



Année : 2012



ECOLE DOCTORALE

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences et Environnement

Thèse en co-tutelle

Présentée pour obtenir le grade de :

DOCTEUR

Spécialité

Evolution – Ecologie – Ressources Génétiques – Paléontologie

Hicham HAOUANE

**Origines, domestication et diversification variétale chez
l'olivier (*Olea europaea* L.) à l'ouest de la Méditerranée**

Soutenue publiquement le 22 décembre 2012

Jury :

M. Mohammed ATER	Professeur, Univ. Abdelmalek Essaâdi, Tétouan	Président
M. Guillaume BESNRAD	Chargé de recherche, CNRS Toulouse	Rapporteur
M. Abdelhamid EL MOUSADIK	Professeur, Univ. Ibnou Zohr, Agadir	Rapporteur
M. Abdelkrim FILALI-MALTOUF	Professeur, Univ. Mohammed V, Rabat	Examineur
Mme Yildiz AUMEERUDDY-THOMAS	Directeur de recherche, CNRS Montpellier	Examinatrice
M. Cherkaoui EL MODAFAR	Professeur, Univ. Cadi Ayyad, Marrakech	Directeur de thèse
M. Bouchaib KHADARI	Chercheur associé, INRA Montpellier	Directeur de thèse

Remerciements

Et voilà quatre ans de ma vie qui viennent de s'écouler. Il est difficile de nommer et remercier tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réussite de mon travail de thèse. Je vais donc essayer de n'oublier personne.

Tout d'abord, je tiens à remercier M. Guillaume Besnard (CNRS, Toulouse) et M. Abdel Hamid El Moussadik (Université d'Agadir) pour avoir accepté le travail de rapporteur. Je remercie également les autres membres de jury: M. Abdel Karim-Maltouf El Fillali (Université de Rabat) et M. Mohamed Ater (Université Tétouan).

Faisons ensuite les choses dans l'ordre.

Je remercie très sincèrement Bouchaib Khadari, mon directeur de thèse, pour m'avoir fait confiance en m'acceptant en thèse, ensuite pour m'avoir accompagné et supporté pendant ces quatre années. Cette thèse n'aurait pas vu le jour sans son implication, son soutien et sans les efforts qu'il a déployés pour avoir un cadre de travail confortable. Je te remercie, Bouchaib, pour ton encadrement et ton implication pleine dans le travail.

Je tiens à remercier également Yildiz Aumerreudy-Thomas d'avoir accepté de codiriger ce travail de thèse et de m'avoir accueilli au sein de l'équipe Interactions Bioculturelles (UMR CEFE). Merci, Yildiz, pour tes précieux conseils et pour l'intérêt que t'a porté à mes travaux de thèse. Je te remercie également pour tes encouragements et ton encadrement dans les travaux ethnobiologiques.

J'exprime mes sincères remerciements à M. El Modafar Cherkaoui, mon directeur de thèse au Maroc, pour m'avoir accepté au sein de son équipe et pour son accompagnement pendant cette thèse. Je vous remercie aussi pour les efforts déployés dans la mise en place de la thèse cotutelle et la bourse Avernoès.

Je tiens à remercier Mme Evelyne Costes pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe Architecture et fonctionnement des espèces fruitières (AFEF), merci pour son accueil et ses encouragements.

Je remercie également Anne Céline Thuillet, Frédéric Austerlitz, Frédéric Terral, Jean-Louis Noyer, Finn Kjelberg et bien sur Hélène Joly pour avoir participé à mes comités de thèse. Je les remercie tous pour leur gentillesse et leur implication dans le travail.

Je tiens à remercier Sylvain Santoni pour m'avoir accueilli au sein de l'Atelier de Marquage Moléculaire (AMM), merci pour tes discussions fructueuses, ta disponibilité et tes conseils pour réaliser mes analyses moléculaires.

Je n'oublierai pas bien sur Christine Tollon et Murielle Latreille qui m'ont énormément aidé dans les grosses séries de génotypage. Je remercie tous les membres de l'AMM pour leur gentillesse et la confiance qu'ils m'ont accordées.

Je tiens à remercier également Laila Essalouh pour son encouragement continu, ses conseils et son aide dans le génotypage et le complément de données en urgence.

Comment oublier Abdelmadjid Moukhli qui m'a tout appris sur le phénotypage des oliviers et qui m'a fait courir dans les villages et les vergers à la recherche des oliviers. Je te remercie Majid pour les discussions sur le paradoxe de la Picholine marocaine. Merci également pour ta gentillesse, ta disponibilité et ton implication dans mes travaux de thèse.

Mes remerciements vont aussi à M. Ahmed Oukabli (INRA Meknès) pour son implication dans le premier échantillonnage de la collection OWGB Marrakech.

J'aimerais remercier également le doctorant Ahmed El Bakkali, chargé de recherche à l'INRA Meknès pour son aide dans le génotypage, son soutien et pour notre entente et notre collaboration fructueuse.

Merci à tous les doctorants et post doctorants que j'ai rencontrés au CIRAD avec qui nous avons partagé des moments d'amitié inoubliables: Inès, pour nos débats passionnés sur la musique (finalement, je finis ma thèse avant que tu te maries !!!) ; Nicolas, pour ton aide et tes encouragements et pour m'avoir fait découvrir l'aïkido. A la plus jeune doctorante, Anaëlle, pour tes encouragements et ton soutien. A Amal, pour tes encouragements et ton soutien. Aux nouvelles de l'équipe : Alix et Céline pour leur gentillesse et leur sympathie. Je n'oublie pas non plus les brésiliens Gustavo et Juliano. Le docteur sérieux Baptiste et le post doctorant Liqi qui m'a appris quelques mots chinois. Je vous aime tous !!!

Merci également aux membres de l'équipe Architecture et fonctionnement des espèces fruitières (AFEF) avec qui j'ai pu partager un an et demi; Jean-Jacques, Pierre-Eric, Jean-Luc, Jean-Michel, Véronique, Patricia, Sandy et Dominique. Je n'oublierai pas les cafés du matin avec Gilbert et mes plaisanteries avec Sébastien. Merci Véronique pour ta gentillesse et ta disponibilité.

Remerciements

J'aimerais remercier également tous les amis que j'ai rencontrés pendant mon séjour à Montpellier : Kader et sa femme Khadija, El Haj Hamdaoui, Saïd, Abdellatif, Saber, Karim et d'autres...

Je remercie vivement Murielle Portefaix pour sa gentillesse, ses encouragements quand je passe par des phases de doute. Merci pour ton aide dans la dernière ligne droite de la thèse.

Merci à tout le personnel du domaine expérimental de Tessaout (INRA Marrakech), pour leur aide et leur accueil durant la collecte des variétés de la collection.

Bien sûr je n'oublie pas ma famille, qui m'a toujours beaucoup soutenu et m'a donné le courage de continuer quand je n'avais pas le moral. Je remercie en particulier ma grande mère et ma mère qui m'ont donné beaucoup d'amour et surtout leurs prières.

Enfin, je me dois de rendre hommage aux paysans marocains. Tous ont gentiment accepté de collaborer avec moi, passant parfois des heures à répondre à mes questions et n'hésitant jamais à me fournir le matériel végétal nécessaire à ce travail.

Merci à vous tous !!!

Table de Matières

Remerciements	1
Résumé	10
Abstract	11
Préambule	12
Introduction générale	14
 CHAPITRE I : Etat des connaissances, question de recherche et modèle d'étude	
I. Etat des connaissances	18
I.1. Domestication : aperçu.....	18
I.2. Définition de la domestication : vers une approche multidisciplinaire.....	19
I.3. Domestication chez les espèces cultivées et tentative de définition de la domestication chez les espèces fruitières.....	20
I.4. Histoire de la domestication des plantes cultivées : approche archéologique.....	21
I.5. Centres de diversité vs. centre de domestication.....	22
I.6. Origines uniques versus origines multiples.....	25
I.7. Transition rapide versus domestication longue.....	26
I.8. Les forces évolutives associées à la domestication et les conséquences.....	29
I.8.1. Syndrome de domestication.....	29
I.8.2. Perte de diversité associée à la domestication : goulot d'étranglement.....	33
I.8.3. Diffusion (flux de gènes, diversification, relation sauvage cultivées).....	33
I.9. Modèle d'étude : les espèces fruitières pérennes.....	34
I.9.1. Évolution des espèces fruitières pérennes et syndrome de domestication.....	34
I.9.2. Goulot d'étranglement chez les espèces fruitières pérennes.....	37
I.10. Les origines géographiques des espèces fruitières pérennes.....	37
I.11. Flux de gènes entre les espèces fruitières pérennes et leurs parents sauvages.....	38
II. Domestication continu : cas des plantes cultivées à reproduction asexuée ou multipliées par clonage	39
III. Les pratiques humaines et les processus de diversification	42
III.1. Les ressources biologiques à conserver : de quoi parle t-on ?.....	44
III.2. La variété, unité minimale de perception de la diversité.....	45
III.3. Relations entre représentations et pratiques autour de la diversité variétale.....	48
III.4. Processus à l'origine d'une diversité dynamique.....	50
III.4.1. La sélection sur la base des caractères agronomiques et adaptatifs.....	50
III.4.2. La diversité d'usages.....	51
III.4.3. La curiosité et le goût vis à vis de nouvelles variétés.....	52
IV. Cadre biogéographique de l'étude	53
IV.1. La Méditerranée, un carrefour d'échanges au niveau des sociétés humaines et au niveau biologique.....	53
V.2. Processus de domestication, le cas méditerranéen.....	55
V.3. L'olivier, un arbre et une espèce emblématique de la Méditerranée.....	57
V.3.1. Biologie de l'espèce.....	57
V.3.2. Ecologie et répartition géographique.....	59

V.3.3. Exigences agro-écologiques	59
V.3.4. Importance socio-économique	61
V.3.4. Importance socio-économique	62
V.4. La domestication de l'olivier: état des connaissances.....	62
V.4.1. Travaux soutenant une domestication multi-locale de l'olivier.....	63
V.4.1.1. Données anthracologiques et morphométriques.....	63
V.4.1.2. Données génétiques.....	64
V.5. Diversité variétale de l'olivier	65
V.6. Caractérisation des ressources	67
V.7. Caractérisation du polymorphisme des génomes cytoplasmiques.....	68
V. Questions de recherche et objectifs de l'étude.....	72
V.1. Questions de recherche	72
V.2. Démarches et objectifs : vers une approche multidisciplinaire	74
CHAPITRE II : Comment les paysans traitent la diversité variétale de l'olivier dans les agroécosystèmes traditionnels marocains ?	
I. Introduction	78
I.1. L'agrobiodiversité arborée : un sujet peu abordé ?.....	78
I.2. La diversité variétale de l'olivier au Maroc, une situation particulière.....	80
I.3. Questions de recherche.....	82
I.4. Objectifs et démarche.....	82
II. Matériels et méthodes.....	84
II.1. Zone d'études et groupes socioculturels.....	84
II.2. Choix et échantillonnage des sites.....	85
II.2.1. Présentation des agro-écosystèmes où l'olivier est cultivé	85
II.2.1.1. Les agro-écosystèmes du nord du Maroc.....	87
II.2.1.2. Les agro-écosystèmes du centre-sud marocain.....	87
II.2.1.3. L'étude à l'échelle globale au Maroc.....	88
II.3. Dispositif d'enquête et choix des informateurs dans les sites d'étude	89
II.4. Etudes de cas localisés.....	89
II.4.1. Le site de Chrafate.....	90
II.4.2. Le site de Demnate.....	90
I.5. Types de données recueillies	93
II.6. Matériel végétal, stratégie d'échantillonnage.....	95
II.7. Analyse des données.....	95
II.7.1. Développement d'une base de données ethnobiologiques géo-référencées.....	95
II.7.2. Système de nomenclatures et classification des variétés d'oliviers.....	96
II.7.2.1. l'analyse qualitative des nomenclatures et les critères d'identification.....	96
II.7.2.2. Traitement des données et analyse qualitative	96
II.7.2.3. L'analyse qualitative des liens entre les variétés et les critères associés	97
II.7.3. L'Analyse Multiple de Correspondance (AMC)	97
II.7.4. Analyses génétiques.....	98
II.7.4.1. Caractérisation des types d'olivier en utilisant les marqueurs microsatellites	98
II.7.4.2. Analyses de la diversité	98
III. Résultats.....	99
III.1. Nomenclature de l'olivier et liens à la diversité génétique.....	99

<i>III.2. Analyses des synonymies et des homonymies.....</i>	<i>101</i>
<i>III.3. Procédés de dénomination et étude de la nomenclature.....</i>	<i>108</i>
III.3.1. Structure et signification des noms de l'olivier et de ses variantes.....	109
III.3.1.1. Les termes unitaires ou simples motivés ou non motivés.....	109
III.3.1.2. Les noms binaires ou composés et leur signification	112
<i>III.4. Les éléments de discours sur les usages et les pratiques</i>	<i>113</i>
<i>III.5. Traitement de la diversité à l'échelle locale, étude de cas</i>	<i>115</i>
III.5. 1. Étude ethnobiologique locale, cas de Chrafate.....	115
III.5.1.1. Présentation de l'agro-écosystème	115
III.5.1.2. Dénominations et classifications.....	116
III.5.1.3. Relations entre nomenclatures, types d'oliviers et diversité génétique.....	116
III.5.2. Étude ethnobiologique locale, cas de Demnate.....	119
III.5.2.1. Présentation de l'agro-écosystème dans son ensemble	119
III.5.2.2. Dénominations et classification locales.....	120
III.5.3. Conclusion des deux études de cas.....	124
<i>III.6. Réseaux d'éléments d'identification, de qualification et de classifications des variétés: analyse du discours (Netdraw).</i>	<i>115</i>
<i>III.7. Analyse multiple de correspondances (AMC) des types d'oliviers et les critères associés.</i>	<i>132</i>
<i>III.8. Classification des oliviers.....</i>	<i>135</i>
III.8. 1. Classification en relation avec le système de nomenclature.	135
III.8.2. Les catégories nommées chez l'olivier au Maroc	135
III.8.3. Les catégories Beldi et Roumi, nomenclature et classifications.....	137
<i>III.9. Discussion.....</i>	<i>141</i>
III.9.1. Diversité nommée versus diversité génétique.....	141
III.9.1.1. Représentativité de la diversité des oliviers au Maroc	141
III.9.1.2. Faible ratio entre nombres de types d'oliviers nommés et de génotypes.....	142
III.9.1.3. Une différence de diversité nommée et génétique entre le nord et le centre-sud.....	145
III.9.2. Les différences de diversité entre le nord et le centre-sud : pratiques paysannes ou facteurs biologiques ?.....	147
III.9.2.1. Facteurs biologiques et pratiques paysannes.....	148
III.9.2.2. Facteurs historiques et économiques.....	151
III.9.3. Relations entre classification paysanne et classification génétique.....	152
III.9.3.1. Les catégories nommées chez l'olivier au Maroc.....	152
III.9.3.2. L'analyse du système de classification.....	154
III.9.4. Système de classification et critères associés.....	155
III.9.5. Des catégories englobantes à contours flous	157
III.9.5.1. Les catégories Zeitoun (cloné) versus Berri (semis)	158
III.9.5.2. Les catégories Beldi-Roumi	159
III.9.5.3. Les catégories d'usages Meslala.....	160
III.9.5.4. Catégories englobantes à contours flous comme facteur de diversification variétale.....	160
IV. Conclusion	163
 CHAPITRE III: Origines des variétés d'oliviers et processus de diversification à l'ouest de la Méditerranée	
I. Introduction	166
<i>I.1. Contexte scientifique</i>	<i>166</i>
<i>I.2. Démarche.....</i>	<i>166</i>

II. Matériel et méthodes.....	168
II.1. Matériel végétal, stratégie d'échantillonnage.....	168
II.2. Aperçu sur l'histoire de l'établissement de la collection OWGB Marrakech.....	169
II.3. Protocole et procédure de géotypage.....	170
II.4. Méthodes d'analyses.....	173
II.4.1. Calcul des paramètres de diversité génétique.....	173
II.4.2. Analyse de la structure génétique des populations.....	173
II.4.2.1. Analyses multivariées.....	173
II.4.2.2. Principe de l'AFC.....	173
II.4.2.3. Approche bayésienne.....	175
II.4.2.4. Principe de l'approche bayésienne.....	175
II.4.2.5. Hypothèses du modèle.....	176
II.4.2.6. Modèles et paramètres.....	176
II.4.3. Test de scénarii évolutifs par l'approche ABC (Approximate Bayesian Computation).....	177
II.4.3.1. Principe de l'approche ABC.....	177
III. Domestication et diversification des variétés locales au Maroc.....	178
III.1. Contexte de l'étude.....	178
III.1.1. Importance de l'olivier au Maroc.....	178
III.1.2. La diversité génétique de l'olivier cultivé au Maroc.....	179
III.1.3. Question de recherche.....	181
III.2. Résultats.....	182
III.2.2. Diversité génétique.....	182
III.2.3. Différenciation génétique.....	182
III.2.4. Structure génétique des oliviers marocains.....	185
III.2.4.1. Analyse multivariée.....	185
III.2.4.2. Approche bayésienne.....	185
III.2.5. Polymorphisme chloroplastique chez les oliviers cultivés au Maroc.....	187
III.3. Discussion.....	189
IV. Caractérisation génétique de la collection variétale mondiale OWGB Marrakech.	
IV.1. Caractérisation des accessions de la collection OWGB Marrakech.....	190
IV.2. Structure génétique de l'olivier cultivé méditerranéen.....	192
IV.3. Polymorphisme de l'ADNc au sein des oliviers cultivés méditerranéens.....	192
IV.4. Les variétés méditerranéennes en collection OWGB Marrakech représentent-elles la diversité de l'olivier cultivé en Méditerranée ?.....	193
V. Positionnement des oliviers marocains in situ par rapport à la collection Mondiale OWGB Marrakech.....	193
V.1. Résultats.....	195
V.1.1. Diversité génétique.....	195
V.1.2. Relations génétiques entre les oliviers marocains et les accessions de la collection.....	195
V.1.3. Structuration de la diversité des oliviers marocains par rapport à la collection Méditerranéenne OWGB Marrakech.....	199
V.1.3.1. Analyse factorielle de correspondance (AFC).....	199
V.1.3.2. Approche Bayésienne.....	201
VI. Relations génétiques entre les oléastres et les cultivés méditerranéens.....	203
VI.1. Analyse des populations d'oléastres.....	205
VI.1.1. Distribution des trois lignées maternelles chez les populations d'oléastres.....	205

VI.1.2. Structure génétique des oléastres	207
VI.1.2.1. Analyse multi-variable (PCoa).....	207
VI.1.2.2. Approche bayésienne	209
VI.1.3. Différentiation génétique entre les populations d'oléastres	209
VI.2. Etudes des relations génétiques entre les oléastres et les oliviers cultivés	212
VI.2.1. Diversité entre les oléastres et les oliviers cultivés.....	212
VI.2.2. Etude de la structure génétique des variétés et des oléastres.....	213
VI.2.2.1. Analyses multivariées	213
VI.2.2.2. Approche Bayésienne.....	215
VI.3. Réduction de la diversité génétique entre les populations d'oléastres et les variétés cultivées	217
VI.3.1. Réduction de la diversité basée sur la structure génétique et la géographie	219
VI.3.2. Comparaison de la réduction de la diversité en se basant sur les taux d'assignation estimée par STRUCTURE (K=4; Figure 51).	222
VI.4. Test de scénarii évolutifs chez l'olivier méditerranéen par l'approche ABC	223
VI.4.1. Constructions des scénarii possibles et sélection du scénario le plus probable.	223
VI.4.2. Démarche de l'approche ABC à l'aide du programme DIYABC.....	224
VI.4.3. Paramètres génétiques utilisés	224
VI.4.3. Validation du scénario proposé	227
VII. Discussion	229
<i>VII.1. processus de domestication à l'ouest de la Méditerranée: une question centrale pour comprendre les origines des oliviers cultivés.</i>	<i>229</i>
<i>VII.2. Mise en évidence d'une domestication multilocale.....</i>	<i>230</i>
<i>VII.3. Structuration des variétés cultivées en 3 pools génétiques.....</i>	<i>231</i>
<i>VII.4. Relations entre sauvages et cultivés.....</i>	<i>233</i>
<i>VII.5. L'approche ABC: un outil informatif pour clarifier les origines de l'olivier cultivé.</i>	<i>234</i>
Chapitre IV. Discussion générale.....	236
<i>I.1. Pertinence des questions de recherche, des méthodologies et des approches utilisées et les limites associées.....</i>	<i>237</i>
I.1.1. Rappel du contexte.....	237
I.1.2. Méthodologie d'échantillonnage	239
I.1.3. L'outil moléculaire.....	241
I.1.3.1. les microsatellites.....	241
I.1.3.2. les marqueurs chloroplastiques	241
I.1.4. limites de l'outil moléculaire.....	242
I.1.4.1. Limites des microsatellites nucléaires	242
I.1.4.2. Limites des marqueurs chloroplastiques.....	242
I.1.5. Approches adoptées: atouts et limites.....	243
<i>I.2. Validation des résultats obtenus et pertinence du croisement entre la génétique et l'ethnobiologie.....</i>	<i>245</i>
I.2.1. Croisement entre approche génétique et ethnobiologique.....	245
I.2.2. Limites et difficultés du croisement entre deux champs disciplinaires.....	246
<i>I.3. Principaux résultats de la thèse.....</i>	<i>247</i>
I.3.1. Acquis scientifiques	247
I.3.1.1. Domestication primaire versus secondaire à l'ouest: diffusion et introgression..	247
I.3.1.2. Système de reproduction: sexualité versus clonalité.....	248

I.3.1.3. Processus de classification favorisant la diversification	248
I.3.2. les retombées appliquées	250
I.3.2.1. Conservation des ressources génétiques de l'olivier	250
I.3.2.2. Conservation ex situ des ressources génétiques de l'olivier cultivé.....	251
I.3.2.3. Conservation des ressources génétiques sauvages	252
Conclusion générale	254
Références bibliographiques	255
<i>Annexe 1</i>	
<i>Annexe 2</i>	
<i>Annexe 3</i>	

Origines, domestication et diversification variétale chez l'olivier (*Olea europaea* L.) à l'ouest de la Méditerranée

-Résumé-

Les oliviers cultivés et leurs parents sauvages, les oléastres, représentent deux variétés botaniques de l'espèce *Olea europaea subsp. var. europaea* et *var. sylvestris*, respectivement. Les études génétiques et archéobotaniques antérieures montrent l'existence de populations d'oléastres dans l'est et l'ouest du bassin méditerranéen avant le néolithique. La domestication de l'olivier aurait eu lieu dans au moins une de ces deux zones. Néanmoins, la lignée maternelle qui caractérise les oléastres de l'est de la Méditerranée est majoritaire au sein des variétés méditerranéennes. Une telle signature génétique est probablement le résultat de migrations humaines essentiellement d'est en ouest. En dépit de ces travaux, les origines et les processus de diversification à l'ouest de la méditerranée demeurent méconnus. L'objectif de cette thèse est d'étudier les origines et les processus de diversification chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée. Deux hypothèses sont formulées: (i) une co-existence entre variétés sélectionnées localement et des variétés introduites à partir de l'est de la Méditerranée et maintenues par clonage, (ii) une sélection à partir des formes de l'est introgressées par les populations locales à l'ouest de la Méditerranée.

