus carica* L.) and representative species of genus *Ficus*, Mol. Ecol. Notes 1 (2001) 191-193.

[7] Khadari B., Grout C., Santoni S., Kjellberg F., Contrasting genetic diversity and differentiation among Mediterranean populations of *Ficus carica* L. : a study using mtDNA RFLP, Genetic resources and crop evolution 52 (2005) 97-109.

[8] Saporta G. de, La flore des tufs quaternaires en Provence, comptes rendus de la 33^{e} session du congrès scientifique de France, typographie Remondet-Aubin, Aix (1867) pp 1-33.

[9] Saporta G. de, Sur le climat présumé de l'époque quaternaire dans l'Europe centrale, d'après les indices tirés de l'observation des plantes, Intern. congrès d'antrop. et d'arch. préhistor. Compt. rend. 7^{e} session, Stockholm, 1874, 1 (1876) 80-109.

[10] Zohary D., Hopf M.. Domestication of plants in the old world. The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile valley. Third edition, Clarendon press, Oxford, 2000.