Dans une première partie, nous avons examiné les processus de diversification par une analyse des pratiques paysannes à une échelle localisée et dans une zone d'extrême diffusion, le Maroc. Il s'agissait de comprendre comment les paysans traitent la diversité variétale dans un contexte fortement impacté par une seule variété, la Picholine marocaine. Sur la base d'enquêtes semi-dirigées menées auprès des paysans dans les agro-écosystèmes traditionnels et selon une approche d'ethnobiologie, nous avons mis en évidence l'importance des logiques de classification locales qui sont reliées aux usages, à l'origine, à l'âge, au degré de conservation de l'huile, aux méthodes de propagation etc. et de l'impact de ces logiques sur le traitement, le maintien et la gestion de la diversité variétale. Nos résultats montrent la présence d'un système de dénomination basée sur des catégories englobantes où les types d'oliviers sont regroupés sous des noms génériques en fonction des critères socioculturels et techniques plutôt que sur des critères morphologiques. Nous avons montré que ces catégories sont définies par des contours permissifs permettant aux types d'oliviers d'être classés dans plusieurs catégories. Nous soutenons l'hypothèse selon laquelle ce système de classification permet de maintenir la diversité et constitue une force motrice pour la diversification variétale dans ces agro-écosystèmes caractérisés par une faible diversité variétale.

Dans une seconde partie, nous avons examiné les processus de diversification variétale par une approche basée sur la phylogéographie à l'échelle de la Méditerranée. Les analyses génétiques des variétés méditerranéennes d'olivier basées sur l'utilisation des marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques selon une approche bayésienne montrent une structure génétique est-ouest. La plupart des variétés de l'ouest de la méditerranée ont une lignée maternelle de l'est mais un génome nucléaire proche du "pool" génétique de l'ouest de la Méditerranée, ce qui indique une sélection à partir des formes de l'est introgressées par le "pool" génétique ouest. Nos résultats suggèrent en outre que la sélection des oliviers à partir d'arbres issus de graines, est un processus continu qui a été présent des les premières étapes de domestication jusqu'à nos jours. Nos analyses sur les pratiques paysannes montrent que l'oléastre issu de graines fait partie intégrante de l'agro-écosystème et fait l'objet de sélection et d'usage (greffage sur oléastre, utilisation de l'huile d'oléastre), ce qui plaide en faveur de l'hypothèse de l'introgession. En adoptant l'approche ABC (Approximative Bayesian Computation), nous montrons que le scénario basé sur l'introgession des oliviers de l'est par les oléastres de l'ouest est le plus probable.

Nous proposons un nouvel éclairage sur les processus de domestication à l'ouest de la Méditerranée en croisant les analyses des pratiques paysannes à celles de la phylogéographie de l'olivier dans le bassin méditerranéen. Nous discutons ces résultats vis-à-vis des approches de conservation *ex-situ* versus *in-situ* et en rapport avec les questions soulevées par l'évolution de la diversité des plantes impliquant la multiplication végétative et la reproduction sexuée.

Mots clés : *Olea europaea*, diversification, introgession, SSR, polymorphisme chloroplastique, pratiques paysannes.

Origins, domestication and varietal diversification in Olive (*Olea europaea* L.) in the western Mediterranean areas

-Abstract-

Olive varieties and their wild relatives known as oleasters) represent two botanical varieties of *Olea europaea* subsp. *europaea*, respectively var. *europaea* and var. *sylvestris*. Archaeobotanical and genetic studies showed the occurrence of oleasters populations in east and west Mediterranean areas before the Neolithic. These studies show that domestication of the olive tree has taken place at least in these two areas. However, the maternal lineage based on the polymorphism of chloroplast DNA that characterizes the eastern Mediterranean oleasters predominates among Mediterranean olive varieties. Such a genetic signature is probably the diffusion of olive during successive human civilizations mainly from east to west.

Nevertheless, the origins and processes of olive diversification in the western Mediterranean still remain unclear from the point of view of biological processes and human practices involved. The objective of this thesis is to study the origins and processes of olive diversification in the western Mediterranean areas. Two assumptions are considered: (i) a co-existence between locally selected and introduced olive varieties from the eastern Mediterranean and maintained by clonal propagation, (ii) a selection from the eastern olive varieties and their introgression by local populations of the western Mediterranean pool.

Firstly, we examined the processes of olive diversification through analysis of farming practices on a localized scale and in an area of extreme diffusion, in Morocco at national and regional levels. Our aim is to understand how farmers treat the olive varietal diversity in a highly impacted context by a single variety, the '*Picholine marocaine*'. Based on semi-structured surveys conducted with farmers in traditional agro-ecosystems and using an ethnobiological approach, we highlighted the importance of local classification logics which relate to use, origin, age, oil conservation, propagation methods, ...) in the treatment, maintenance and management of the varietal diversity.

Our results show the presence of a naming system based on inclusive categories that incorporate olive types grouped under generic names based on cultural and technical criteria and sometimes morphological criteria. Analysis of relationship between ethnobiological classification and genetic classification highlights the importance of these generic names which include close varieties showing farmers capacity to integrate genetic mutational events in their naming system. We have shown that these categories are defined by permissive contours allowing the olive types to be classified in several categories. We support the hypothesis that this classification system helps to maintain diversity and is a driving force for varietal diversification in these agro-ecosystems characterized by a low diversity of olive trees.

Secondly, we examined olive varietal diversification process by an approach based on a phylogeographic study at a Mediterranean scale. Genetic analyses of Mediterranean olive varieties based on the nuclear and chloroplast microsatellites markers and using a Bayesian approach show an east-west genetic structure. Most of western olive varieties have a maternal lineage of oleasters from Eastern Mediterranean, but a nuclear genome close to the gene pool of western Mediterranean, indicating a selection from the eastern forms that were introgressed by the western Mediterranean gene pool and suggesting that selection from seedling has not ceased in the early stages of domestication.

Our analyses on the farmers' practices show that oleasters from seedling is an integral part of the agroecosystems and are subject to selection and use (grafting, use of oleaster oil), which argue in favor of the introgression hypothesis. By adopting the ABC approach (Approximate Computation Bayesienne), we show that the scenario based on the introgression of olive varieties of the east by the western oleasters is the most likely scenario.

We enrich the knowledge about the domestication process in the western Mediterranean by crossing analysis of farmers' practices and phylogeographic study of olive trees in the Mediterranean basin. Results were discussed with respect to *ex-situ* versus *in-situ* conservation and with the questions related to the evolution of plant diversity involving clonal and sexual propagation.

Keywords: *Olea europaea*, diversification, introgression, SSR, DNA chloroplast polymorphism, farmer's practices, vernacular classification and nomenclature.

Préambule

Cette thèse, en cotutelle entre Montpellier SupAgro, Ecole Doctorale SIBAGHE, et l'Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences et Techniques Guéliz-Marrakech, a été réalisée entre 2009 et 2012 principalement au sein de l'équipe AFEF, UMR AGAP, pour la partie génétique et au sein de l'équipe Interactions bioculturelles (UMR CEFE) pour la partie ethnobiologie. Elle a été codirigée par Bouchaib Khadari (INRA Montpellier, UMR AGAP) et Yildiz Aumeeruddy-Thomas (CNRS Montpellier, UMR CEFE) du côté français, et par Cherkaoui El Modafar (Université cadi Ayyad Marrakech) du côté marocain. Par ailleurs, elle a été financée par les programmes suivants : Bourse Erasmus-Averroès (Union Européenne), FruitMed N° 0901-007 (Fondation Agropolis) PRAD 08-01 et Volubilis MA-08-197 (Coopération Franco-marocaine).

Les travaux génétiques ont été réalisés dans l'Atelier de Marquage Moléculaire (INRA Montpellier, UMR AGAP) sous la responsabilité de Sylvain Santoni et avec l'assistance technique au laboratoire Christine Tollon et de Murielle Latreille. La caractérisation de la collection mondiale de l'olivier *ex situ* OWGB Marrakech dans le cadre d'une collaboration entre l'INRA Montpellier et l'INRA Maroc, en particulier avec l'aide et le soutien d'Abdelmajid Moukhli (INRA Marrakech) et Ahmed Oukabli (INRA Meknès).

Les travaux de prospections des oliviers sauvages et cultivés au Maroc ont été menés avec l'aide et le soutien d'Abdelmajid Moukhli (INRA Marrakech). L'échantillonnage des oléastres méditerranéens a été réalisé grâce à l'aide de partenaires et avec le soutien de FruitMed N° 0901-007. Les travaux d'enquêtes ethnobiologiques ont été réalisés sous l'encadrement de Yildiz Aumeeruddy-Thomas et Bouchaib Khadari. Sur le terrain, les compétences d'Abdelmajid Moukhli ont été fort utiles pour identifier les sites d'études en ethnobiologie et repérer les oliviers.

Introduction générale



Introduction générale

Un processus essentiel dans l'histoire des sociétés a été le passage d'une économie de prédation (chasse, cueillette, pêche) à une économie fondée sur la domestication consciente de certaines plantes et certains animaux à des fins d'augmentation des productions (Diamond et al., 2002 ; Zeder et al., 2006). Ce passage dans les modes d'existences des sociétés a conduit à une transformation progressive des espèces et de leur environnement. Les raisons pour lesquelles, nos ancêtres ont adopté ce système de vie suscitent des débats passionnés (Willcox, 2007). Les premières civilisations agraires reposent principalement sur la culture des céréales (le blé et l'orge), apparue d'abord au Moyen-Orient, et qui ont rapidement diffusé en Asie occidentale, en Egypte et en Europe (Wadley et Martin, 1993). Quant à la culture des arbres fruitiers, elle semble avoir commencé trois mille ans après, encore au Moyen-Orient, et les légumes et d'autres cultures ont suivi (Zohary and Hopf 2000). Les foyers mentionnés ne sont certainement pas les seuls. Mais pour les autres lieux, il est difficile de savoir quelle a été la part de la diffusion et celle de la sélection proprement locale (Diamond et al., 2002). Les principales questions relatives à l'évolution et les processus de domestication sous-jacents portent sur les quatre points suivants:

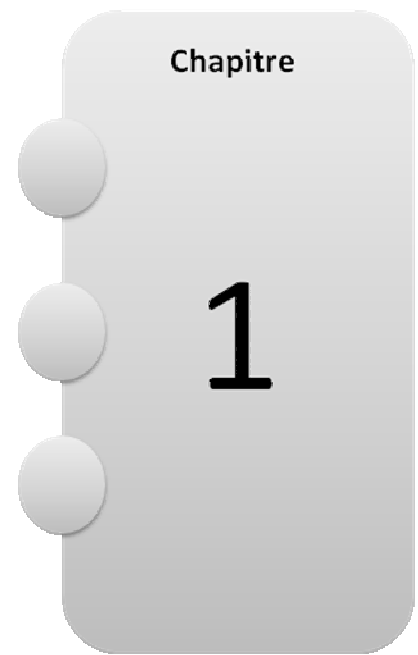
1. L'identité et l'origine géographique des ancêtres sauvages des espèces domestiquées (Diamond et al., 2002).
2. La nature des changements génétiques (Purugganan et Fuller, 2009) et les conséquences sur les patterns de diversité génétique des espèces domestiquées (Allaby et al., 2008 ; Doebley et al., 2006).
3. La vitesse et les modes de domestication (transition rapide *versus* domestication longue) (Tenailon et Manicacci, 2011).
4. Les pratiques humaines qui déterminent le passage du sauvage au domestiqué et les processus de diversification des espèces cultivées.

Cette thèse est structurée en quatre chapitres:

- Le premier chapitre présente une introduction générale sur l'état de l'art et le contexte scientifique en vue de faire émerger et préciser le contour des questions de recherche abordées dans cette thèse.

- Le deuxième chapitre expose nos résultats sur le traitement de la diversité variétale de l'olivier par les paysans dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains.
- Le troisième chapitre décrit les résultats obtenus concernant les origines des variétés de l'olivier et examine le processus de diversification de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée.
- Enfin, dans le dernier chapitre, nous présentons une synthèse et une discussion générale des résultats dans le cadre général de l'évolution de la diversité des plantes à multiplication végétative et de la conservation des ressources génétiques.

**Etat des connaissances, question
de recherche et modèle d'étude**



CHAPITRE I : Etat des connaissances, question de recherche et modèle d'étude

I. Etat des connaissances

I.1. Domestication : aperçu

La domestication des plantes en Méditerranée aurait débuté il y a environ 13 000 ans, à la fin du Paléolithique, quand les conditions climatiques très variables ainsi que la disparition de grands mammifères, proies de choix pour la chasse, ont amorcé un changement certaines sociétés humaines qui se seraient alors progressivement transformées de sociétés de chasseurs-cueilleurs en des sociétés agricoles sédentaires (Clement, 1999; Diamond, 2002). Les raisons pour lesquelles, ces sociétés ont adopté ce système de vie suscitent des débats passionnés (Willcox, 2007). Les hypothèses avancées sont très diverses: modifications climatiques, disponibilité de ressources, pression démographique ou raisons socioculturelles...etc. Vraisemblablement, les différentes étapes de la domestication ne se sont pas produites de façon brutale, mais sont le résultat d'un processus évolutif long et graduel (Harlan, 1975), qualifié par certains auteurs comme une étape de pré-domestication (Willcox, 2007) (Voir partie I.7.)

Depuis leur apparition, les sociétés humaines se sont intéressées à sélectionner de façon consciente des caractères d'intérêt parmi les plantes sauvages ou ont transformé leur environnement favorisant l'apparition de plantes ayant des traits adaptées à ces nouvelles conditions du milieu. La domestication a conduit à des changements d'ordre écologiques, biologiques et génétiques donnant lieu en outre à une différenciation morphologique des plantes domestiquées. Ce point a alimenté le débat pour savoir si cette sélection a eu lieu consciemment par les humains ou si c'était un phénomène involontaire en tant que sous-produit de la culture des plantes ou de l'élevage animal (Harlan et al, 1973; Zohary, 2004).

Gepts (2004) a détaillé dans son livre « *Crop domestication as a long-term selection experiment* », les raisons qui privilégient chaque courant. Les partisans de la sélection inconsciente soutiennent que les premiers agriculteurs n'auraient pas pu prévoir ou éventuellement ne se seraient pas mis à sélectionner spécifiquement des changements phénotypiques marqués qui seraient apparues finalement lors de la domestication. Ces raisons présentées ne sont pas très convaincantes, vu qu'il ne semble pas nécessaire de connaître le résultat final pour sélectionner des étapes intermédiaires en fonction des besoins

des hommes. En revanche, les partisans de la sélection consciente soutiennent que les premiers agriculteurs étaient vraiment très bien informés sur leur environnement. Ils étaient bien conscients du cycle de vie et de certaines caractéristiques biologiques des plantes et des animaux qui les entourent, bien avant l'avènement de l'agriculture. Ces idées s'appuient sur les savoir et savoir-faire très élaborés des sociétés de chasseurs cueilleurs d'aujourd'hui étudiés par des ethnoécologues (exemple : Dounias et al. 2007)

I.2. Définition de la domestication : vers une approche multidisciplinaire

Dans la définition étymologique, « Domus » est un terme très ancien et remonte à une étymologie indo-européenne qui désignait la famille ou le foyer (Haudry, 1992). Ceci indique que domestiquer une plante pourrait consister à lui donner un statut domestique, par le biais d'une intégration à l'espace domestique ou à l'espace sous contrôle de l'unité domestique.

Des anthropologues, des botanistes, des archéologues et des généticiens ont centré leurs travaux pour délimiter précisément la notion de "la domestication" des espèces sauvages (Higgs et Jarman, 1972; Harris, 2008; Zeder, 2006). En dépit de la difficulté de proposer une définition qui fait consensus par les différentes disciplines et les approches qui s'intéressent à la question, tous s'accordent sur le fait que la domestication implique une interdépendance accrue entre les hommes et les plantes qu'ils cultivent, et que cela peut être considéré selon Higgs et Jarman (1969), comme un cas de co-évolution symbiotique.

Selon la vision des généticiens, le terme de domestication sous-entend généralement une sélection consciente et récurrente des individus issus de la reproduction sexuée, à travers de nombreux cycles, entraînant des changements génétiques associés à des changements phénotypiques forts, communément appelé "syndrome de domestication". A l'inverse, les anthropologues ont une conception différente du généticien vis-à-vis de la domestication. Selon Zeder et al., (2006), la domestication est une forme unique de mutualisme qui a été développée entre une population d'hommes et une plante cible ou population animale, avec des avantages sélectifs significatifs pour les deux partenaires.

Le degré de domesticité d'une espèce ne se quantifie pas seulement par rapport à la divergence biologique entre le naturel et le cultivé mais également par la façon dont chaque société les perçoit et se les approprie. En particulier l'ethnobiologie considère que l'espèce domestiquée peut coexister sur un territoire agraire avec des individus sauvages et/ou des échappées de culture de la même espèce, une situation observée dans de nombreux agro-

écosystèmes traditionnels favorisant des processus continus de domestication et de différenciation variétale (Aumeeruddy-Thomas, 2010). L'adoption d'une approche multidisciplinaire devrait servir comme modèle pour mieux comprendre les processus et l'histoire de la domestication des plantes cultivées (Zeder et al., 2006).

I.3. Domestication chez les espèces cultivées et tentative de définition de la domestication chez les espèces fruitières.

La domestication des plantes est une sélection de traits qui correspondent aux besoins de l'homme pouvant aboutir à des modifications génétiques. Ce processus a conduit à une série de changements phénotypiques et biologiques remarquables désignés collectivement sous le nom de "syndrome de domestication". Dans des cas de domestication très poussées, les espèces domestiquées vivent dans une relation de dépendance totale à l'égard de l'homme de telle façon qu'elles ne peuvent plus se propager dans la nature (Harlan et al., 1973; Doebley et al., 2006). Mais dans beaucoup de cas, les espèces reviennent à l'état "sauvage", se "feralisent" et reprennent des traits plus proches des parents sauvages que de l'espèce domestiquée (Muller et al., 2001). Pour les plantes, on parle d'échappées de culture ou de formes férales. La domestication est un processus évolutif complexe dans lequel plusieurs caractères tels que la perte de dispersion des graines, l'augmentation de la taille des graines ou des fruits et la maturation synchrone...etc., ont été sélectionnés par les sociétés humaines (Brown et al, 2009; Glémin et Bataillon, 2009).

Les travaux récents archéologiques et génétiques intégrant les avancées sur la génomique des espèces, ont permis d'approfondir notre compréhension de la domestication des plantes en particulier chez les plantes annuelles (Doebley et al, 2006; Zeder et al., 2006 ; Bai et Lindhout, 2007; Burger et al., 2008, Glémin et Bataillon, 2009). Cependant, nous disposons encore de peu de données nous permettant de comprendre les processus en cours concernant la domestication des arbres (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; Zohary, 2004 ; Clément et al, 2010; McKey et al., 2010). En effet, comprendre comment les gènes et les génomes des espèces de grande longévité évoluent, et comment les populations répondent à des pressions de sélection est une question encore peu travaillée. En outre, nous avons très peu de données sur la façon dont les arbres présentant une grande longévité fonctionnent sur une échelle de temps relativement court, comme celui du changement climatique contemporain (Hamrick, 2004; Reusch et Wood, 2007).

1.4. Histoire de la domestication des plantes cultivées : approche archéologique

Dix ans de recherches et de fouilles dans plusieurs parties du Croissant fertile, en particulier dans les régions du Levant, ont permis d'acquérir des données archéologiques remarquablement détaillées renseignant la transition de la cueillette à l'agriculture dans la région du Proche-Orient (Zeder et al., 2011).

Selon Bar-Yosef and Meadow (1995), le marqueur de domestication chez les céréales était le développement d'un rachis dur, un changement dans le mécanisme de dispersion de la plante susceptible de se produire quand les sociétés humaines semaient les grains de céréales récoltées. En revanche, le marqueur de domestication primaire chez les légumineuses était une augmentation de la taille des graines, une réponse aux pressions qui ont permis aux graines semées de germer plus rapidement et d'asphyxier les semences concurrentes (Bar-Yosef and Meadow, 1995). Sur la base de ces critères, la domestication des plantes semble avoir son origine dans le sud du Levant au cours de la période du Néolithique précéramique, environ 11,500-11,000 avant JC (Zeder *et al.*, 2011). Une preuve supplémentaire de l'apparition tardive des céréales morphologiquement domestiquées dans le Proche-Orient est fournie par Tanno et Willcox (2006a), qui montrent l'augmentation progressive de la proportion des morphotypes domestiqués à rachis dur entre le blé et l'orge retrouvés sur les sites du moyen et de la haute-vallée de l'Euphrate (Zeder *et al.*, 2011). De même, Tanno et Willcox (2006b) affirment que le pois chiche (*Cicer sp.*) récupéré à partir de Tel-el-Kerkh (10,200 ans avant JC) dans le nord-ouest de la Syrie représente un stade précoce de la culture de cette plante cultivée et connue du Proche-orient. Bien que ce ne soit pas définitivement des morphotypes domestiqués, le degré élevé de variabilité morphologique des pois chiches de ce site, ainsi que la rareté et la faible densité des peuplements de pois chiches sauvages (qui ne poussent pas dans la région aujourd'hui), suggère à nouveau la transplantation intentionnelle et la culture. Un cas similaire a été observé pour la féverole (*Vicia faba*) récupéré à partir de ce site (Tanno et Willcox, 2006b).

Bien que les informations sur les débuts de la culture des espèces fruitières demeurent incomplètes (Zohary et Spiegel-Roy 1975), des espèces comme le figuier et l'olivier sont connues pour avoir été domestiquées à un stade très précoce (en particulier le figuier, *Ficus carica* L. ; Kislev et al. 2006a) et avaient d'importantes valeurs symboliques et matérielles (Condit, 1947; Roux, 2006). Kislev et al. (2006a) ont interprété la présence de figues parthenocarpiques sur le site de Gugal dans le sud du Levant (environ 11,400-11,200 avant

JC), comme une indication claire d'une sélection humaine de ce type de figes infertiles qui restent sur l'arbre plus longtemps et développent tardivement des fruits plus doux. Cette découverte a été contestée par Lev-Yadun et al 2006 qui notent que la parthénocarpié existe chez les figuiers sauvages femelles (Denham, 2007; Lev-Yadun *et al.*, 2006). Comme la présence de variétés de céréales à rachis dur ou des grosses graines en faibles quantités, leur présence dans un site archéobotaniques ne peut pas être considérée comme une preuve définitive de la domestication.

I.5. Centres de diversité vs. centre de domestication

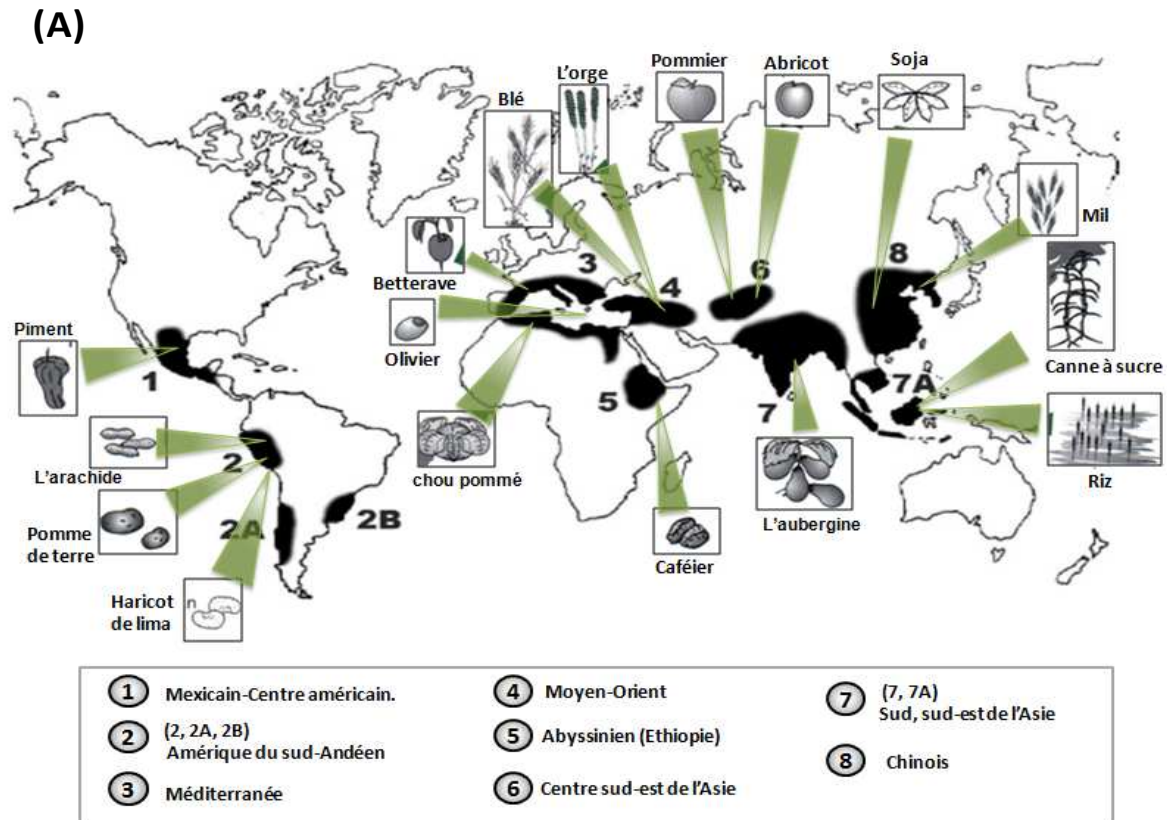
Les origines géographiques des plantes cultivées ont fasciné les botanistes depuis plus d'un siècle, comme par exemple : de Candolle (1886), Harlan (1971) et Smith (1995). Le botaniste, Nikolai Ivanovitch Vavilov (1887-1943), est le premier qui a étudié l'origine et la distribution géographiques des plantes cultivées et qui a parlé de "centres d'origine"¹ des plantes cultivées. Il considérait que les premières étapes, dans la domestication d'une plante, prenaient place au sein d'un centre primaire. Le déplacement des formes domestiquées hors de ces centres est dû aux migrations humaines. Vavilov (1992) admet cependant que la domestication peut avoir lieu loin du centre de diversité primaire. Ce schéma semble caractériser des plantes domestiquées tardivement, pour lesquelles on observe une expansion graduelle des espèces sauvages, dans des zones perturbées par l'activité humaine (Jenkins, 1948).

Selon ce concept, Vavilov a défini huit centres d'origines selon trois principaux critères : une diversité variétale élevée, la co-existence des ancêtres sauvages et de leurs plantes domestiquées, et la longue histoire d'utilisation des plantes (Vavilov, 1926, Vavilov, 1951; Harlan, 1971; Vavilov, 1992 ; Figure 1A). Depuis cette définition, la distribution des origines des plantes cultivées et des espèces sauvages s'est révélée être plus complexe que les centres d'origines proposés. En plus, les plantes ne présentent pas, toutes, une diversité variétale élevée (Harlan et al., 1992). De nombreux travaux archéologiques ont modifié la définition des centres d'origine proposée par Vavilov (1926), révélant des petits centres d'origine indépendants des centres déjà établis. Par exemple, l'Inde qui est considéré précédemment comme un seul centre d'origine, contient en fait cinq centres d'origine

¹ **Centre de diversité** : ce sont des zones géographiques où les espèces végétales cultivées développent pour la première fois leurs caractères distinctifs.

indépendants (Fuller, 2009). D'autres grandes régions sont désormais reconnues comme des domaines importants pour les activités humaines liées à la domestication. On peut citer : l'Océanie (Allaby, 2007), l'Amazonie (Clément et al., 2010), le Nord-est de l'Amérique (Smith, 2006), les deltas des fleuves de l'Afrique occidentale (Harlan, 1971) et la Papouasie Nouvelle Guinée (Parsons, 1998). Par conséquent, étant donné que les centres d'origine sont difficiles à définir et à délimiter, de nombreux auteurs ont privilégié le terme "centre de domestication" pour englober des grands domaines d'activité de domestication. Il s'agit notamment des huit centres d'origines de Vavilov et les quatre centres, plus récemment proposées (Meyer et al., 2012)

Les premiers centres de domestication se situent dans le croissant fertile et en Asie de l'est mais la domestication des plantes s'est faite de façon indépendante et concomitante dans des régions différentes. Des travaux récents basés sur des données archéologiques et génétiques ont pu identifier 24 centre d'origine (Gepts, 2004; Purugganan et Fuller, 2009; Figure 1.B).



(B)



Figure 1. Les centres d'origines des plantes domestiquées ; **A** : les huit centres d'origines proposés par Vavilov (1926) d'après Harlan (1971). Pour chaque région, les principales plantes cultivées caractéristiques sont indiquées. **B**. les vingt quatre centres d'origine proposés par Purugganan et Fuller (2009).

I.6. Origines uniques versus origines multiples

Une espèce cultivée a une "origine unique" quand elle a été domestiquée une seule fois à partir de l'ancêtre sauvage (s), suivie par la diffusion des formes domestiquées. On parle alors d'une origine monophylétique². Les premières études ont suggéré que les plantes ont évolué à partir de populations indigènes qui poussent dans une même région géographique (Vavilov, 1992), et plusieurs plantes à graines correspondent à cette définition, y compris le maïs (Matsuoka et al., 2002), l'engrain (*Triticum monococcum* L.; Heun et al, 1997), le soja (Li et al, 2010), le tournesol (Harter et al., 2004) et le coton (*Gossypium hirsutum* L.; Brubaker et Wendel, 1994). Cependant, un récent travail qui examine les origines des plantes cultivées (Burger et al., 2008), montre que près de la moitié des 22 plantes annuelles pour lesquelles les origines géographiques et génétiques ont été étudiées, ont explicitement de multiples origines géographiques de domestication. Une plante subit de multiples événements de domestication, dénommé "origines multiples", quand la domestication s'est produite indépendamment, de différents individus représentant le même ancêtre (s) sauvage (s) sur le plan taxonomique, dans différents lieux et à différentes époques. Une espèce domestiquée avec des origines multiples peut avoir plusieurs formes avec différents noms communs (par exemple ; Chou-fleur, chou de Chypre ; *Brassica oleracea*). En revanche, différentes espèces qui ont été domestiquées indépendamment à partir de différentes espèces d'ancêtres sauvages peuvent partager un nom commun (par exemple: le riz asiatique et le riz africain ; Vitte et al., 2004), mais sont considérées comme de nombreux événements d'origine unique. Le nombre d'origines est déterminé sur la base de plusieurs sources de données, notamment des données archéologiques, génétiques et linguistiques.

La signature génétique des origines multiples chez certaines espèces cultivées peut être masquée par des goulots d'étranglement historiques, des flux de gènes et des dérives génétiques (Allaby et al., 2008). Les conclusions sont fortement dépendantes de la stratégie d'échantillonnage, de l'abondance et de la qualité des données moléculaires disponibles (Smith, 2006, This et al, 2006; Blackman et al, 2011; Molina et al, 2011).

² Origine monophylétique: Une plante avec une seule origine. Tous les individus sont issus d'un groupe ancestral commun.

I.7. Transition rapide versus domestication longue.

De nombreux travaux ont montré chez plusieurs espèces annuelles et pérennes qu'il y a de multiples événements de domestications qui se sont produites. Ces travaux s'inscrivent dans le cadre d'un débat plus large sur la temporalité de la domestication (Tanno et Willcox, 2006; Allaby et al, 2008; Olsen et Gross, 2008; Ross-Ibarra et Gaut, 2008; Honne et Heun, 2009; Purugganan et Fuller, 2011). Selon le modèle de transition rapide, la domestication est un processus rapide au cours duquel les populations domestiquées sont issues d'une zone ou de plusieurs zones géographiquement proches (Zohary, 1999). En revanche, selon le modèle de la domestication longue, la domestication se déroule sur une longue période durant laquelle les populations domestiquées sont issues de diverses origines géographiques (origine polyphylétique) et avec des événements de domestication séparés et qui sont génétiquement indépendants (Allaby et al., 2008, Tanno et Wilcox 2006b). Ces populations peuvent subir des échanges importants de flux de gènes. L'étude des origines géographiques des espèces fruitières pérennes permet de mettre en lumière ces processus de domestication.

Selon Harris (1989), le processus de domestication peut être divisé en trois étapes: (i) l'approvisionnement ou « l'exploitation » des plantes sauvages (chasse et cueillette), (ii) la mise en culture des plantes sauvages (étape de pré-domestication), et (iii) la fixation du syndrome de domestication (émergence de l'agriculture). C'est cette dernière étape qui a reçu le plus d'attention et qui est généralement considérée comme l'indicateur d'une plante domestiquée. Le taux de transition, temps nécessaire pour domestiquer une plante à partir des plantes est un sujet de débat entre les généticiens et les archéologues (Fuller et al., 2009; Purugganan et Fuller, 2011). Dans certains travaux, on estime le temps nécessaire pour atteindre une domestication à environ 1000 ans chez le blé et l'orge (Hillman et Davies, 1990). Cependant, d'autres auteurs comme Harlan (1975) et Zohary (1989) soutiennent l'idée que la domestication des plantes peut avoir lieu très rapidement. Ainsi, selon Zohary (1989), une fois que la mutation apparaît dans une population en culture, les lignées mutantes pourraient être établies en une vingtaine d'années. Par exemple : Ladizinsky (1987) considère que la domestication des lentilles pourrait avoir eu lieu au cours d'une période d'environ 25 ans.

D'après les expériences de domestication artificielle sous une forte sélection des grains de blé (*Triticum monococcum L.*) et d'orge (*Hordeum vulgare L.*), les caractères de domestication tels que la perte de la dispersion des graines peuvent être sélectionnés au

cours d'une période rapide (environ 20 ans; Hillman et Davis, 1990). Des résultats similaires ont été obtenus sur la base de simulations et d'études théoriques suggérant que la domestication peut effectivement se produire au cours de quelques centaines de générations (Eyre-Walker et al, 1998).

Les récentes découvertes de l'archéologie ont complètement bouleversé notre vision vis-à-vis du processus de domestication conduisant à des nouvelles interprétations concernant les trois étapes de la domestication citées ci-dessus. Des traces d'exploitation des plantes de céréales sauvages dès 23,000 années ont été découvertes, près de 10,000 ans plus tôt qu'on ne le pensait auparavant (Weiss et al., 2004). D'autres preuves montrent que l'étape de la pré-domestication des plantes a été établie à partir de 12 500 BP (Weiss et al., 2006 ; Wilcox et al., 2008), et peut être dès 13,500 ans avant le Dryas récent³ (Wilcox et al., 2009).

Par ailleurs, des preuves archéologiques récentes à partir de différents points du Croissant Fertile montrent un taux très lent dans la transition des formes sauvages aux formes domestiquées, indiquant que l'établissement des caractères de domestication tels que la perte de dispersion, près plus de 1500 ans pour le blé et 2000 ans ou plus pour l'orge (Tanno et Wilcox, 2006; Fuller, 2007). Des délais similaires (1000 à 1500 ans) ont également été proposés pour la domestication du riz asiatique (*Oryza sativa*; Fuller, 2007).

Dans l'étape de la pré-domestication, Willcox (2005) pense qu'il peut y avoir de nombreux débuts de l'agriculture avec des espèces originaires de différentes localités plutôt qu'un seul "paquet néolithique". Même dans la dernière étape du processus de domestication, il a été démontré qu'il était beaucoup plus long qu'on supposait auparavant où un rachis mutant a besoin de plus de 3000 ans pour se fixer dans les populations domestiquées (Tanno et Willcox, 2006b). La montée très lente de l'indéhiscence chez les plantes à graines a été attribuée principalement aux flux de gènes continus entre les populations locales non cultivées et les populations domestiquées puisque les sociétés humaines ont continué également à récolter les graines des plantes sauvages (Wilcox et al., 2008). Ce processus a conduit vraisemblablement à un prolongement de l'étape adaptative de ces plantes cultivées par la co-existence des deux modes de récolte.

³ Le **Dryas récent** ou **Dryas III** est un bref et intense refroidissement qui a duré environ 1 300 ans, après la fin de la Glaciation de Würm.

Encadré (1) – Forces évolutives

Selon les patrons de diversité observés dans une population, on peut distinguer quatre forces évolutives :

Dérive génétique (définition)

Fluctuation des fréquences alléliques d'une génération à l'autre sous l'effet du hasard.

Ces fluctuations sont dues au tirage aléatoire des allèles présents dans la population à une génération donnée pour former une population à la génération suivante. Ces fluctuations peuvent conduire à l'extinction ou au contraire à la fixation d'un allèle dans la population. La dérive va jouer surtout au cours des périodes de faible effectif démographique. Par exemple au cours d'un goulot démographique, une population peut perdre par dérive une grande part de sa diversité allélique.

Sélection (définition)

La sélection naturelle la survie et la reproduction différentielle des individus qui résulte des variations à base génétique. Si ces différences de survie/reproduction sont dues à des différences génétiques hérissables, alors la sélection entraîne une évolution. Elle agit comme un filtre : les allèles qui confèrent un avantage dans un environnement donné augmentent en fréquence, cependant que les allèles délétères diminuent en fréquence.

Migration (définition)

La migration est l'échange des gènes d'une population à une autre, au travers de passages d'individus d'une population à une autre, au travers par exemple de la dispersion du pollen, des graines, ou des échanges par l'homme entre variétés.

Mutation (définition)

La mutation est une reproduction non conforme du matériel hérissitaire, qui introduit de nouveaux allèles dans une population. On peut souligner que c'est la seule force évolutive qui va réellement générer des allèles nouveaux. Une fois cet allèle nouveau généré, il est soumis alors aux forces de dérive et de sélection.

Il est clair que les origines de plantes à graines domestiquées ne constitue pas un seul événement isolé dans le temps, mais il s'agit d'un processus à plusieurs étapes de coexistence prolongées entre les formes sauvages et des formes sélectionnées dont les traits ont surgi de façon séquentielle sur plusieurs milliers d'années pour générer l'assemblage phénotypique qui caractérise les espèces domestiquées actuelles (Weiss et al ., 2006; Purugganan et Fuller, 2009).

I.8. Les forces évolutives associées à la domestication et les conséquences

« *La prise en compte de la variation au cours de la domestication est au cœur de la pensée darwinienne et du concept de sélection naturelle* » (Heams, 2009).

Charles Darwin (1859-1868) s'est largement appuyé sur les résultats de la sélection conduite par l'homme sur les animaux et les plantes domestiquées pour développer sa théorie sur la sélection naturelle. Le premier chapitre de son ouvrage de "*l'origine des espèces*" (1881) a été consacré à l'étude de la variation au sein des espèces domestiquées. Il décrit minutieusement un ensemble de variations qui portent sur la forme, la taille, et d'autres caractères chez le pigeon. Aujourd'hui, il est toujours possible de se livrer à cet exercice et de constater qu'il y a un grand groupe de caractères qui sont touchés au cours de la domestication (regroupés sous le nom de "syndrome de domestication"). Les hypothèses sur les modifications des espèces sous la domestication mettent en jeu, l'ensemble des forces évolutives (cf. encadré 1), mutation, sélection, dérive génétique et migration. Ces forces ont été intimement liées à l'action de l'homme et à l'histoire des sociétés humaines (Rognon et al., 2009). A cet égard, nous présentons quelques aspects concernant les conséquences de la domestication et les forces évolutives mises en jeu.

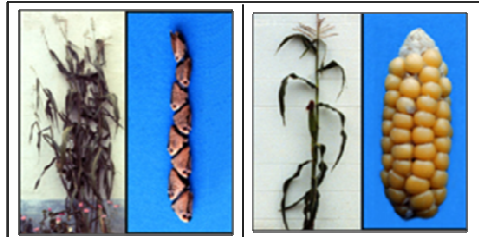
I.8.1. Syndrome de domestication

Le syndrome de domestication se définit comme l'ensemble des caractères qui marquent la divergence d'une plante à partir de son ancêtre sauvage (s) (Harlan, 1971, 1992 ; Hammer, 1984). Il peut inclure une combinaison de plusieurs caractères différents (Figure 1-2), comme la conservation des semences (perte de dispersion), l'augmentation de la taille des fruits ou des graines, des changements dans la ramification et la stature, des changements dans la stratégie de reproduction ou des changements de métabolites secondaires...etc. (Meyer et al., 2012).

Le syndrome de domestication peut évoluer sur des milliers de générations (exemple le blé ; Fuller, 2007). Il peut aussi évoluer dans un court laps de temps, comme dans le cas de plantes domestiquées dans les 100 dernières années ou plus (par exemple : le kiwi (*Actinidia* sp.) et la canneberge (*Canneberge atoca*); Meyer et al., 2012).

- Augmentation de la taille de la plante
- Mécanisme de déhiscence
- Enveloppe protectrice réduit.

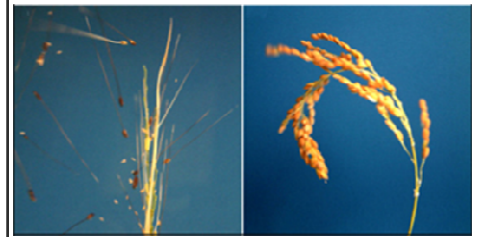
Forme sauvage Forme domestiquée



Téosite

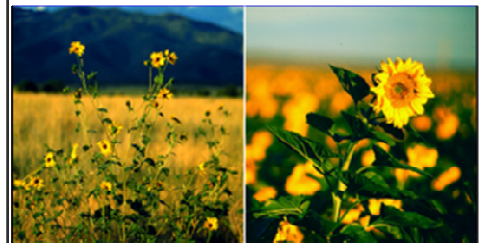
Maïs

- Panicule plus compacte
- Augmentation du nombre de graines
- Perte de la dispersion
- Perte de la dormance



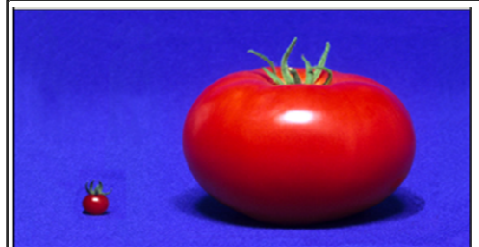
Riz

- Augmentation de la taille de l'inflorescence
- Modification de la ramification (une seule tige)



Tournesol

- Augmentation de la taille du fruit
- Augmentation de la diversité morphologique



Tomate

- Perte de la dispersion du rachis
- Perte de la dormance
- Augmentation de la taille des graines



Blé

Figure 2. Caractères du syndrome de domestication chez quelques plantes cultivées.
D'après une synthèse de Doebley et al., (2006) et Tanno & Wilcox (2006).

Des traits de domestication semblables peuvent se manifester plusieurs fois indépendamment, souvent sous le contrôle de différents gènes. Par exemple, la perte du mécanisme d'éclatement de la dispersion des graines a été soulevée chez de nombreuses plantes, en particulier chez les graminées (Allaby et al, 2008). Chez l'orge, deux événements indépendants de domestication ont ciblé ce trait par le biais de deux gènes différents (Bt1 et Bt2 ; Takahashi, 1955).

Le maïs, le tournesol, le blé et le chou-fleur etc., sont de bons exemples d'espèces qui se sont modifiées au cours de la domestication. Cependant, d'autres cultures, comme le chanvre (*Cannabis sativa*), la carotte (*Daucus carota*) et la laitue (Genre *Lactuca*), ont été peu modifiées par rapport à leurs ancêtres sauvages (Doebley et al., 2006). Ce niveau de domestication semble caractériser les espèces fruitières (voir partie I.9.)

Au cours de la domestication, les fortes pressions de sélection conduisent à des modifications phénotypiques et génétiques importantes, du moins chez les espèces propagées par graines, qui ont subi de nombreux cycles de reproduction/sélection sur de courtes échelles évolutives (Zohary, 2004). Les scénarios de domestication étudiés indiquent que le taux de diversité génétique des plantes cultivées est une fraction variable de la diversité présente initialement dans le pool génétique de l'ancêtre sauvage (Doebley et al., 2006; Glémin et Bataillon, 2008). Cette forte sélection, qui conduit à n'échantillonner pour la culture que quelques individus initialement sauvages, s'accompagne donc de goulots d'étranglement démographiques qui réduisent fortement la diversité génétique des espèces domestiquées par rapport aux espèces sauvages ancestrales (exemple : Buckler et al. 2001; Olsen et Gross, 2008). Au fil du temps, la base génétique des populations cultivées est réduite au fur et à mesure que des individus supérieurs sont propagés de manière sélective, individuellement ou en tant que groupe, donnant des cultivars d'élite (par exemple ; Yamasaki et al, 2005; Hyten et al, 2006).

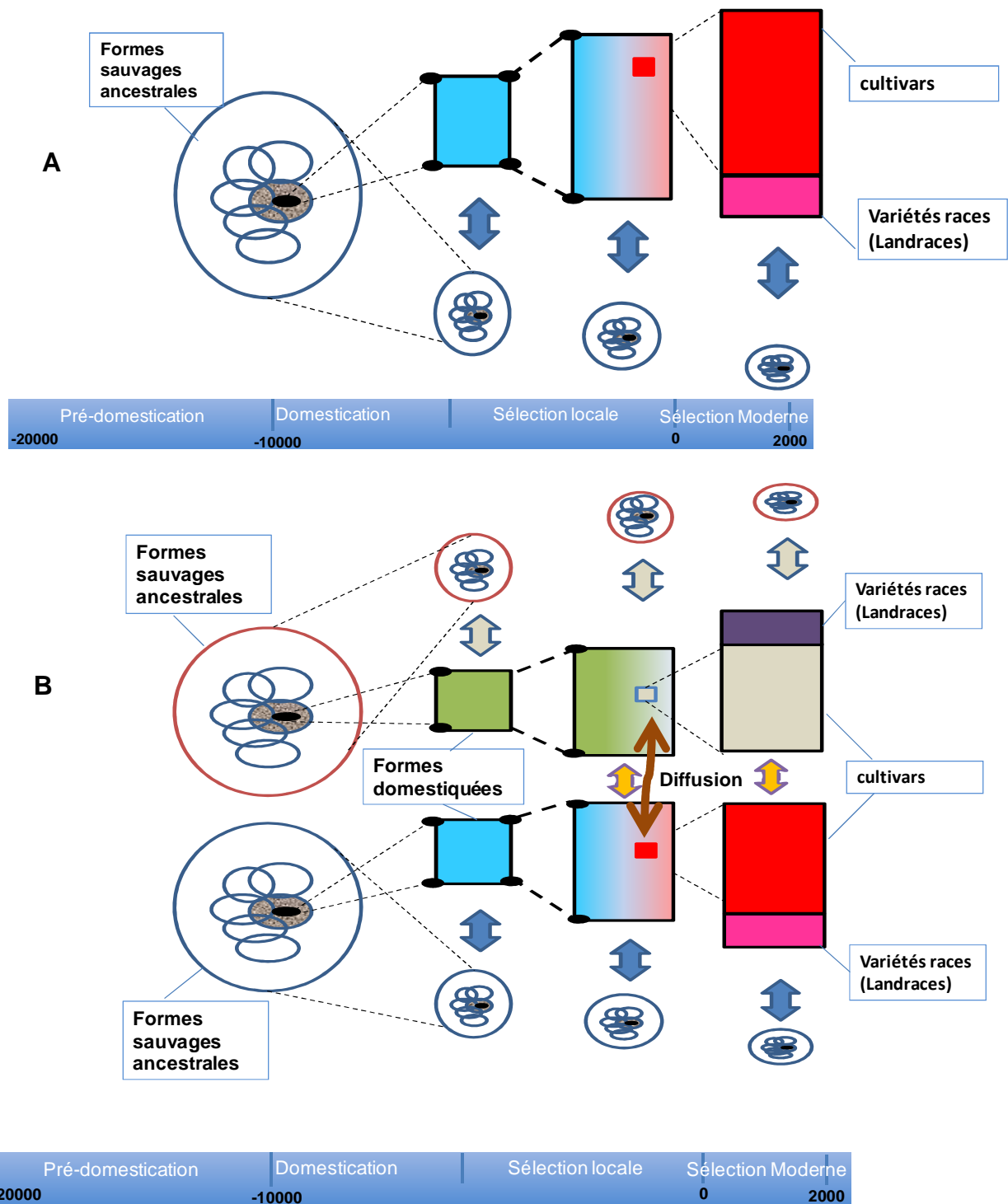


Figure 3. Schéma montrant les grandes lignes de l'évolution chez les plantes domestiquées. (A) plantes à origines uniques. (B) plantes à origines multiples. Synthèse d'après (Glémin & Bataillon, 2009).

I.8.2. Perte de diversité associée à la domestication : goulot d'étranglement

La perte de la diversité liée aux forces évolutives de la domestication (Dérive/sélection/ flux de gènes) n'est pas toujours aussi évidente chez de nombreuses espèces, en particulier chez quelques espèces fruitières pérennes (cf. partie I.9.). Toutefois, une réduction de la diversité génétique très importante a été constaté chez quelques espèces comme l'abricotier (*Prunus armeniaca*), à l'issue de processus de diffusion des formes domestiquées provenant de Chine à travers l'Asie centrale et jusque dans le bassin méditerranéen (Bourgiba et al., 2012).

1.8.3. Diffusion (flux de gènes, diversification, relation sauvage cultivées).

Les premières civilisations en région Méditerranéenne reposent principalement sur la culture des céréales (le blé et l'orge), apparue d'abord au Moyen-Orient, qui s'est rapidement diffusée en Asie occidentale, en Egypte et en Europe (Wadley et Martin, 1993). Quant à la culture des arbres fruitiers, elle semble avoir commencé trois mille ans après, encore au Moyen-Orient, et les légumes et d'autres cultures ont suivi (Zohary, 1986). En effet, les puissantes civilisations de l'est de la méditerranée telles que celles des Phéniciens, des Grecs, puis des Romains, ont probablement eu un fort impact sur l'apport allochtone dans la partie méditerranéenne occidentale (Brun, 2004). Ces déplacements auraient conduit à une modification de la structure génétique des populations locales par le biais de flux de gènes continus entre les formes sauvages et les formes domestiquées locales et introduites.

I.9. Modèle d'étude : les espèces fruitières pérennes

Les plantes pérennes domestiquées et leurs parents sauvages constituent des modèles remarquables pour la compréhension de l'évolution des systèmes biologiques des plantes notamment lorsque la reproduction clonale représente la pratique de reproduction adoptée par les sociétés lors des processus de domestication (Vallejo-Marín et al., 2010). A ce jour, cependant, peu d'analyses comparatives ont été menées (Otero Arnaiz et al., 2003 ; Miller & Gross, 2011). Les espèces pérennes, en particulier les arbres fruitiers montrent une attention croissante en tant que composantes importants de l'agriculture durable. Ils offrent des options prometteuses comme sources de nourriture. Les espèces fruitières pérennes ont été domestiquées dans tous les grands centres d'origine de la domestication et ont répondu à une sélection artificielle comme les espèces annuelles. Nous trouvons par exemple : nouvelles caractéristiques des fruits, des fruits de plus grande taille, des graines plus grosses indéhiscentes qui sont moins toxiques, moins de structures défensives (Miller et Gross, 2011). Ces plantes ont plusieurs caractéristiques qui les distinguent des plantes annuelles et influencent ainsi la façon dont elles ont évolué dans la nature ou à l'état domestiqué, comme la phase juvénile longue et la propagation clonale. Les arbres sont pour la plupart fortement allogames (Hamrick et Godt 1996). Cela justifie l'approche de la multiplication végétative développée par les sociétés humaines car elle constitue le seul moyen de fixer des caractères qui du fait de l'allogamie se recombinaient lors de la multiplication sexuée. Les arbres cultivés connaissent des taux élevés de flux de gènes intra et interspécifique et enfin, ils ont une grande diversité génétique ainsi qu'une structure de populations limitée (Petit et Hampe, 2006; Savolainen *et al.*, 2007; Smith et Donoghue, 2008; Vallejo-Marín *et al.*, 2010).

I.9.1. Évolution des espèces fruitières pérennes et syndrome de domestication

Des travaux récents ont décrit les aspects de l'histoire de la domestication des différentes plantes pérennes. Contrairement aux espèces herbacées, peu d'études ont examiné les processus évolutifs des espèces ligneuses et pérennes, et en particulier, des arbres fruitiers (Zohary & Hopf, 2000 ; Mckey et al., 2010). En effet, chez ces espèces, la distinction entre les populations sauvages et les formes cultivées n'est pas toujours évidente. Chez le figuier par exemple, le seul caractère pouvant être lié à la domestication est la présence de figes d'automne parthenocarpiques (Achtak, 2009). Chez la vigne, la forme cultivée, *Vitis vinifera* L. *vinifera* est hermaphrodite, alors que la forme sauvage, *V. v. silvestris* est généralement dioïque (Lacombe *et al.*, 2003). Chez l'amandier (*Prunus communis*. L),

l'aspect domestique est le caractère de douceur de l'amande qui est déterminé par un seul gène qui comporte un allèle qui code pour le caractère doux et qui est dominant (Delplancke, 2011).

Les plantes pérennes domestiquées sont souvent multipliées par clonage car cette technique permet en outre de diminuer la longévité de la phase juvénile. Ceci tend à diminuer également le nombre de cycles sexuels qui séparent les individus domestiqués de leurs ancêtres sauvages (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; McKey et al., 2010). Sur la base de ces caractéristiques, on peut s'attendre à une faible différenciation génétique et phénotypique entre les formes domestiquées et les populations sauvages chez les espèces pérennes (Zeder et al., 2006; Olsen et Schaal, 2007). La longévité de la phase juvénile chez les espèces pérennes impose des limites sévères sur les efforts de sélection par les agriculteurs qui seraient obligés d'attendre plusieurs années (dans certains cas, des décennies) avant que les fruits puissent être évalués, sélectionnés et cultivés. Les premiers paysans ont évité le défi associé à la durée de la phase juvénile en adoptant la propagation clonale, la principale forme de reproduction dans les cultures fruitières pérennes et une composante clé du syndrome de domestication des espèces pérennes (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; McKey et al., 2010).

Les systèmes biologiques des espèces pérennes dioïques domestiquées ont évolué à partir de la gynodioecie, l'andromonoecie, ou de l'hermaphrodisme, comme par exemple: le papayer ou la vigne. Certaines plantes ont évolué à partir de la reproduction sexuée dans la nature à la production de fruits parthenocarpiques en culture (par exemple: la banane [*Musa L. spp.*], le figuier, le prunier d'Espagne [*Spondias purpurea L.*], le poirier, le pistachier). D'autres espèces pérennes ont évolué vers l'auto-compatibilité à l'état domestiqué (par exemple: l'amandier, la vigne, le prunier ; Tableau 1).

Le taux d'évolution des fruitiers annuels par rapport aux espèces fruitières pérennes est difficile à estimer, mais il est vraisemblable que certaines plantes fruitières pérennes ont réagi aux pressions de sélection des sociétés humaines aussi longtemps que les annuelles (par exemple: le figuier; Kislev et al, 2006a-b, Lev-Yadun et al., 2006), et sur de nombreux aspects, ils ont évolué de façon comparable.

Tableau 1. Comparaison des critères morphologiques végétatifs et reproductifs associés à la domestication (sauvage vs. domestiqué) entre les espèces annuelles et les espèces fruitières pérennes. Des exemples et des citations sont indiqués pour chaque caractère lorsqu'elles sont disponibles, mais ne représentent pas une liste exhaustive. D'après Miller et Gross (2011).

Trait	Sauvage (ancestrale)	Domestiqué (dérivé)	Exemples d'espèces annuelles	Exemples (pérennes)
Système biologique	Allogame	Autogame	Riz (Oka and Morishima 1967) Fève (Zohary and Hopf, 2000)	Amandier (Lopez et al., 2006) ; Vigne (Zohary and Hopf 2000) ; Papaye (Janick and Paull, 2008)
	Dioécie	Gynodioïques, andromonoïque Hermaphrodite		Le poivre noir (Zeven, 1974) Vigne, Caroubier (Zohary and Hopf 2000)
Mode de reproduction	Sexué	asexué via parthenocarpie		Bananier (Heslop-Harisson and Schwarzacher, 2007) Figuier (Kislev et al., 2006a), Pistachier (Polito, 1999)
	Sexué	asexuée via propagation par l'homme (Bouturage, greffage, marcottage)		75% des espèces pérennes cultivées
Fruit	relativement homogène	Augmentation de la taille, la couleur et la forme	Pois chiche (Zohary et Hopf, 2000). Tomate (Bai et Lindhout 2007); Piment (Pickersgill, 1997)	Pommier (Lyle, 2006); Jocote (Miller, 2008)
	Taille réduite	Taille grande	Légumineuses (Zohary et Hopf 2000) Tomate (Bai et Lindhout, 2007)	Olivier, le dattier, la vigne, le grenadier, Le pommier, le prunier (Zohary et Hopf, 2000)
	Faible teneur en huile Déhiscent	Forte teneur en huile Indéhiscent	Légumineuses (Zohary et Hopf 2000)	Olivier (Zohary and Hopf 2000) Kapok (Dick et al., 2007)
Epaisseur de la coque	épais	mince		Noix de pécan, amandier (Browicz et Zohary 1996)
Structure défensives	épines	sans épines	Aubergine (Weese and Bohs, 2010).	Olivier, Prunier (Zohary et Hopf, 2000)
Niveau de ploïdie	Diploïde	Polyploïde	Blé (Zohary et Hopf, 2000); Arachide (Kochert et al., 1996)	Kiwi (Atkinson et al., 1997) L'arbre à pain (Zerega et al, 2004), Griotte (Tavaud et al., 2004).

I.9.2. Goulot d'étranglement chez les espèces fruitières pérennes

Dans cette partie, nous examinons l'effet de la domestication sur la diversité génétique des populations cultivées. Dans une récente revue, les goulots d'étranglement chez les espèces pérennes ont été quantifiés par la comparaison du niveau de diversité génétique entre les populations cultivées et sauvages (Miller et Gross, 2011). Les analyses comparatives menées chez quelques espèces fruitières pérennes par rapport à leurs ancêtres sauvages basées sur des marqueurs codominants (allozymes, microsatellites) révèlent que ces espèces conservent au moins 64.8% et jusqu'à 126.9 % de la variation observée dans les populations sauvages (exemple: noix de Cajou; Rüter et al, 1999, pois doux; Hollingsworth et al., 2005, guaje rouge (*Leucaena esculenta*); Zárate et al, 2005, pommier; Coart et al., 2003, l'olivier ; Lumaret et al., (2004), la vigne (Aradhya et al., 2003). Des résultats similaires ont été obtenus sur la base des marqueurs dominants (AFLP, ISSRs) indiquant 62.5 % à 117.8% de la diversité conservée chez des espèces fruitières pérennes (canneberge, *Castanea sativa* Mill.: Mattioni et al., 2008 ; pommier; Coart et al., 2003, pistachier; Shanjani et al., 2009, prunier d'Espagne; Miller and Schaal, 2006). Ces résultats peuvent être expliqués par des processus de diversification liés à l'existence d'un système complexe intégrant la reproduction sexuée et la propagation clonale (cf. partie II. Domestication continu : cas des plantes cultivées à reproduction asexuée ou multipliées par clonage).

Bien qu'il faudrait prendre en considération la méthode et la taille d'échantillonnage ou les autres facteurs biologiques (exemple : extinction de populations sauvages), ces études ont montré que les espèces fruitières pérennes maintiennent une plus grande proportion de variation génétique totale dans le pool cultivé par rapport aux espèces annuelles (Miller et Gross, 2011).

I.10. Les origines géographiques des espèces fruitières pérennes.

Les origines géographiques des espèces fruitières pérennes ont fait l'objet de nombreuses études (De Candolle, 1886; MacNeish, 1992; Zohary and Hopf, 2000). Suite à la domestication des espèces annuelles, il semblerait que les populations des espèces fruitières domestiquées ont également souvent des origines diffuses contenant des individus issus de multiples zones géographiquement distinctes. En effet, parmi 18 espèces fruitières pérennes avec des données disponibles, seulement 5 espèces ont été confirmées comme ayant une origine unique, tandis que 12 ont des origines multiples (Miller et Gross, 2011).

I.11. Les flux de gènes entre les espèces fruitières pérennes et leurs parents sauvages.

Harlan (1975) a défini le pool génétique primaire comme l'ensemble des formes s'hybridant aisément et dont les descendants sont fertiles. Le pool génétique primaire regroupe les formes cultivées et sauvages apparentées mais aussi les éventuelles formes adventices. En situation de sympatrie, et selon la nature allogame ou autogame de l'espèce cultivée, on s'attend donc à une proportion plus ou moins grande d'hybridations. Ces hybridations contribuent à l'évolution du complexe sauvage/cultivé car des introgressions de caractères sauvages dans les espèces cultivées et réciproquement sont alors possibles.

Par ailleurs, les flux de gènes involontaires entre les populations cultivées et leurs parents sauvages sont reconnus comme un phénomène très commun chez de nombreuses espèces (Ellstrand et al., 1999) et se produisent aussi dans les régions où les espèces cultivées et sauvages se rencontrent naturellement et où les espèces domestiquées ont été mis en contact avec des parents préalablement allopatriques (Mill et Gross, 2011). Ce phénomène est présent même chez des espèces qui se multiplient habituellement par voie asexuée. Des données génétiques attestent la présence du phénomène d'hybridation entre les sauvages et les cultivées pour les deux espèces emblématiques de la méditerranée, l'olivier et la vigne (Besnard et al., 2001a; Breton et al., 2006; Lópes et al., 2009). Pour le cas de la vigne, des travaux génétiques récents indiquent des flux génétiques des espèces cultivées vers les populations sauvages et révèlent ainsi que plusieurs cultivars affichent une appartenance significative de leurs ascendances sauvages (Di Vecchi-Staraz et al., 2009; Lópes et al., 2009; Myles *et al.*, 2011). Ces découvertes soulignent clairement le rôle joué par les progéniteurs sauvages dans la création de nouvelles variétés cultivées. Dans ces cas étudiés, la sélection et le maintien des lignées cultivées mélangées est le produit d'un choix conscient de l'homme (Jarvis et Hodgkin, 1999), et dans ce cas le processus est donc plus contrôlé que dans le cas où les flux de gènes sont naturellement produits.

La possibilité d'hybridation entre des individus férales (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) et des oliviers sauvages [*Olea europaea* subsp. *cuspidata*], a été également rapporté dans une population invasive dans l'est de l'Australie (Besnard et al., 2007). Bien que cette information soit fondée sur un ensemble limité de données, il soulève le rôle de l'hybridation entre le cultivé et le sauvage dans la génération des formes férales,

similaires à ce qui a été montré chez d'autres espèces annuelles (sorgho; Barnaud et al., 2009, riz ; Gross et Olsen, 2009).

II. Domestication continu : cas des plantes cultivées à reproduction asexuée ou multipliées par clonage

La diversité génétique au sein et entre les populations de plantes cultivées résulte d'une combinaison de plusieurs paramètres, la distance géographique, la taille de la population, le mode de reproduction (sexué et asexuée), la biologie de la reproduction (autofécondation ou pollinisation croisée), le mode de dispersion du pollen et des graines, le taux d'échange de flux de gènes avec leurs parents sauvages (Loveless et Hamrick, 1984), mais également et surtout les pratiques humaines qui gèrent et influence cette diversité. Le mode de reproduction semble jouer un rôle majeur dans la détermination du niveau de diversité génétique des plantes cultivées (Darmency, 1997). Selon plusieurs auteurs, les processus de domestication chez les plantes propagées par voie végétative (plantes à tubercules, à cormes ou la plupart des espèces fruitières), diffèrent considérablement de celles des plantes qui se reproduisent par graines.

De nombreux travaux (Zohary, 2004) proposent un scénario très simpliste de la domestication chez les plantes à multiplication clonale car ils considèrent que les hommes auraient prélevé des graines ou des boutures d'un ou de quelques individus de populations sauvages et ont ensuite transféré ces propagules dans des habitats modifiés pour leur mise en culture ; là ces individus sélectionnés auraient été maintenus par propagation clonale. Selon ce scénario, Zohary (2004) propose que la sélection a eu lieu qu'une seule fois sur un seul cycle sexuel. Ensuite il y a eu un isolement des variants favorisés qui auraient été multipliés en un grand nombre d'individus par la propagation clonale.

Un scénario plus réaliste propose que la domestication des plantes à propagation clonale semble avoir été un processus spatialement et temporellement dynamique, où les graines et/ou des boutures sont collectées à partir de différentes populations sauvages géographiquement distinctes au cours de plusieurs centaines ou milliers d'années (Fuller et al., 2009). Selon ce scénario, ces individus ont contribué au "pool" génétique domestiqué soit par les efforts de sélection (consciente) visant des caractères d'intérêt, ou à travers les flux de gènes naturels (inconscientes) vers d'autres individus cultivés.

En raison du mode de reproduction par voie végétative chez ces plantes, on s'attend à une structuration génétique forte entre les variétés. L'idée sous-jacente est que, la domestication s'est appuyée sur une large diversité génétique générée par la reproduction sexuée. Chaque variété aurait été ainsi domestiquée à partir d'un seul génotype, différent d'une variété à l'autre. Selon cette hypothèse, les variétés seraient donc composées d'un seul génotype, à la mutation près, et seraient très différentes génétiquement des autres variétés, car correspondant à des événements différents de reproduction sexuée (Scarcelli et al., 2006). On a longtemps considéré que la seule source de diversité chez les plantes à multiplication végétative était la mutation. Selon Zohary (2004), la domestication des espèces à propagation clonale dépend de la réduction de la fertilité sexuelle et le passage d'un mode de reproduction sexuée chez les populations sauvages à la multiplication végétative sous culture. Ainsi, il soutient l'idée que la domestication des plantes à propagation clonale a consisté en la sélection de quelques individus parmi les populations sauvages en une seule étape. Par conséquent, comme la mutation ne peut créer que des génotypes extrêmement proches génétiquement à partir des génotypes d'origine et en l'absence d'une autre source de régénération de la diversité, cette diversité mise en culture se serait progressivement érodée depuis sa domestication. Les populations multipliées végétativement en culture sont, en outre, plus sujets à accumuler des mutations délétères plus que les populations à reproduction sexuée (McKey et al., 2010). Pourtant, de nombreux travaux ont mis en évidence une très grande diversité génétique chez des plantes cultivées et propagées majoritairement par voie végétative. Une telle diversité est incompatible avec l'érosion attendue de la diversité qui aurait pour seule origine une accumulation de mutations (par exemple : pomme de terre; Brush et al. 1995, patate douce; Zhang et al. 1998, manioc; Elias et al. 2000, taro ; Lakhanpaul et al. 2003, igname; Scarcelli et al., 2006, figuier ; Ahtak et al., 2010).

L'hypothèse de la création de diversité par la seule mutation a été constamment remise en question par de nombreux travaux génétiques et/ou ethnobiologiques. En effet, ces travaux ont montré que des espèces cultivées par multiplication végétative ont conservé leur aptitude à se reproduire sexuellement mais identifient des pratiques paysannes qui consistent à réintégrer continuellement des individus issus de la propagation sexuée afin de contribuer à la diversification des formes cultivées (Elias et al., 2000; Emperaire et al. 1998; Scarcelli et al., 2006; McKey et al., 2010; 2011). La mise en évidence de l'intégration de plantes issues de reproduction sexuée dans le champ cultivé a modifié la

vision que l'on avait jusqu'à présent de ces dernières: au lieu d'être constituées de quelques génotypes dérivant les uns des autres par mutation, les variétés correspondent à des génotypes très différents issus de la reproduction sexuée.

Dans les agro-écosystèmes traditionnels, la plupart des plantes à tubercules comme le manioc (*Manihot esculenta* L.), la patate douce (*Ipomoea batatas* L.), le taro (*Colocasia esculenta* L.) et l'igname (*Discorea rotundata* L.) ont conservé leur aptitude à se reproduire sexuellement, et les agriculteurs intègrent régulièrement des plantes issues de semis dans leur stock de variétés clonales (Elias et al, 2001; McKey et al, 2011). Ces observations suggèrent la présence d'un système mixte de reproduction par voie végétative et de reproduction sexuée permettant de maintenir la diversité génétique des plantes à propagation clonale. Dans le cas d'agro-écosystèmes où ces pratiques sont encore en cours on peut considérer que la domestication de ces plantes peut être considérée comme un processus continu. Des observations similaires ont été rapportées chez quelques espèces fruitières comme le bananier (*Musa* spp; De Langhe et al., 2009) et le prunier d'Espagne (*Spondias purpurea*; Miller and Schaal, 2005), mais d'autres exemples remarquables concernent les plantes cultivées méditerranéennes. Il a été récemment montré que les populations d'abricotier (*Prunus armeniaca* L.) multipliées par semis dans les agro-écosystèmes oasiens partagent une même base génétique que les variétés multipliées par greffage (Bourguiba et al., 2010; 2012).

Myles et al. (2010) soutient l'hypothèse selon laquelle les variétés de vigne (*Vitis vinifera* subsp. *Vinifera*) d'Europe sont introgressées par des sauvages locales suggérant que les plantes issues de semis sont parfois intégrées dans le stock des variétés cultivées. Ahtak et al. (2010) ont montré que la diversité variétale importante chez le figuier (*Ficus carica* L.) dans les agro-écosystèmes traditionnels au Maroc est le résultat d'une sélection de variétés issues de la reproduction sexuée mais également de la mutation générée suite aux multiples événements de reproduction végétative. Enfin les travaux d'ethnobiologie au Nord du Maroc identifient des pratiques paysannes ainsi que des processus classificatoires qui, concernant le figuier et l'olivier permettant d'établir et de maintenir ces processus de domestication en cours, grâce à l'incorporation consciente d'arbres à multiplication sexuée dans le domaine cultivé (Aumeeruddy-Thomas 2010 et Aumeeruddy-Thomas et al., 2012).

III. Les pratiques humaines et les processus de diversification

Depuis l'origine de l'agriculture il y a environ 12,000 ans, les paysans ont contribué à la sélection et au développement de la diversité des plantes cultivées en domestiquant les plantes sauvages pour différents usages. La gestion de cette diversité intra-spécifique et plus globalement, la gestion de l'agrobiodiversité, est l'une des clés pour assurer l'avenir de la production agricole. Dans ce cadre, l'agrobiodiversité⁴ est principalement considérée comme l'interaction entre l'environnement, les ressources génétiques, les systèmes de gestion et les pratiques utilisées par les populations de cultures différentes (FAO, 2004).

Durant la dernière décennie, il y a eu une augmentation du nombre d'études axées sur la gestion des ressources génétiques dans les agro-écosystèmes traditionnelles (Thomas *et al.*, 2011). Ces études ont impliqué principalement des anthropologues et des ethnobiologistes qui ont tenté de comprendre les processus sociaux et culturels en jeu dans la construction des agro-écosystèmes et ont mis en avant des ensembles de pratiques qui tendent vers une gestion intra-spécifique et interspécifique de plantes fortement adaptés au niveau local, compte tenu de leur durabilité mais également de leur adaptation aux besoins des sociétés locales (Wood et Lenné, 1999). Ceci met en avant l'idée que les savoirs d'une société sont indissociables de ses ressources biologiques et qu'il existe un ensemble de relations sociales existant entre les membres de cette société reliés aux relations entre société et agrobiodiversité (Friedberg, 1992; Descola, 2001). Dans un autre champ disciplinaire, Zohary *et al.*, (2004) en tant que biologiste et spécialiste de la domestication en Méditerranée, présente la domestication et la diversification comme un processus de sélection en partie inconsciente. Cette idée contraste avec beaucoup de travaux en ethnobiologie, qui par l'étude fine des pratiques et des savoirs paysans montrent que la sélection et les processus de domestication ne relèvent pas du hasard mais sont le résultat d'une connaissance souvent très fine de l'écologie des espèces, de différents usages symboliques et concrets associés à différentes caractéristiques des

⁴ Contrairement à la définition de l'Agrobiodiversité proposée par la FAO (1999) qui est plus centrée sur la diversité des êtres vivants rencontrés dans l'espace cultivé et la diversité des agro-écosystèmes et leurs interactions, pour des chercheurs travaillant selon une approche croisée entre historiens des sciences, ethnologues et généticiens des populations "Agrobiodiversité", [...] se réfère à l'interaction de critères socioculturels qui impliquent des normes de sélection, la circulation, la dénomination et les caractéristiques productives (Thomas et al., 2011).

plantes domestiquées et de la transmission des savoirs et savoir-faire locaux sur plusieurs générations (Caillon et al., 2006; Hmimsa *et al.*, 2012).

Selon (Camacho Villa *et al.*, 2005), la majeure partie de la diversité génétique des plantes domestiquées est localisée dans les variétés maintenues dans des agro-écosystèmes traditionnels. Ces variétés traditionnelles, communément appelées variétés pays ou "Landrace", s'inscrivent dans des systèmes et des logiques de productions locales liées à de multiples critères socioculturels de sélection, de dénomination, de transmission, de circulation et d'échanges sociaux (Empeaire et al., 2002; Hmimsa et al., 2012). Elles représentent une source importante pour comprendre la domestication et les rapports complexes établis par des sociétés traditionnelles aux ancêtres sauvages et aux variétés cultivées. Les variétés modernes sont pour la plupart sélectionnées à partir de variétés traditionnelles (exemple ; le blé) en mettant l'accent sur des traits de production, comme la taille des fruits où la parthénocarpie souvent en défaveur d'autres formes de production de la plante qui dans les cultures traditionnelles avait un caractère multi-usages (exemple: fruits, bois, feuillage pour les arbres). La production moderne de variétés, en outre, a réduit de façon dramatique le nombre de variétés initiales car la sélection moderne a favorisé uniquement une approche productiviste, éliminant toutes les autres valeurs associées à ces variétés traditionnelles. Ces dernières peuvent servir de «réservoirs» de diversité génétique (Pusadee *et al.*, 2009), et surtout, elles assurent encore aujourd'hui des fonctions économiques importantes dans de nombreuses sociétés agraires. Les paysans qui les utilisent, les maintiennent, les gèrent de façon dynamique en tant que ressources et patrimoine socioculturel qui évoluent selon des besoins et des contextes économiques changeants (Empeaire, 2003; Jarvis *et al.*, 2008).

Dans le contexte de la modernisation agricole, les variétés traditionnelles sont gravement menacées principalement en raison de leur remplacement par des variétés modernes génétiquement uniformes appelées cultivars⁵. Ceci donnerait lieu alors à d'importantes pertes sur le plan culturel, social et économique pour les sociétés qui ont produit ces variétés et qui en vivent mais également sur le plan des ressources génétiques à l'échelle globale (Harlan, 1975; Brush, 2004). Par exemple, Srinivasan *et al.*, (2003) ont démontré

⁵ La définition du cultivar utilisé dans ce document est le produit d'un programme de sélection. Il inclut la notion de la variété améliorée et la variété moderne par opposition aux variétés locales « Landrace » (voir encadré 2).

une réduction marquée de la diversité génétique globale chez les variétés de blé après leur remplacement par des cultivars au Royaume-Uni. Les préoccupations en cours vis-à-vis de cette érosion de la diversité génétique des variétés locales ont conduit à une action généralisée de promotion de leur conservation.

Différentes études de cas montrent que l'enjeu de la conservation des espèces cultivées ne se limite pas à l'étude des ressources génétiques mais s'étend à la compréhension du patrimoine culturel et des pratiques associées (Elias *et al.*, 2001; Scarcelli *et al.*, 2005; Barnaud *et al.*, 2007). Il apparaît aussi crucial de pouvoir identifier des approches de conservation *in situ* ou de sélection participative (Sperling *et al.*, 2001).

III.1. Les ressources biologiques à conserver : de quoi parle t-on ?

La conservation de la diversité des variétés a été entravée en partie par le manque d'une définition acceptée pour définir l'entité minimale de conservation reconnue universellement comme la variété. Deux principaux facteurs contribuent à une telle situation. Tout d'abord, l'appellation traditionnelle et les systèmes de classification sont souvent basés sur des traits perçus subjectivement, donc soumis aux variations interculturelles et parfois interindividuelles (au sein d'un groupe socioculturel donné) de leur utilisation ou de leur interprétation (Elias *et al.*, 2001). En effet, les paysans pour gérer ou maintenir la diversité génétique, utilisent différents descripteurs locaux. Ces descripteurs correspondent à un ensemble de traits de distinction perçus "Perceptual Distinctiveness" qui leur permettent de reconnaître, nommer et classer les variétés individuellement (Gibson 2009). Ceci facilite les échanges de connaissances entre les paysans ainsi que le transfert aux générations futures (Gibson 2009; Hmimsa *et al.*, 2012).

Certains auteurs, notamment des biologistes tendent à rechercher une corrélation entre la diversité biologique (espèce, variétés, races) et les catégories sémantiques vernaculaires utilisées dans le cadre des savoirs populaires (de Candolle, 1885; Moore *et al.*, 2002). Cependant, de nombreux travaux en ethnobiologie (Conklin, 1954, Friedberg, 1992) montrent, en revanche, que les logiques des classifications vernaculaires sont souvent beaucoup plus complexes que les classifications scientifiques.

III.2. La variété, unité minimale de perception de la diversité

En matière de gestion des ressources génétiques, la variété est souvent considérée comme l'unité minimale de perception et de conservation de l'agrobiodiversité (McKey *et al.*, 2001). Les travaux effectués à ce jour montrent que la représentation paysanne basée sur les noms des variétés constitue un point d'entrée important pour l'évaluation de l'agrobiodiversité.

Le concept de la variété est perçu à trois niveaux : le niveau génétique, le niveau espèce et le niveau agro-écosystème (espace géographique et agronomique). Du point de vue des paysans, la variété est le matériel végétal qu'ils cultivent et qui se distingue par des critères morphologiques, des caractères agronomiques ou plus généralement des caractères d'usages, dans un cadre de transmission et d'échanges sociaux. Elles correspondent en ce sens à un "morphotype" ou à un "type nommé" (Caillon *et al.*, 2006; Barnaud *et al.*, 2007). A l'échelle des logiques paysannes, il s'agit de noter ici que les morphotypes constituent un critère important pour ce qui est des variétés traditionnelles même si d'autres critères telles que la précocité, la vulnérabilité aux ravageurs, la vigueur...etc, viennent toujours se superposer aux critères des morphotypes.

Cette conception de la variété contraste avec la vision du généticien qui se fonde sur le génotype pour identifier des variétés. Le sélectionneur de variétés modernes pour sa part effectue des croisements entre variétés connues sur le plan génétique (ou non) et fabrique des variétés définies dans certains cas par un génotype et dans d'autres cas seulement par des caractères phénotypiques et de production stables au cours de plusieurs générations (Convention UPOV, 1991). Cependant, divers travaux montrent que plusieurs morphotypes locaux peuvent correspondre à un même génotype. Un même génotype peut en effet correspondre à plusieurs morphotypes distincts notamment quand la différence est liée à des caractères épi-génétiques liées à des mutations somatiques comme l'exemple de la couleur du fruit (Caillon *et al.*, 2006; Achtak *et al.*, 2010). En outre ces critères épi-génétiques au sein d'un même génotype peuvent ne pas être détectables par les marqueurs génétiques communément utilisés.

Concernant la diversité variétale, des travaux plus récents montrent une situation unanimement reconnue à l'heure actuelle à savoir que les génotypes identifiés correspondent rarement aux variétés tels que perçus par les paysans (Barnaud *et al.*, 2007 ; Caillon *et al.*, 2006). Il est ainsi établi que les logiques de classifications locales ne

sont pas reliées ou rarement aux classifications génétiques. La variété du généticien est celle définie par les outils basés sur le polymorphisme de l'ADN. Les textes de l'UPOV⁶, de l'OMPI⁷ et de l'OAPI⁸, considèrent la variété comme une entité distincte, homogène, et stable. Cette définition presque contradictoire à celle que les paysans donnent de leurs variétés est la source des multiples controverses liées à l'application du cadre législatif de ces conventions globales.

Les agro-écosystèmes traditionnels font l'objet de classifications à tous les niveaux perceptuels allant du paysage, aux habitats, aux espèces, aux variations intra-spécifiques jusqu'aux interactions entre tous ces niveaux. Les sociétés établissent des liens de signification entre tous ces éléments (Conklin, 1954; Friedberg, 1992).

Nous utiliserons le concept de variété proposé par Empeaire (2005) qui est défini sur le plan des pratiques paysannes que nous discuterons dans le chapitre 4 :

“Varieties are defined as a set of individuals considered sufficiently different from other groups of individuals to receive specific names and be the object of a set practices and knowledge, selected and maintained by traditional farmers to meet their social, economic, cultural and ecological needs.”

Selon cette définition, une variété est définie comme étant un ensemble d'individus appartenant à une même espèce, dont les caractéristiques sont jugées par les agriculteurs suffisamment semblables entre elles, et dissemblables des autres groupes d'individus pour être désignés sous un même nom. Ces catégories d'individus font l'objet d'une série de pratiques et de connaissances, et ont été sélectionnés et maintenus par les paysans en vue de satisfaire leurs besoins sociaux, économiques, culturels et écologiques (Empeaire, 2005).

⁶ UPOV : L'Union internationale pour la protection des obtentions végétales.

⁷ OMPI : L'Organisation Mondiale de la Propriété Intellectuelle.

⁸ OAPI: L'Organisation Africaine de Protection Intellectuelle.

Encadré (2) Définitions des termes "Landrace", "cultivar"

Landrace : Depuis Von Rünker en 1908, le premier qui a utilisé le terme "Landrace" couramment traduit par "variété locale" ou "variété du pays" (Zeven, 1998), divers termes qui varient par leur précision et leur applicabilité ont été associés à la notion de "Landrace" ; cultivar primitif, variété primitive, variété paysanne, variété traditionnelle, variété locale et variété populaire. Tous ces termes ont été utilisés comme des synonymes pour désigner "Landrace", mais à chaque terme, il existe une incohérence dans l'application (Camacho Villa *et al.*, 2005).

Basés sur une large revue, Camacho Villa *et al.*, (2005) ont proposé une définition consensuelle, intégrant les précédents concepts de l'agrobiodiversité : "Une variété locale "Landrace" est une population dynamique (s) d'une plante cultivée qui a une **origine historique**, une **identité distincte** et n'est pas issue de programme de sélection génétique moderne, souvent **génétiquement diversifiée**, **adaptée localement** et **associée** à des **systèmes agricoles traditionnels**".

Cultivar: est une contraction du terme anglais cultivated variety (variété cultivée) qui présentent des caractères souhaitables et qui a reçu un nom unique. Le terme cultivar n'appartient pas au système de classification taxonomique, il est surtout employé par les sélectionneurs qui est défini par les trois critères de l'UPOV : **Distincte**, **Homogène** et **Stable** (critères DHS; UPOV 2002).

- Le concept de cultivar répond aux besoins des pratiques de l'horticulture, l'agriculture, la foresterie, etc.
- L'utilisation de termes tels que "variété" et "cultivar" pour le terme "Landrace" est la source de confusion car ils se réfèrent plus précisément à sa forme améliorée.

III.3. Relations entre représentations et pratiques autour de la diversité variétale

De nombreux travaux se sont focalisés sur l'étude de l'importance des facteurs sociaux intervenant dans l'organisation de l'agrobiodiversité à l'échelle locale et l'organisation de la diversité *in situ*, tant au niveau morphologique que génétique. Parmi les travaux que nous avons retenus du fait de leur approche interdisciplinaire très intégrée, il y a le sorgho (*Sorghum bicolor*) au Cameroun (Barnaud et al., 2007); le manioc (*Manihot esculenta*) en Guyana (Elias et al., 2001) et au Gabon (Delêtre, 2010); l'igname (*Dioscorea spp.*) au Bénin (Baco 2003); le maïs (*Zea mays*) au Mexique (Perales et al., 2005; Brush et Perales, 2007) et le taro (*Colocasia esculenta*) au Vanuatu (Caillon et al., 2006), et d'autres. Les modes de reproduction pratiqués par les paysans pour ces espèces sont le semis en poquet pour le sorgho, la reproduction par boutures pour le manioc, le semis en poquets ou en graine simple pour le maïs et la reproduction par bouture de tubercules pour le taro. Ces travaux soulèvent de nombreux points:

(1) Ils soulignent l'existence d'une grande variabilité génétique et morphologique intraspécifique, associée à une profusion de dénominations vernaculaires partagées par des groupes sociaux à une échelle locale (village ou ethnie) malgré des biologies de la reproduction très variées. En effet, Barnaud et al., (2007) ont trouvé 59 types nommés correspondant à 46 génotypes du sorgho chez les Duupa au Cameroun. Caillon et al., (2006) ont listé 96 morphotypes nommées chez le Taro au Vanuatu avec seulement cinq cas de synonymie et un cas d'homonymie. Elias et al., (2001) ont répertorié 29 variétés nommées correspondant à 29 génotypes distincts chez le manioc au Guyane en Amérique du Sud.

(2) Ces travaux mettent en évidence l'intérêt et la spécificité culturelle quant à la valeur accordée à la diversité, les procédés de dénomination et les modalités de circulation spécifiques à chaque culture ou espèce, ainsi que l'inadéquation entre classifications génétiques et classifications locales. Dans le système de nomenclature et les approches classificatoires locales, on peut distinguer des constantes telles que l'utilisation des caractéristiques morphologiques de la variété (couleur, forme,...etc.) qui dans une certaine mesure peuvent correspondre à des différenciations génétiques, les usages, l'origine présumée de la variété ainsi que d'autres critères de distinction et de reconnaissances qui n'ont pas trait à des caractères morphologiques. Dans ces différents systèmes étudiés, le nom est une part importante des savoirs nécessaires à la gestion des

cultures et représente un marqueur d'une appartenance culturelle et patrimoniale d'un groupe social qui se rattache à des représentations, des pratiques et des savoirs locaux (Bellon *et al.*, 1997; McKey *et al.*, 2001; Hmimsa et al 2012). De ce fait, il existe des façons de nommer spécifiques à chaque société. Les variétés sont nommées selon le nom de l'homme ou de la femme découvreurs, le nom de la place, le nom d'un usage rituel⁹ ou selon des noms qui ont subsisté dans des histoires coutumières (Caillon *et al.*, 2005; Barnaud *et al.*, 2007). Les noms vernaculaires donnés par les paysans peuvent renseigner aussi le mode de reproduction adopté: par exemple, le *Nabout* désigne les semis spontanés chez le figuier par opposition à *Kermous* qui désigne les variétés reproduites par boutures (Hmimsa *et al.*, 2012) ou le *Berri* qui désigne des semis spontanés chez l'olivier par opposition à *Zeitoun* qui désigne les variétés reproduites par bouturage ou par greffage (Aumeeruddy-Thomas 2010; Aumeeruddy-Thomas *et al.*, 2012).

(3) La plupart de ces travaux ont mis en évidence l'interaction des pratiques paysannes de leurs savoirs et savoir-faire dans la constitution et le maintien d'une grande diversité intra-spécifique dans les agro-écosystèmes traditionnels. Les agriculteurs ne se contentent pas de la sélection classique sur des caractères morphologiques et agronomiques, mais ils sont désireux d'acquérir de nouveaux morphotypes à travers des systèmes d'échanges sociaux actifs (Empereire *et al.*, 2003) ou à partir de semis (Elias et McKey, 2000; Elias *et al.*, 2001; McKey *et al.*, 2001-2010).

Les travaux de Barnaud *et al.*, (2007), ont mis en évidence l'influence des pratiques paysannes sur la distribution et la répartition de la diversité à travers des processus de sélection et d'échange de semences. En effet, les critères de sélection de semences de sorgho sont variables selon la valeur symbolique et rituelle accordée à chaque variété. Par ailleurs, les paysans maintiennent des processus de conservation de la diversité à travers des réseaux sociaux comme les échanges de semences soit par échange entre des individus unis par des liens de parenté ou d'amitié, soit au sein des réseaux sociaux permettant la diffusion et la dynamique des variétés (Delêtre *et al.*, 2011). Selon Barnaud (2007), ces échanges compensent certains effets comme la dérive génétique liée à la sélection de certaines variétés en élargissant la gamme génétique des semences

⁹ Le rite : un ensemble d'actes, de paroles et d'objets, d'usages réglés par la coutume ou par la loi, fondé sur la croyance en l'efficacité d'entités non humaines et approprié à des situations spécifiques de l'existence (Larousse 2003).

disponibles. Baco *et al.*, (2007), considèrent l'héritage des variétés, les échanges inter-paysans, la culture poly-variétale, l'entraide et les prestations de service comme des pratiques qui ont un rapport avec la gestion semencière dans les exploitations agricoles (Baco *et al.*, 2007). Baco *et al.*, (2004) ont rapporté que l'expansion des religions monothéistes est devenue un frein pour la célébration des cérémonies animistes comme les fêtes de « sortie » de la nouvelle igname dans le nord du Bénin qui constituaient par le passé des gages de maintien d'une agrobiodiversité particulière comprenant des variétés utilisées lors des rituels religieux.

Caillon *et al.*, (2006) montre également l'effet de certains facteurs sociaux sur la diversité du Taro au Vanuatu. En effet, les paysans considèrent les variétés comme un moyen de différenciation sociale et un héritage culturel et familial à conserver et à transmettre d'une génération à une autre. Enfin au Maroc, les travaux de Hmimsa *et al.*, (2012) sur le figuier montre que la diversité variétale du figuier est le résultat de (i): La transmission au cours de plusieurs générations des variétés provenant des patrilignages; (ii): La sélection de nouvelles variétés à partir de mutations somatiques perçues par les paysans; (iii): La sélection de nouvelles variétés à partir d'individus de semis à caractère remarquables; et (iv): l'intégration de variétés venues d'ailleurs. Au regard des travaux étudiés, utilisant des approches spécifiques ou communes, on peut se demander comment et pourquoi les paysans maintiennent la diversité à l'échelle des agro-écosystèmes traditionnels ?

III.4. Processus à l'origine d'une diversité dynamique

L'agrobiodiversité fournit aux sociétés humaines un large éventail de matériaux essentiels pour la nourriture, les fibres, la médecine et l'industrie. Les études de cas présentées par divers auteurs montrent que les paysans réagissent à diverses incitations socio-économiques qui évoluent au cours de l'histoire; ils inscrivent leurs pratiques dans des contextes culturels et religieux ainsi que dans des modes d'échanges sociaux justifiant le maintien d'une grande richesse de variétés. Ainsi on peut citer quelques facteurs pouvant conduire les paysans à maintenir la diversité intra-spécifique:

III.4.1. La sélection sur la base des caractères agronomiques et adaptatifs

Les paysans exercent de façon continue un effet de sélection des variétés présentant des caractéristiques agronomiques intéressantes (rendement, maturité précoce ou tardive, facilité de récolte,...etc.). Pour faciliter la récolte des céréales, la sélection des plantes a

visé trois principales caractéristiques morphologiques: la taille des graines, la rigidité du rachis et la facilité de libération des semences de sa structure foliaire (Salamini *et al.*, 2002). Le caractère de la perte de la faculté de déhiscence des graines est souvent considéré parmi les traits importants dans la sélection des plantes domestiquées, ce qui rend la propagation des cultures et le semis dépendants entièrement des paysans (Harlan, 1973; Glémin et Bataillon, 2009 et d'autres). Les paysans sélectionnent un ensemble de variétés présentant diverses capacités d'adaptation et de résistance à différentes pressions environnementales biotiques et abiotiques. La conservation de la diversité est aussi un moyen permettant de réduire le risque de mauvaises récoltes en raison d'aléas climatiques, de maladies, d'attaques par les ravageurs et des contraintes édaphiques (Teshome *et al.*, 1997; Brush 2000; Elias *et al.*, 2001; Barnaud *et al.*, 2007; Perales *et al.*, 2005).

III.4.2. La diversité d'usages

La diversité des variétés répond également à une diversité d'usages concrets et symboliques. Les usages concrets regroupent un ensemble de catégories de variétés à usage alimentaire, thérapeutique, artisanal et culturel et pour la construction des maisons (exemple: Baco, 2007; Sokpon *et al.*, 2004). Par exemple, Barnaud (2007) a rapporté que la préparation de la bière, usage particulièrement valorisé aux yeux des Duupa au Cameroun, se faisait principalement à partir de variétés présentant principalement des grains de couleur rouge. Ces variétés sont gérées et maintenues à l'échelle du village. Les usages symboliques peuvent être associés à des rituels particuliers ou à des relations sociales. En effet, des variétés sont conservées du fait de leur valeur patrimoniale et de la mémoire qu'elles véhiculent pour préserver un héritage familial ou valoriser un produit d'échange (Caillon et Lanouguère-Bruneau, 2005; Barnaud et al, 2007; Caillon et Degeorges, 2005, Hmimsa et al., 2012). Par exemple, Hmimsa *et al.*, (2012) rappelle la valeur des figes dans les dons et les échanges entre familles et amis ainsi que leur dimension rituelle lors des fêtes religieuses. Caillon et Lanouguère-Bruneau (2005) identifient également des variétés de taro à forte charge symbolique qui sont utilisées dans des préparations pour des cérémonies particulières de naissance, de décès ou de mariage.

III.4.3. La curiosité et le goût vis à vis de nouvelles variétés

Au delà des variétés ayant des fonctionnalités bien définies, et partagées par l'ensemble d'un groupe social donné, certains agriculteurs ont le goût et la curiosité (la volonté de tester ou d'expérimenter) de nouvelles variétés (Perales *et al.*, 2005; Barnaud *et al.*, 2007). Ces introductions participent à l'enrichissement de la diversité mais aussi à celles des pratiques associées.

IV. Cadre biogéographique de l'étude

IV.1. La Méditerranée, un carrefour d'échanges au niveau des sociétés humaines et au niveau biologique.

Le bassin méditerranéen est connu pour sa diversité de paysages, de peuples, de plantes et d'animaux. Selon Blondel et Aronson (1999), quatre principaux facteurs ont fait de la Méditerranée une des régions les plus complexes et les plus riches en diversité biologique: la biogéographie, la biologie, l'écologie et l'histoire humaine. Le premier facteur important à citer est sa position géographique. Situé au carrefour entre l'Europe, l'Asie et l'Afrique, le bassin méditerranéen a servi de point de brassage et représente un lieu de rencontre pour des espèces de diverses origines. De nombreux événements géographiques et climatiques ont périodiquement survenus dans cette partie du monde et ont ainsi marqué l'histoire du bassin méditerranéen. La figure (4) expose un synopsis des principaux événements qui ont marqué l'histoire du bassin méditerranéen d'après Blondel et al., (1999).

Avec plusieurs épices de la diversité végétale et une grande richesse en espèces endémiques, le bassin méditerranéen est le troisième "hotspot" au monde en terme de biodiversité végétale (Myers *et al.*, 2000). Cette étonnante diversité est liée à une diversité de l'écologie qui est immédiatement perçue dans l'effet mosaïque si typique des paysages méditerranéens. Ce facteur joue évidemment un rôle essentiel dans la création et le maintien de la diversité des espèces. Avec les longues et étroites péninsules et les montagnes isolées, l'immense archipel méditerranéen constitue un cadre exceptionnel pour permettre aux espèces de se produire dans des populations isolées en imposant des barrières géographiques et écologiques. Presque chaque île de la Méditerranée a son propre ensemble d'espèces indigènes. Écologiquement similaire aux îles, les chaînes des montagnes méditerranéennes affichent jusqu'à 42% d'endémisme parmi les plantes supérieures (Médail et Verlaque, 1997).

Récemment, une approche historique de la cartographie et de la définition de la région s'est appuyée sur ce qu'on appelle les espèces végétales bio-indicatrices (Blondel et Aronson, 1999). Ces espèces sont réputées donner un indice fiable pour les écosystèmes de type méditerranéen, en plein essor, malgré de longs étés chauds et secs et des hivers frais et humides, mais sont incapables de survivre de longues périodes de gel. Les principaux candidats comme bio-indicateurs sont l'olivier (*Olea europaea*), le chêne vert (*Quercus ilex*), et divers types d'agrumes, en particulier l'oranger (Blondel et Aronson, 1999).

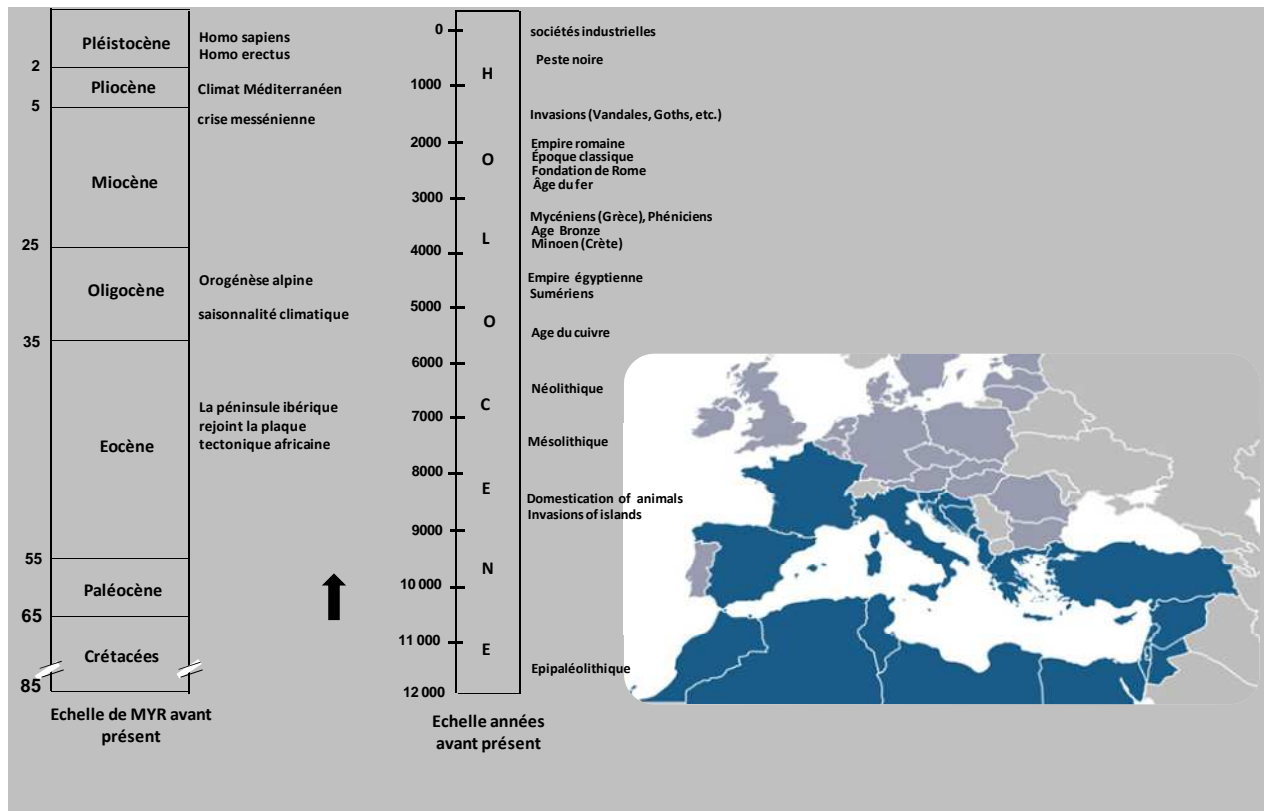


Figure 4. Synopsis de quelques points de repères qui ont marqué le bassin Méditerranéen (carte), en montrant les événements géologiques et climatiques pendant l'aire Tertiaire (à gauche) et les événements liés à l'histoire humaine dans l'Holocène (à droite).

Synthèse d'après Blondel et Aronson (1999).

Le quatrième facteur sous-jacent de la biodiversité méditerranéenne est historique et anthropologique. Le bassin méditerranéen est considéré comme le berceau de la naissance et de l'effondrement des plus grandes et des plus puissantes civilisations du monde. Les variations dans l'utilisation des terres humaines, qui ont souvent conduit à la surexploitation et l'épuisement des ressources, ont eu un impact profond sur la biodiversité du bassin méditerranéen (Blondel et al., 2006).

Selon Naveh et Dan (1973), l'impact humain exercé a soutenu les effets directs sur les écosystèmes méditerranéens depuis au moins 50,000 ans, mais une véritable "révolution" a commencé il ya 10.000 ans, lorsque les chasseurs-cueilleurs du Proche-Orient ont commencé à produire leur propre approvisionnement alimentaire, jetant ainsi les bases de la domestication des plantes et des animaux (Harris, 1998; Meadow, 1998; Miller, 1992; Vavilov, 1935; Zeder et Hesse, 2000). Les plantes cultivées dans le bassin méditerranéen à partir du Néolithique incluent les céréales, les plantes fourragères, les espèces fruitières et les légumes. La combinaison remarquable de protéines riches en légumineuses et de céréales qui ont été domestiquées dans les villages agricoles néolithiques du Croissant fertile, avec des moutons domestiqués, les chèvres, les bovins et les porcs, semble avoir facilité la propagation rapide de l'élevage et de l'agriculture et le développement des économies dans l'ensemble de l'ancien monde (Ammerman et Cavalli-Sforza, 1984; Bogucki, 1996).

IV.2. Processus de domestication, le cas méditerranéen

Dans cette région, la domestication a eu lieu très tôt et a concerné de nombreuses espèces végétales telles que les céréales (environ 12 000 ans; Moore et al. 2000 ; Bar-Yosef, 1998), les légumineuses (10,200 ans; Tanno et Willcox, 2006b) et les arbres fruitiers (12,000-7500 ans; Kislev *et al.*, 2006), résultat de la conjugaison de plusieurs facteurs historiques (plusieurs civilisations successives), socio-économiques, culturels et climatiques. Les caractéristiques biogéographiques et l'anthropisation du milieu (l'impact de l'agriculture depuis le début de la domestication sur les paysages et les écosystèmes méditerranéens) font du bassin méditerranéen, un «hotspot» de l'agrobiodiversité. Cette région a connu un processus pré-domesticatoire qui s'est déroulée sur une période de 2000 années au cours de laquelle les chasseurs-cueilleurs du Paléolithique ont progressivement cultivé des céréales sauvages sélectionnées et ont développé des techniques culturelles et des outils qui ont radicalement transformé les habitats sauvages et les espèces choisies (Tanno et Willcox, 2006b, Weiss *et al.*, 2006).

Les plantes domestiquées ont rapidement changé avec l'expansion des plantes Néolithiques vers l'ouest dans le bassin méditerranéen et au nord vers l'Eurasie. Hybridations, autopolyploïdie et introgressions ont eu lieu avec des espèces pérennes, dont *Medicago falcata* dans le nord de l'Europe, *M. glutinosa* dans le Caucase, et *M. coerulea* et *M. glomerata* dans le bassin méditerranéen (Lesins et Lesins, 1979).

De nombreuses espèces végétales domestiquées ont connu des variations adaptatives intra-spécifiques en réponse à la sélection d'origine humaine. Ce processus a abouti à la différenciation de nombreux écotypes locaux en plus des caractères spécifiques de la région. L'accumulation à long terme de la différenciation locale pendant les périodes glaciaires et les processus de sélection ultérieure d'origine anthropique ont abouti ainsi à l'élaboration des variétés de plusieurs espèces (Blondel et al., 2006). Comme l'a soutenu Diamond (2002), l'influence humaine sur les populations a sans aucun doute constitué un facteur sélectif important dans leur évolution à travers les processus de domestication. Des études génétiques récentes sur l'espèce emblématique de la région, l'olivier, ont montré que la sélection des variétés s'est produite dans différents "pools" génétiques, ce qui indique que la domestication primaire de l'olivier a eu lieu au Proche-Orient dès le sixième siècle BP en Palestine (Zohary et Spiegel-Roy, 1975) et s'est ensuite étendue à de nombreuses parties du bassin méditerranéen (Besnard et al., 2002).

IV.3. L'olivier, un arbre et une espèce emblématique de la Méditerranée

IV.3.1. Biologie de l'espèce

Olea europaea L. est un complexe formé de six sous espèces dont *Olea europaea* subsp. *europaea* qui correspond à l'olivier méditerranéen (Green & Wickens 1989; Figure 5). Ce dernier comprend la forme cultivée, *O. europaea* var. *europaea* et la forme sauvage ou oléastre, *O. europaea* var. *sylvestris*. Il s'agit d'une espèce pérenne, à feuilles persistantes, caractérisée par une longue longévité (jusqu'à 2000 ans; Lewington et Parker, 1999) et à pollinisation anémophile. La forme des feuilles est souvent elliptique. Les fleurs sont petites et regroupées en inflorescences et sont hermaphrodites. Comme c'est le cas de nombreux arbres forestiers, l'olivier est une espèce allogame. Son système d'auto incompatibilité n'est pas encore clarifié. Certains auteurs comme Cuevas & Polito (1997) considèrent qu'il est de type gaméophytique; alors que d'autres considèrent qu'il est de type sporophytique (Breton & Bervillé, 2012) comme dans le cas de *Phillyrea angustifolia* (Suamitou-Laprade et al., 2010). Il existe aussi des cas de stérilité males (Villemur et al., 1984) dont certains sont sous un déterminisme nucléo-cytoplasmique (Besnard et al., 2000). La dissémination de ses fruits (drupes) est essentiellement assurée par les oiseaux (Spennemann et Allen, 2000).

L'olivier Méditerranéen cultivé est multiplié essentiellement pas voie végétative (bouturage ou greffage) alors que les formes sauvages se multiplient pas voie sexuée (graines). Les populations d'oléastres sont plutôt présentes dans des zones d'origine isolées dans les massifs forestiers méditerranéens. En parallèle, des formes ensauvagées ou férales qui correspondent à des oliviers cultivés abandonnés ou dérivés de cultivés par introgression, sont observées dans des sites proches de zones oléicoles (Angiolillo et al., 1999; Khadari et al., 2008). L'olivier sauvage se distingue du cultivé par des caractères de juvénilité (épines, petites feuilles, fruits de petite taille, fructification faible, teneur en huile faible). Cependant, Zohary & Hopf (2000) considèrent que ces différences sont probablement dues à des facteurs environnementaux. Ceci indique la difficulté méthodologique d'échantillonnage des populations d'oléastres réellement sauvages et qui n'auraient pas eu de contact avec des formes cultivées.

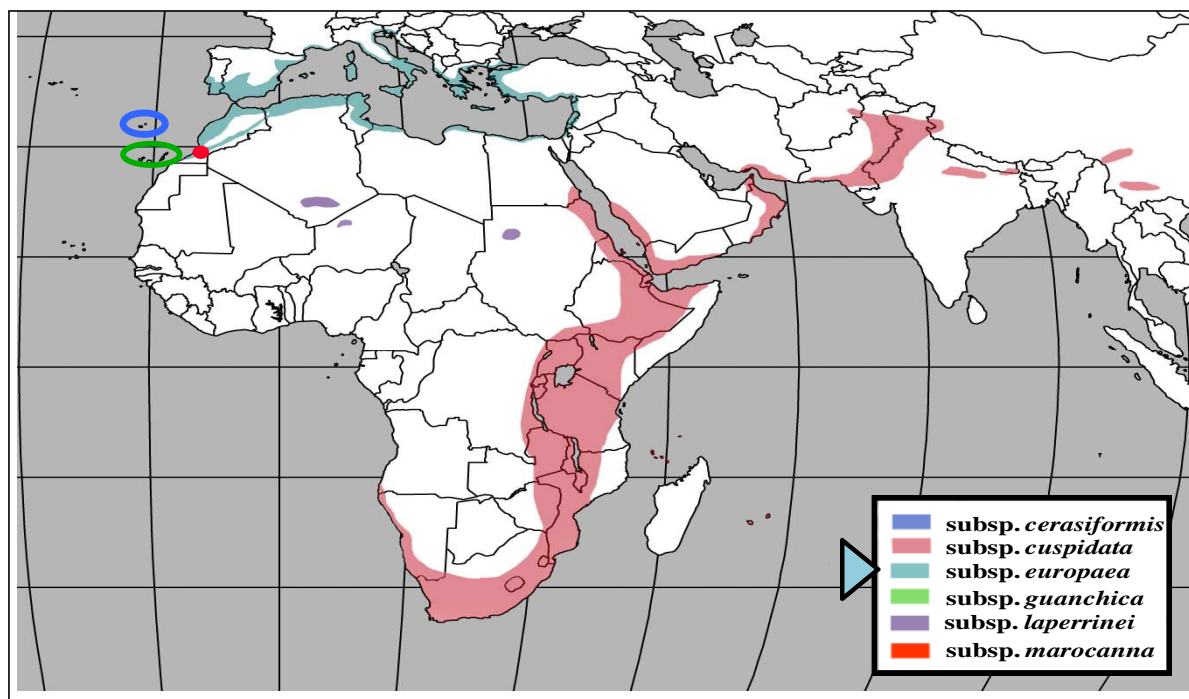


Figure 5. Répartition géographique naturelle du complexe *Olea europaea* (l'olivier Méditerranéen; *Subsp. europaea*).
D'après Rubio de casas, et al., (2006).

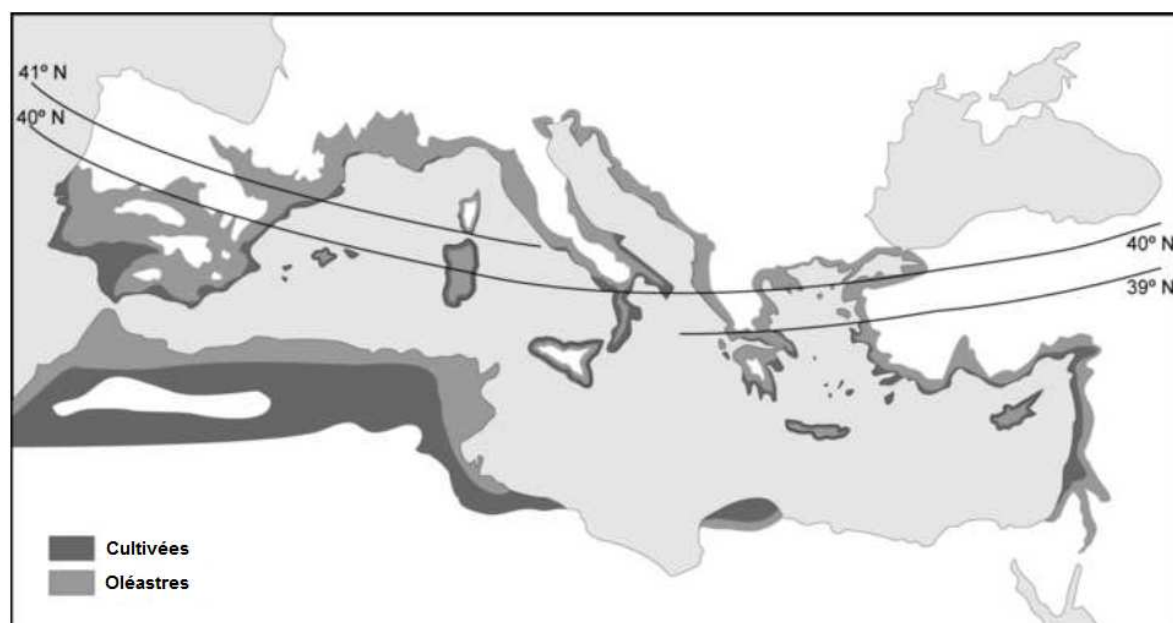


Figure 6. Aire de répartition actuelle de l'olivier sauvage (oléastres) et cultivé (*Olea europaea* L.) dans le bassin méditerranéen.
D'après Carrión et al., (2010).

L'olivier méditerranéen est diploïde ($2n=2x=46$; Falistocco et Tosti, 1996; Minelli et al., 2000; Besnard et al., 2003), mais des mutants triploïdes et tétraploïdes ont été observés chez deux variétés Frantoio et Leccino (Rugini et al. 1996). La taille du génome est estimée à 1,8 Gpb/1C (Loureiro et al., 2007) correspondant à une quantité d'ADN nucléaire entre 1,5 et 2,3 pg/1C noyau selon les variétés (Rugini et al., 1996; Bitonti et al., 1999; Loureiro et al., 2007).

IV.3.2. Ecologie et répartition géographique

L'olivier est une espèce thermophile très adaptée au climat méditerranéen. *Olea* aurait persisté dans des zones refuges thermophiles situées dans les régions sud du nord du bassin méditerranéen, au sud du Levant et le nord de l'Afrique (Carrión et al., 2010). Ces dernières travaux rapportent que l'espèce a commencé à se développer dans le niveau bioclimatique thermo-méditerranéen (11,500-8800 avant J-C). A l'ouest de la Méditerranée, l'espèce a commencé à se développer au cours de la période de l'Atlantique (c. 8800-5600 cal. BP). *Olea europaea* L. var. *sylvestris* (l'oléastre, l'olivier sauvage) est une caractéristique importante de l'actuelle végétation méditerranéenne. L'espèce est considérée comme un bio-indicateur thermosensible pour la définition du niveau de thermo-méditerranéen bioclimatique et sa répartition naturelle a été confinée aux zones côtières du bassin méditerranéen (Figure 6; Ozenda, 1975; Rivas-Martinez, 1987). Au nord, il est limité par le froid et le gel alors qu'au sud, la culture est limitée par les conditions arides et sahariennes (Amouretti et Comet, 1998). Malgré cela, sa culture a dépassé le bassin méditerranéen et a été exportée dans plusieurs pays du monde tels l'Afrique du Sud et l'Argentine, l'Australie, les Etats unis, (Rugini et Fedeli, 1990). L'émergence de l'olivier est due principalement à sa plasticité écologique et la valeur nutritionnelle de son fruit dont on obtient principalement de l'huile après extraction dans des moulins ou des olives de tables qui nécessitent des procédés complexes de désamérisation.

IV.3.3. Exigences agro-écologiques

Compte tenu des conditions définies sur la base d'une trame agronomique, l'olivier résiste jusqu'à -8 à -10°C, mais les dégâts peuvent être très importants pour des basses températures (0 à -1°C) pendant la floraison. A des températures élevées (35-38°C), la croissance végétative s'arrête et à 40°C et plus, l'appareil foliacé peut être brûlé et les fruits peuvent chuter, surtout si l'irrigation est insuffisante (Walid *et al.*, 2003). La production de l'olivier

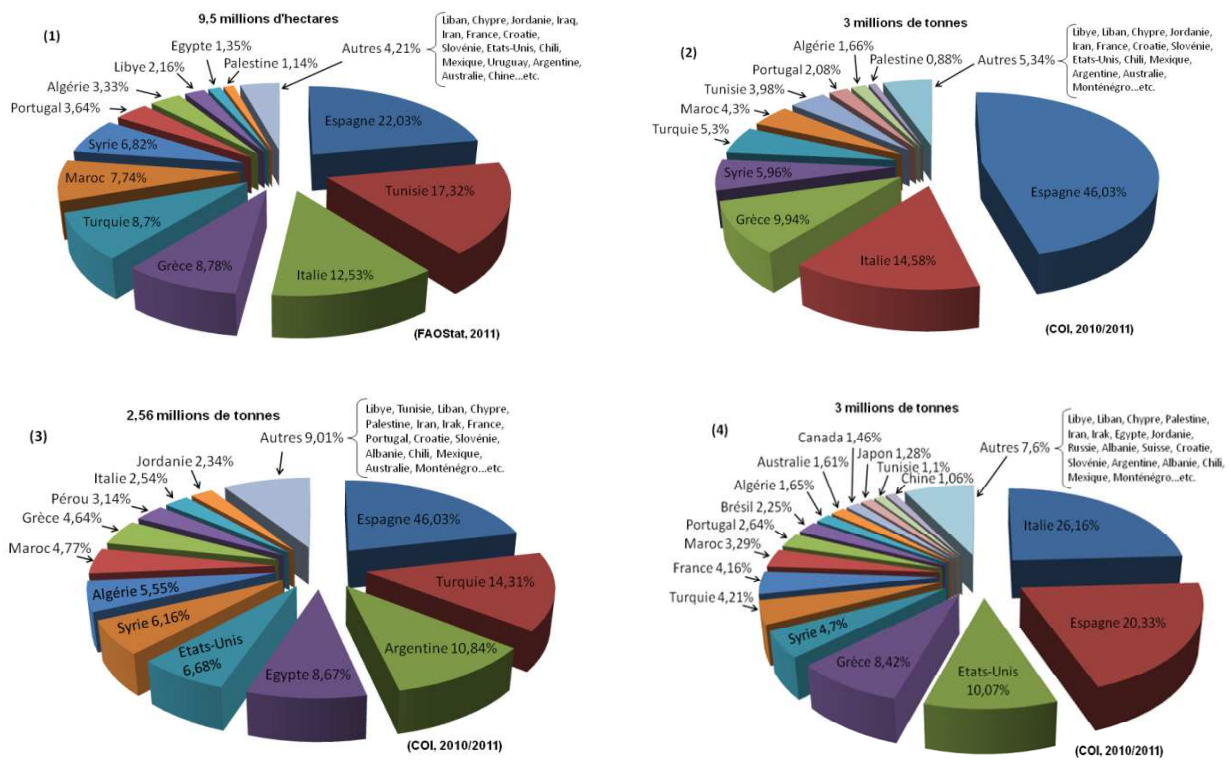


Figure 7. Répartition par pays pour l'année 2010/2011. (1) la superficie; (2) la production en huile d'olive (3), la production en olive de table et (4) la consommation en huile d'olive.

est normale avec 600 mm de pluie bien répartis dans l'année. Entre 450 et 600 mm, la production est possible pour un sol profond et argilo-limoneux (les capacités de rétention en eau du sol sont suffisantes). Avec une pluviométrie inférieure à 200 mm, l'oléiculture est économiquement non rentable économiquement parlant. Les facteurs défavorables de la production des oliviers sont: les vents chauds au cours de la floraison, et les gelées au printemps (Walid *et al.*, 2003).

IV.3.4. Importance socio-économique

Durant les 30 dernières années, la culture de l'olivier est passée de 5,2 à 9,5 millions d'hectares (FAO Stat, 2011). Cette émergence est due principalement à la valeur nutritionnelle reconnue de son huile et à sa plasticité écologique. Avec une superficie actuelle d'environ 9.5 millions d'hectares, soit 865 millions d'arbres, l'olivier occupe le 24ème rang des 35 espèces les plus cultivées (Ellstrand, 2003). Entre 1990/91 et 2010/11, la production en olives de table est passée de 0.95 à 2.56 millions de tonnes, et pour l'huile d'olive, elle est passée de 1,5 à plus 3 millions de tonnes dont 90% de la production est localisée au niveau méditerranéen assurant, par conséquent, 3 % de la production totale d'huile végétale comestible. Selon le Conseil Oléicole International (COI), les principaux pays producteurs sont: l'Espagne, l'Italie, la Grèce et la Turquie avec plus de 80% de la production moyenne (Figure 7). Quatre vingt pourcents de la production en huile est consommée dans le bassin méditerranéen, soit 2,4 millions tonnes en 2010/11 (COI, 2011). Cependant, la demande ne cesse d'augmenter et de se diffuser au delà de l'aire d'origine de l'olivier. A titre d'exemple, la consommation de l'huile d'olive au Etats-Unis est passée de 88,000 en 1990 à 277,000 tonnes en 2011, au Japon de 4000 à 35,000 tonnes et en Australie de 13,500 à 44,000 tonnes (COI, 2011).

est normale avec 600 mm de pluie bien répartis dans l'année. Entre 450 et 600 mm, la production est possible pour un sol profond et argilo-limoneux (les capacités de rétention en eau du sol sont suffisantes). Avec une pluviométrie inférieure à 200 mm, l'oléiculture est économiquement non rentable économiquement parlant. Les facteurs défavorables de la production des oliviers sont: les vents chauds au cours de la floraison, et les gelées au printemps (Walid *et al.*, 2003).

IV.3.4. Importance socio-économique

Durant les 30 dernières années, la culture de l'olivier est passée de 5,2 à 9,5 millions d'hectares (FAO Stat, 2011). Cette émergence est due principalement à la valeur nutritionnelle reconnue de son huile et à sa plasticité écologique. Avec une superficie actuelle d'environ 9.5 millions d'hectares, soit 865 millions d'arbres, l'olivier occupe le 24ème rang des 35 espèces les plus cultivées (Ellstrand, 2003). Entre 1990/91 et 2010/11, la production en olives de table est passée de 0.95 à 2.56 millions de tonnes, et pour l'huile d'olive, elle est passée de 1,5 à plus 3 millions de tonnes dont 90% de la production est localisée au niveau méditerranéen assurant, par conséquent, 3 % de la production totale d'huile végétale comestible. Selon le Conseil Oléicole International (COI), les principaux pays producteurs sont: l'Espagne, l'Italie, la Grèce et la Turquie avec plus de 80% de la production moyenne (Figure 7). Quatre vingt pourcents de la production en huile est consommée dans le bassin méditerranéen, soit 2,4 millions tonnes en 2010/11 (COI, 2011). Cependant, la demande ne cesse d'augmenter et de se diffuser au delà de l'aire d'origine de l'olivier. A titre d'exemple, la consommation de l'huile d'olive au Etats-Unis est passée de 88,000 en 1990 à 277,000 tonnes en 2011, au Japon de 4000 à 35,000 tonnes et en Australie de 13,500 à 44,000 tonnes (COI, 2011).

IV.4. La domestication de l'olivier: état des connaissances.

L'oléiculture est une des pratiques agricoles les plus anciennes exercée dans le bassin Méditerranéen (Zohary & Spiegel-Roy, 1975). Son histoire est intimement liée aux civilisations qui ont vu le jour autour du bassin Méditerranéen (Grecques, Phéniciens, Carthaginois, Etrusques...). Palamarev (1989) considère que le genre *Olea* existait dans le bassin Méditerranéen depuis l'ère de l'Oligocène (plus de 23 millions d'années). Des données moléculaires ont mis en évidence une divergence entre l'olivier Méditerranéen (*O. europaea ssp. europaea*) et l'olivier sub-saharien (*O. europaea ssp. Laperreni*) à la fin de l'ère du Miocène (plus de 5,3 millions d'années; Besnard et al., 2009).

- **Première hypothèse sur la domestication de l'olivier**

(Chevalier, 1948; Turrill, 1951)

Sur la base des premiers restes archéologiques carbonisés (charbon de bois et endocarpes), la domestication de l'olivier se serait produite entre 5700 et 5200 ans avant l'époque actuelle dans le Proche-Orient (Chevalier 1948; Turrill 1951). Selon cette hypothèse, les oléastres étaient un groupe homogène confiné à l'est du bassin méditerranéen et les oliviers cultivés

dériveraient de ce groupe d'oléastre (Liphschitz et al, 1991). Ensuite, il y aurait eu introduction des formes cultivées de l'est vers l'ouest due aux déplacements humains. Un tel scénario est similaire à la diffusion de la vigne, l'abricotier ou du pêcher en Europe et en Méditerranée. Selon ce scénario, il n'y aurait pas eu de populations d'olivier à l'ouest de la méditerranée avant la domestication. Par conséquent, les populations d'oléastres ou (formes spontanées) ne proviendraient que des noyaux produits par les formes cultivées introduites depuis l'est. Ce scénario a été largement remis en cause.

- **Deuxième hypothèse sur la domestication de l'olivier**
(Zohary et Hopf, 2000 ; Liphschitz et al., 1991)

Zohary et Hopf (2000) considèrent que l'olivier sous sa forme sauvage était présent dans le bassin méditerranéen bien avant le Néolithique; mais soutiennent l'hypothèse d'un centre primaire de domestication à l'est. Cette hypothèse a été largement soutenue par des travaux antérieurs et récents de différentes disciplines (génétiques, anthracologiques, palynologiques, morphométriques et archéologiques) (voir ci-dessous).

IV.4.1. Travaux soutenant une domestication multi-locale de l'olivier.

IV.4.1.1. Données anthracologiques et morphométriques.

Des travaux palynologiques (pollen) ont montré que l'olivier sauvage est indigène en Méditerranée (aussi bien à l'est qu'à l'ouest) depuis au moins les dernières glaciations (26,000-19,000 BP; Pons & Quézel, 1985; Carrión et al., 1995; Carrión et al., 2010) et qu'il a été exploité sans avoir été mis en culture à l'est de la méditerranée depuis l'ère Paléolithique supérieur (19,000 BP; Kislev et al. 1992). Vers 7000-8000 BP (Néolithique), un nombre plus important de noyaux d'olives ont été découverts indiquant une utilisation des oléastres dans l'alimentation humaine (Galili et al., 1988; Zohary et Hopf, 1994). Par ailleurs, au Nord de la mer morte, de nombreux restes carbonisés d'olivier daté de Chalcolithique (5700-5500 BP) ont été retrouvés (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; Galili et al., 1988; Neef, 1990; Liphschitz et al., 1991). Ces fouilles anthracologiques, palynologiques et archéologiques ont permis à Zohary et Spiegel-Roy (1975) et à Liphschitz et al., (1991) de proposer le scénario selon lequel la culture de l'olivier est apparue pour la première fois vers 5200 BP (début l'âge de bronze) et de définir ainsi un premier foyer de domestication de l'olivier au Proche Orient, en Palestine, suivie par une dissémination des variétés vers l'ouest. Terral (1997), en se basant sur plusieurs études (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; Van Zeist 1980; Hopf, 1987), propose un foyer secondaire de domestication en Grèce vers 4500

BP et un foyer tertiaire en Italie vers 3200-3000 BP. La dispersion des variétés serait le résultat des déplacements humains suite aux différentes civilisations qui ont vu le jour sur le pourtour de la méditerranée (phénicienne, grecque, étrusque, romaine, arabe).

Des études anthracologiques (charbons de bois), palynologiques, éco-anatomiques quantitatives et morphométriques sur des restes retrouvés à l'est de l'Espagne et au sud de la France, ont montré une utilisation active de l'oléastre dès le Néolithique (8000-6000 BP; Terral & Arnold-Simmard, 1996; Terral, 1997, 2000; Terral et al., 2004). Ces études sont confirmées par des fouilles archéologiques qui ont permis de découvrir des scrutins datés de 5 000 BP et des moulins à huile dans le Nord de la Corse (Magdeleine & Ottaviani, 1984), témoignant de l'exploitation de l'olivier sauvage pour l'huile à l'ouest de la Méditerranée bien avant la domestication à l'est.

IV.4.1.2. Données génétiques.

Les travaux de génétique ont apporté un important éclairage sur le processus de domestication et les origines de l'olivier cultivé. En effet, l'analyse du polymorphisme de l'ADN nucléaire (isozymes, RAPDs ou SSRs) et chloroplastique des oléastres (Lumaret et al., 2004; Besnard *et al.* 2001; 2002; Khadari, 2005; Breton *et al.*, 2006), ont montré une forte différenciation génétique entre les populations d'oléastres de l'est et de l'ouest du bassin méditerranéen. Les populations d'oléastres de l'ouest sont caractérisées par la lignée maternelle (E1), alors que les oléastres de l'est sont caractérisés par deux lignées maternelles E2 et E3 (Besnard et al, 2007; 2011). Cependant, une telle distinction n'a pas été observée à cause de la dominance quasi exclusive de la lignée maternelle (E1) chez les variétés cultivées (Besnard et al., 2002, 2011; Haouane et al., 2011), indiquant par conséquent l'effet de l'homme dans le déplacement des variétés cultivées principalement de l'est vers l'ouest.

Des études basées sur le polymorphisme nucléaire et chloroplastique ont mis en évidence une sélection multilocale de l'olivier soit à partir des formes locales ou à partir des génotypes introgressées localement (Besnard et al., 2001b; Rotondi et al., 2003; Breton et al., 2008). En effet, avec des marqueurs RAPD, Besnard et al. (2001b) ont montré que les variétés issues de la Turquie, la Syrie, la Grèce et le Sicile sont plus apparentées aux populations d'oléastres de l'est, tandis que les variétés de l'Italie continentale, la France, la Corse, l'Espagne et le Maghreb sont plus proches des populations d'oléastres de l'ouest. Ces

résultent indiquent fortement une sélection locale soit à partir des formes indigènes (cas de la Corse et du Maroc) ou à partir du matériel hybride entre des variétés introduites de l'est et des formes locales (cas de la Tunisie, de l'Italie et de la France) (Figure 8).

En conclusion, les oléastres auraient survécu vraisemblablement dans trois zones de refuges durant les dernières glaciations (120,000 - 20,000 avant J-C): détroit de Gibraltar, le Levant (chypre inclus) et probablement les îles égéennes (Carrión et al., 2010). Ces populations auraient subi des modifications démographiques (ayant pour conséquence une dérive génétique), climatiques et physiques (isolation géographique) conduisant à une différenciation génétique est-ouest. Suite au réchauffement climatique post-glacial (12,000 - 6000 avant J-C), les populations relictuelles auraient colonisé de nouvelles aires à partir de leurs zones refuges. A partir de 5500 ans avant J-C, la domestication de l'olivier aurait été effective aussi bien à l'est qu'à l'ouest avec une dominance de la diffusion des variétés domestiquées de l'est vers l'ouest. Cette diffusion serait le résultat des déplacements humains suite aux civilisations qui se sont succédé dans le bassin méditerranéen. Ces éléments semblent être des arguments forts pour soutenir l'hypothèse d'une domestication multi-locale dans les pays méditerranéens suivie par des déplacements des variétés. Cette hypothèse semble la plus plausible pour expliquer la signature génétique actuelle de l'olivier (Besnard et al., 2001c; Terral et al., 2004; Khadari, 2005; Breton et al., 2006).

IV.5. Diversité variétale de l'olivier

La région méditerranéenne est l'aire de culture de l'olivier par excellence, attesté par un niveau élevé de diversité intra-spécifique et les pratiques associées. Ce vaste patrimoine est représenté par plus de 2000 variétés (Bartoloni *et al.*, 1998), avec plus de 3000 cas de synonymie décrits dans 54 pays. Ces variétés sont conservées dans au moins 100 collections à travers le monde (Bartolini et al., 1998). Ce nombre est vraisemblablement plus élevé en raison du manque d'informations sur les variétés locales mineures (Cantini et al., 1999). En effet, certaines variétés sont largement diffusées comme le cas Picual, Frantoio, Galega et Picholine marocaine; alors que d'autres variétés mineures sont présentes et limitées au village exemple: des variétés traditionnelles marocaines comme Bouchouk, Fakhfoukha...etc.

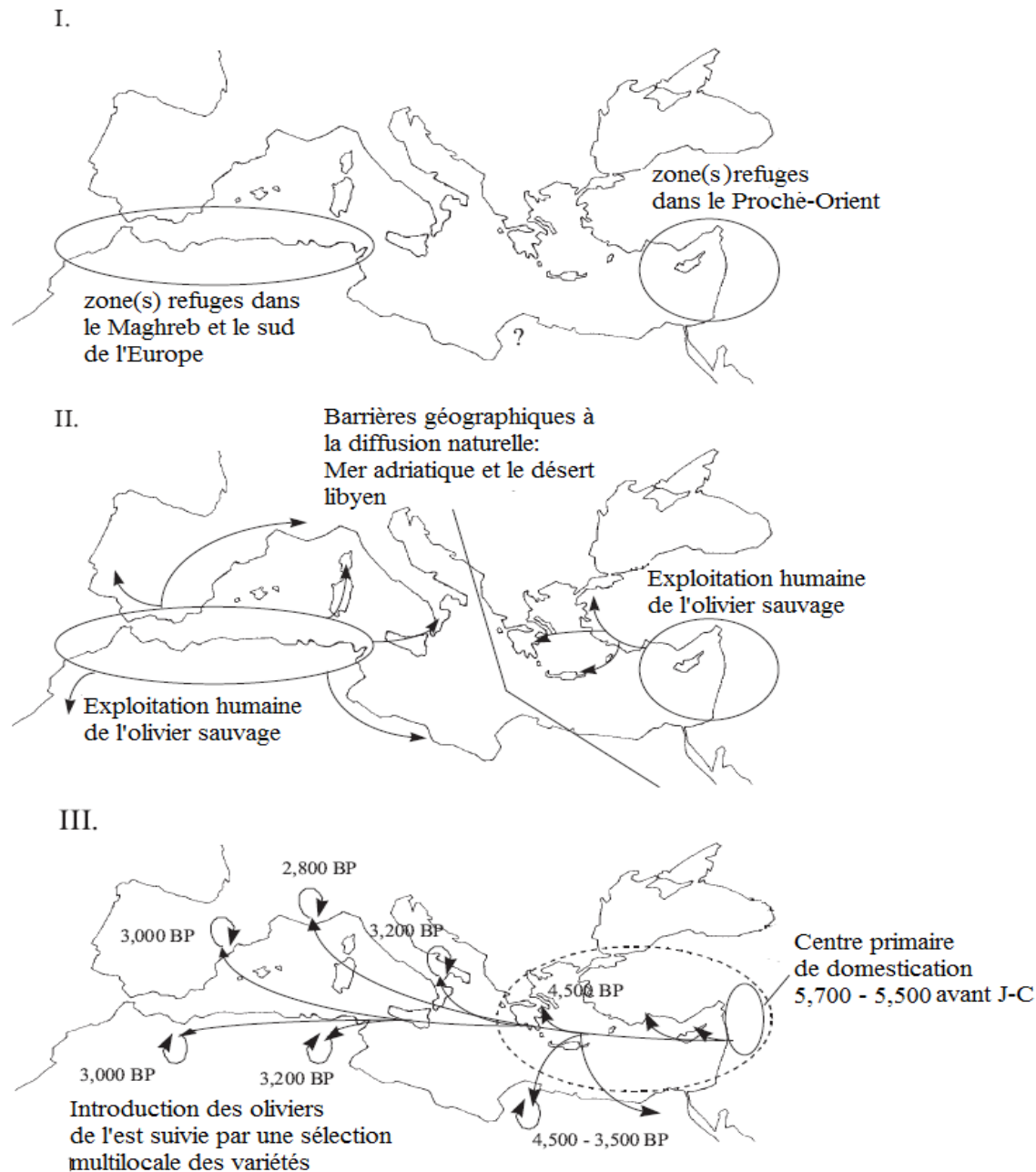


Figure 8. Scenario de domestication et de diffusion de l'olivier dans le bassin méditerranéen depuis les dernières glaciations (Besnard et al., 2001c). (I) Des populations d'olivier sauvage ont subsisté dans deux principales zones refuges durant les dernières glaciations (20,000 – 12,000 avant J-C) : (1) le Maghreb et le sud de l'Europe et (2) le Proche-Orient. Les facteurs climatiques et démographiques auraient conduit à une réduction de la taille des deux populations et par conséquent, une différenciation génétique est – ouest de l'olivier. (II) Suite au réchauffement du climat durant la période post-glaciation (12,000 – 6000 avant J-C), ces populations auraient colonisé de nouvelles aires à partir de leurs zones refuges. (III) La domestication de l'olivier aurait eu lieu à l'est et à l'ouest (5700 - 5500 avant J-C), suivie de diffusions des formes domestiquées du Proche-Orient et des hybridations entre les formes introduites et les formes locales. Les dates d'introduction des variétés sont estimées selon Terral (1997).

De nombreux travaux de collecte ont été réalisés en vue de la gestion, la caractérisation et l'évaluation des ressources d'oliviers, en particulier dans le cadre du projet ResGen, sous l'égide du Conseil Oléicole International, impliquant 16 pays partenaires. Des catalogues de variétés ont été établis au niveau national : en France (Moutier et al., 2004), Algérie (Mendil et Sebai, 2006), Tunisie (Trigui et Msallem, 2002), Sicile (Cantini et al., 1999) Toscane (Italie; Barone et al., 1994). Au niveau international, une première base de données non complète a été construite par Bartolini et al. (1998). Il s'agit de 139 variétés issus de 23 pays dont principalement le sud de l'Europe à savoir l'Italie, l'Espagne, la France et la Grèce (Baldoni et Belaj, 2009). On distingue des variétés cultivées principalement pour les olives de table comme par exemple "Gordale de Sevilla" et d'autres essentiellement pour l'huile comme le cas des variétés "Arlequina" et "Koroneiki", alors que d'autres variétés sont à double fin comme le cas de la "Picholine du Languedoc"

IV.6. Caractérisation des ressources

Le nombre élevé de variétés cultivées d'olivier conduit à des problèmes de confusion dans la gestion des collections et la traçabilité et l'authenticité des huiles d'olive produites, dès lors qu'il existe une incertitude quant à la dénomination correcte des variétés (Cipriani et al., 2002). De nombreux travaux de caractérisation et d'identification des ressources génétiques de l'olivier ont été réalisés dans différents pays méditerranéens. Depuis les premiers travaux de caractérisation (De Candolle, 1886; Ruby, 1918; Chevalier, 1948; Turill, 1951; Hauville, 1953), plusieurs descripteurs ont été proposés pour identifier et distinguer les variétés. Les premiers descripteurs utilisés étaient les caractères morphologiques liés aux fleurs, feuilles, fruits, endocarpes (Barone et al., 1994; Del Rio and Caballero, 1994; Cimato, 1998; Bandino et al., 1995, 1999; Ferrara et al., 2000; Bartolini and Petruccelli, 2002) et le pollen (Bartolini et al., 1992). Ces descripteurs se sont révélés insuffisants du fait de leur faible pouvoir de discrimination et leur instabilité liée à l'interaction avec les facteurs environnementaux. Récemment, d'autres techniques ont été utilisées pour distinguer entre les variétés à savoir l'analyse fractale des noyaux (Barry et al., 2003) et l'analyse morphométriques (Terral et al., 2004).

Des nouvelles approches complémentaires ont été proposées à l'aide des marqueurs biochimiques et moléculaires neutres basés sur le polymorphisme génétique. Le développement technologique associé à la biologie moléculaire a fait des marqueurs moléculaires, basés sur le polymorphisme de l'ADN nucléaire, des outils fiables. Ces

marqueurs ont été largement utilisés avec succès chez l'olivier pour plusieurs objectifs ; (i) étudier la variabilité génétique des variétés (Lopes et al. 2004; Sarri et al. 2006; Baldoni et al., 2009), (ii) retracer l'histoire évolutive de l'espèce (Besnard et al., 2001; 2002; 2007; Breton et al., 2006; Tableau 3), (iii) vérifier la paternité et la compatibilité (Mookerjee et al. 2005, Charafi et al., 2007; Diaz et al. 2006), (iv) établir des cartes génétiques (De la Rosa 2003, Wu et al. 2004, Zin El Abidine et al. 2010, Khadari et al., 2010), (v) assigner des individus aux groupes géographiquement définis (Sarri et al. 2006, Breton et al. 2006, Haouane et al., 2011), (vi) tracer l'authenticité des huiles pour la protection et la détection des fraudes (Testolin et Lain, 2005; Breton et al. 2005; Doveri et al. 2006; Muzzalupo et al. 2007).

Les marqueurs moléculaires basés sur le polymorphisme de l'ADN nucléaire ont montré une grande aptitude à décrire la variabilité génétique et sa répartition au sein des populations et des espèces du genre *Olea*. Différents marqueurs moléculaires ont été appliqués comme les RAPDs (Fabbri et al., 1995; Belaj et al., 1999; Mekuria et al., 1999; Barranco et al., 2000; Gemas et al., 2000; Belaj et al., 2001; Besnard et al., 2001c; Belaj et al., 2002; Guerin et al., 2002; Khadari et al., 2003), les AFLPs (Angiolillo et al., 1999; Rotondi et al., 2003; Owen et al., 2005; Montemurro et al., 2005), les RFLPs (Besnard et al., 2001-2007), les SCARs (Hernandez et al. 2001; Busconi et al. 2006), les ISSRs (Hess et al., 2000 ; Pasqualone et al., 2001 ; Vargas et Kadereit, 2001), les SSRs (Sefc et al. 2000; Rallo et al. 2000; Carriero et al. 2002; Cipriani et al. 2002; de la Rosa et al. 2002; Bandelj et al., 2004; Diaz et al. 2006; Sabino Gil et al. 2006; Breton et al., 2006), les SNPs (Reale et al., 2006) et les DArTs (Belaj et al., 2012).

La reproductibilité, le polymorphisme élevé et le pouvoir discriminant des marqueurs SSR a été montré dans plusieurs études. Sarri et al. (2006) ont montré que seuls trois marqueurs SSR sont capables de distinguer entre plus de 100 génotypes d'olivier. Baldoni et al. (2009) ont proposé une liste consensus de 11 marqueurs SSR considérés comme étant les plus reproductibles et informatifs parmi les 37 pour l'identification variétale. Ces auteurs ont également proposé des profils alléliques pour des variétés références afin d'établir une base de données universelle pour les différentes accessions disponibles (Baldoni et al., 2009).

IV.7. Caractérisation du polymorphisme des génomes cytoplasmiques

Le polymorphisme de l'ADN chloroplastique (ADNcp) et mitochondrial (ADNmt) ont été utilisés chez l'olivier à différentes fins (Figure 9). Les marqueurs cytoplasmiques sont des

marqueurs de choix pour des études phylogéographiques. Compte tenu de leur transmission maternelle (Besnard et al., 2002), l'utilisation de ces marqueurs a permis de détecter des flux de gènes *via* la dissémination des graines (2002b). De plus, ces marqueurs montrent généralement une forte structuration géographique du fait de la dissémination limitée des graines (Petit et al. 2002). De nombreuses études phylogéographiques ont utilisé ces marqueurs pour retracer l'histoire évolutive chez l'olivier à différentes échelles (Besnard et al., 2000; 2002; 2011; Besnard et Bervillé, 2002; Baldoni et al., 2009). Des marqueurs SSR et des séquences ITS-1 ont été développés pour augmenter le pouvoir de discrimination de ces marqueurs (Besnard et al., 2007). Ce travail a permis de mettre en évidence sept lignées d'haplotypes dont les trois lignées caractéristiques de l'olivier méditerranéen (Figure 11; Besnard et al., 2007c). Récemment, davantage de marqueurs chloroplastiques ont été développés sur la base du génome chloroplastique afin d'étudier l'histoire évolutive et le processus de domestication chez l'olivier (Besnard et al., 2011).

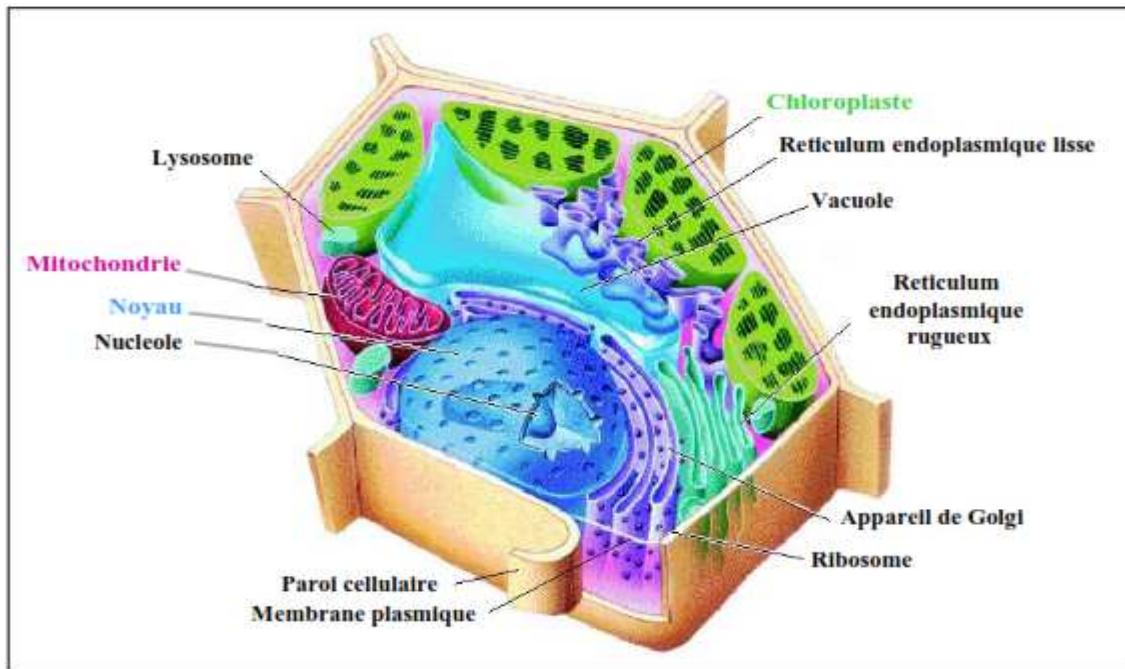


Figure 9. Schéma d'une cellule eucaryote montrant la localisation des trois génomes au niveau du noyau, de la mitochondrie et du chloroplaste.

Genome	ADN nucléaire			ADN mitochondrial			ADN chloroplastique
	DNA _n	DNA _n	DNA _n	DNA _{mt}	DNA _{mt}	DNA _{mt}	DNA _{cp}
lignée	Animaux	Végétaux	Champignons	Animaux	Végétaux	Champignons	Végétaux
Hérédité	Biparentale	Biparentale	Biparentale	Maternelle	Maternelle	Mixte	Mixte
Taux substitution	Variable	Variable	Non connu	Élevé	Très faible	Faible	Faible
Taille génome (kb)	1-1000 x 10 ³	1-1000 x 10 ³	0,1-10 x 10 ³	14-26	200-2500	20-200	120-217
Réarrangements	Fréquent	Fréquent	Fréquent	Très rare	Très fréquent	Fréquent	Rare

Figure 10. Caractéristiques des trois génomes au sein des différents organismes.

Tableau 3. Liste des principales études phytogéographiques basées sur les marqueurs biochimiques et génétiques développés (Synthèse d'après Bracci et al., 2011).

Type de marqueurs	Marqueurs	Développeurs	Références
Biochimiques	Isoenzymes	Hunter et Markert (1957)	Lumaret et al., 2004
	allozymes	---	Lumaret et al, 1997; Lumaret et Ouazzani 2001
	RAPD	Williams et al. 1990 + Welsh et McLelland 1990	Hess et al. (2000); Besnard et al., 2000; Bronzini de Caraffa et al. (2002)
	AFLP	Vos et al. (1995)	Baldoni et al. (2006); Rubio de Casas et al. (2006)
	ISSR	Zietkiewicz et al. 1994	Hess et al. (2000); Vargas and Kadereit (2001)
Moléculaires	SSR	Morgante and Olivieri (1993)	Belaj et al. (2007); Erre et al. (2010); Breton et al., (2006)
	*Polymorphisme ADN ribosomale		
	ITS-1	---	Hess et al. (2000); Besnard et al. (2007b); Baldoni et al. (2009)
	SSR		Besnard et al. (2007c)
	PCR-RFLP	Botstein et al. 1980	Besnard et al. (2001, 2007a)
	*Polymorphisme chloroplastique et mitochondriale		
	PCR-RFLP	Botstein et al. 1980	Besnard and Bervillé (2002), Besnard et al. (2002a, b), Breton et al., 2006.

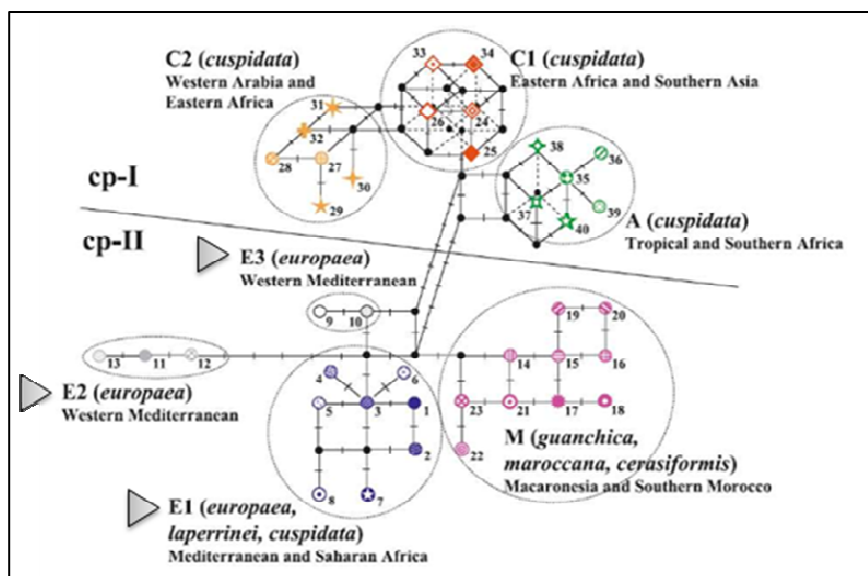


Figure 11. Réseau des haplotypes chloroplastiques du complexe *Olea* (Besnard et al., 2007c). Les trois lignées cytoplasmiques (E1, E2, et E3) caractéristiques de l'olivier méditerranéen (*O. europaea*) sont indiquées.

V. Questions de recherche et objectifs de l'étude

V.1. Questions de recherche

J'ai montré dans la partie introductive que les processus de domestication chez les plantes cultivées par voie végétative, en particulier les espèces fruitières pérennes, diffèrent largement de celles des plantes annuelles. Toutefois, ces espèces ont été domestiquées dans tous les grands centres de diversité et ont répondu (selon les différents contextes et compte tenu des approches de sélection et de la biologie des espèces) à la sélection artificielle par la modification de certains caractères qui peuvent être parfois classés selon le schéma du syndrome de domestication apparu chez les plantes annuelles. La domestication des plantes fruitières pérennes est caractérisée par une large diversité intra et inter-spécifique résultant d'une combinaison de facteurs, comme la biologie de la reproduction, les pratiques de reproduction lors de la mise en culture, l'existence de multiples origines géographiques des populations cultivées liée aux migrations humaines, et l'hybridation consciente et inconsciente entre les espèces sauvages et cultivées.

Divers travaux de génétique et d'ethnobiologie montrent que les agriculteurs n'ont cessé de sélectionner et d'intégrer des plantes issues de semis dans leur stock de variétés cultivées. Ces observations confirment que la domestication des espèces cultivées par voie végétative n'était pas un processus instantané comme le soutient Zohary (2004). Bien que ces observations suggèrent que la domestication des plantes multipliée par voie végétative implique toujours des événements sexuels pour le maintien d'une diversité génétique importante (McKey et al., 2010). Nous avons encore peu de données sur le processus de domestication et de la diversification, en particulier pour les espèces fruitières.

Nous nous sommes intéressés à une plante à multipliée par voie végétative et ayant un rôle socio-économique important, l'olivier (*Olea europaea* L.). De nombreuses questions se posent, tant concernant les pratiques paysannes et le traitement de la diversité des oliviers sauvages et cultivées, que sur les conséquences de ces pratiques sur la structure génétique des variétés d'oliviers et les processus de domestication.

Les travaux antérieurs archéobiologiques (Badal et al, 1994; Figueiral et Terral, 2002; Terral et al, 2004a; Carrión et al., 2010), génétiques (Besnard et al., 2000 ; Besnard et al., 2001b; Baldoni et al., 2006; Breton et al., 2006; 2008) et archéologiques (Zohary et al., 1975; Terral et al., 2004) ont donné une image globale sur le scénario de domestication chez cette espèce

Questions de recherche et objectifs de l'étude

emblématique de la Méditerranée. En effet, ces travaux ont montré que la domestication de l'olivier s'est réalisée à partir de l'oléastre non seulement à l'est, mais aussi à l'ouest de la Méditerranée traduisant l'existence d'au moins deux foyers de domestication chez l'olivier (Besnard et al, 2001, 2002a; Lumaret et al, 2004; Breton et al., 2006). Par ailleurs, la diversité génétique des populations cultivées montre un schéma asymétrique plus complexe (Besnard et al, 2001b; Owen et al, 2005). La dominance de la lignée maternelle des oléastres de l'est chez les variétés cultivées traduisent un processus de domestication à l'est et une diffusion progressive jusqu'à l'ouest de la Méditerranée. Une telle signature génétique illustre les migrations et les échanges humaines se situant dans le cadre d'une multiplicité de civilisations et de leurs pratiques respectives, qui ont eu une grande influence sur la dissémination des oliviers cultivés dans tout le bassin méditerranéen, en particulier d'Est en Ouest (Van Zeist, 1980; Besnard et al. 2001b, Terral et al. 2004). Ces déplacements auraient conduit à une modification de la structure génétique des populations locales à l'Ouest de la Méditerranée.

La contradiction apparente concernant la répartition des populations cultivées et les oléastres a alimenté le débat sur l'origine des formes cultivées à l'échelle locale. De nombreux travaux ont étudié la proximité génétique entre les oliviers sauvages et cultivés pour inférer l'origine des variétés cultivées. Certains travaux ont suggéré l'existence d'échanges de matériel génétique par hybridation (Besnard et al., 2001a; Baldoni et al., 2006; Belaj et al., 2007; 2010), tandis que d'autres ont proposé l'existence d'une succession de plusieurs événements de domestication liée à la continuité des flux de gènes entre les formes sauvages et cultivées (Vargas and Kadereit 2001). Cependant, la question des origines des variétés de l'ouest de la Méditerranée reste toujours ouverte. Au regard des résultats et des thèses proposées, une question centrale émerge qui est d'étudier les processus de domestication et de diversification locale de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée. En effet, nous supposons que cette région est une zone de brassage de deux "pools" génétiques initialement différenciés, par conséquent c'est une zone qui devrait être caractérisée par une plus grande diversité d'olivier par rapport à la zone de l'est de la Méditerranée. Ainsi, deux hypothèses peuvent être formulées : (i) Diffusion des variétés de l'est et qui se sont multipliés végétativement à côté des variétés domestiquées localement à l'ouest de la Méditerranée. (ii) Diffusion des variétés et leur introgression par le "pool" génétique local de l'ouest de la Méditerranée.

Questions de recherche et objectifs de l'étude

Cette question interroge la biologie de l'espèce et sa biologie de reproduction, mais elle interroge également les pratiques humaines qui gèrent et maintiennent la diversité.

Dans ce contexte, les premiers travaux d'Aumeeruddy-Thomas (2010) et Aumeeruddy et *al.*, (2012) interrogent les processus de domestication par une analyse des représentations, des pratiques et des usages du figuier et de l'olivier notamment dans le nord du Maroc. Ces travaux avaient en outre pour objectif d'examiner les processus socioculturels et historiques qui fondent les relations des groupes sociaux à la diversité variétale arborée et leurs modes de traitement. Ces travaux montrent que la différenciation entre le sauvage et le cultivé concernant les pratiques et les usages constitue plus une continuité qu'une séparation nette entre le compartiment sauvage et cultivé. Par l'étude des classifications des arbres issus de semis à la fois chez le figuier et chez l'olivier, ces travaux montrent des classifications des formes spontanées qui dénotent des processus de pré-domestication et une incorporation de ces formes spontanées dans les dynamiques des agro-écosystèmes locaux. Au regard de ces résultats et du manque de travaux sur les processus de diversification de l'olivier à une échelle spatiale fine, des questions sur les processus de sélection et de diversification locale émergent et prennent toute leur importance.

Dans cette thèse, je vise à comprendre les processus de domestication chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée et comment les paysans traitent la diversité de l'olivier dans des agro-écosystèmes traditionnels méditerranéens comme ceux du Maroc.

V.2. Démarches et objectifs : vers une approche multidisciplinaire

Sur la base des questionnements scientifiques et des objectifs, mon travail se fonde sur une hypothèse centrale qui est la suivante : les pratiques humaines induisent des pratiques différenciées favorables à la diversité biologique intra-spécifique et la diversification y compris dans des contextes agro-environnementaux changeants. J'ai fondé ma démarche sur une double approche : génétique et ethnobiologique. La première approche porte sur une analyse phylogéographique pour étudier des séquences évolutives sur une échelle de temps et d'espace large, la méditerranée, et l'autre approche focalise sur l'étude des processus de diversification et des pratiques actuelles à une échelle locale, le Maroc. La combinaison de ces deux approches permettra de donner une image globale sur les processus de domestication chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée.

Dans la première étude, j'examine les pratiques de diversification selon une approche ethnobiologique à travers l'étude des nomenclatures et les systèmes de classification des

Questions de recherche et objectifs de l'étude

oliviers dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains. Il s'agit de comprendre comment les paysans traitent la diversité variétale de l'olivier dans un contexte fortement impacté par une seule variété, la "Picholine marocaine". Sur la base d'enquêtes semi-dirigées menées auprès des paysans et en s'appuyant sur l'analyse de leur perception de la diversité variétale, nous extrairons les critères d'identification et les logiques de classification permettant de maintenir et gérer la diversité. Nous confronterons par ailleurs ces logiques locales à nos résultats en génétique pour tenter de discerner ce que représente sur le plan génétique les différents modes de traitement de la diversité des variétés par les paysans.

Dans la deuxième étude, je m'appuie sur une approche phytogéographique en utilisant les marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques et les méthodologies de génétique des populations classiques et de type Bayesian pour :

- 1- étudier la structure de la diversité des variétés cultivées et les oléastres;
- 2- clarifier les origines des variétés cultivées et des oléastres à l'aide de l'analyse de la lignée maternelle et du polymorphisme de l'ADN nucléaire ;
- 3- et enfin, déduire le scénario de diversification et le valider par des approches de type *ABC* (Approximative Bayesian Computation)

Dans ce chapitre, je développe en détails les aspects suivants :

- Etude des ressources génétiques marocaines en vue de clarifier les origines, les processus de domestication des variétés cultivées dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains en particulier ceux ayant une lignée maternelle de l'est de la Méditerranée.
- Positionnement des oliviers marocains par rapport aux variétés méditerranéennes afin d'en déduire les origines des variétés cultivées à l'ouest de la Méditerranée.
- Etude de la structure de la diversité et les origines des variétés cultivées méditerranéennes en comparaison avec les oliviers sauvages prospectés à l'échelle du bassin méditerranéen.
- Perte de la diversité associée à la domestication par comparaison des niveaux de diversité entre les oléastres et les variétés cultivées d'une part et entre les "pools" cultivés définis sur la base de la géographie et de la structure génétique.
- Validation du scénario sur les processus de diversification variétale de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée par l'approche *ABC* en estimant le taux d'introgession des variétés cultivées par le "pool" génétique locale de l'ouest de la Méditerranée.

**Comment les paysans traitent la diversité
variétale de l'olivier dans les agroécosystèmes
traditionnels marocains ?**



CHAPITRE II : Comment les paysans traitent la diversité variétale de l'olivier dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains ?

I. Introduction

Les travaux menés dans des agro-écosystèmes variés (par exemple: le manioc en Guyane (Elias et al., 2000)), le maïs au Mexique (Perales et al., 2005), le taro au Vanuatu (Caillon et al., 2006) ; le sorgho et l'igname dans le centre et l'ouest africain ; Barnaud et al., 2007 ; Scarcelli et al., 2006, etc.), aboutissent à la conclusion selon laquelle les pratiques paysannes complexes et conscientes constituent un moteur principal dans les processus de domestication et de diversification variétale. Cependant, comment ces pratiques paysannes agissent-elles sur la diversité variétale arborée en Méditerranée ? Cette question est relativement peu abordée à l'échelle de la Méditerranée surtout chez l'une des espèces fruitières emblématiques de cette région, l'olivier (*Olea europaea* L.), qui est connue pour son rôle prépondérant dans les agro-écosystèmes méditerranéens (Aumeeruddy-Thomas 2010 ; Aumeeruddy-Thomas *et al.*, 2012).

I. 1. L'agrobiodiversité arborée : un sujet peu abordé ?

De nombreuses études fondées sur diverses approches et analyses ont cherché à comprendre la domestication des espèces cultivées et à examiner particulièrement le modèle de la diffusion de l'agriculture. En méditerranée, Ces travaux ont concerné la domestication des céréales et d'autres espèces comme les légumineuses, alors que les espèces fruitières ont été peu étudiées (Zohary et Hopf, 2000; Terral *et al.*, 2004). Chez ces espèces, la question de l'intérêt des sociétés contemporaines méditerranéennes et l'importance socioculturelle vis-à-vis de l'agrobiodiversité arborée a été peu abordée, mis à part des études historiques (Gsell, 1914).

Les premiers travaux ont été menés sur le figuier par une approche ethnobotanique dans le cadre de la thèse de Hmimsa (2009). Dans cette étude, Hmimsa *et al.*, (2012) ont étudié plus particulièrement les représentations, les usages et les pratiques autour des variétés cultivées de figuier (*Ficus carica* L.) dans le Rif (Nord du Maroc) en s'appuyant sur l'analyse des nomenclatures et des classifications ainsi qu'une étude fine de l'ensemble des pratiques de gestion. Ces travaux montrent que la grande diversité intra-spécifique du figuier est associée à une complexité de nomenclatures et un système classificatoire qui place cette espèce au

centre de la vie domestique. Ils montrent aussi l'importance des variétés dans la cadre des systèmes d'échanges, des dons et sur le plan agronomique. Le maintien de cette diversité intra-spécifique par les populations du Rif est lié à son importance dans de multiples dimensions socio-économiques, culturelles et religieuses. En effet, Hmimsa *et al.*, (2012) ont rapporté que les figes (fraîches ou séchées) servent à la fois pour l'autoconsommation et comme source de revenu. Les figes servent, également, comme aliment de base dans les échanges, dans les festivités et dans les fêtes religieuses. Par ailleurs, cette étude, soutenue par d'autres travaux (Jabiot 2008; Aumeeruddy-Thomas, 2010), suggère que la diversification variétale du figuier valorisent les échanges parmi les patrilignages proches. Par une approche génétique, Achtak *et al.*, (2010) montrent l'existence d'une importante diversité variétale chez le figuier au Maroc (194 génotypes définis parmi 277 arbres étudiés). En comparant la diversité issue de la variation somaclonale à celle liée à la reproduction sexuée, ces auteurs soutiennent l'hypothèse selon laquelle la grande diversité variétale est le résultat d'une sélection de figuiers issus de semis et de leur incorporation au sein des variétés clonées par bouturage et greffage.

Cette hypothèse est consolidée par les travaux d'Aumeeruddy-Thomas (2010) et Aumeeruddy-Thomas *et al.*, (2012) sur l'olivier et le figuier dans le nord du Maroc, qui indiquent l'existence d'un continuum entre ce qui est communément reconnu comme un sauvage (un échappé de culture ou issu du semis) et une variété multipliée végétativement (bouturage ou greffage). Ces travaux mettent l'accent sur les relations entre des espaces différenciés selon leur degré de domesticité (proximité à l'unité domestique ou faisant l'objet de transformation et de formes de contrôle plus ou moins poussées) et les différents niveaux de contrôle sur les variétés multipliées végétativement et les arbres issus de semis. Ils suggèrent, grâce à une analyse des pratiques paysannes, des catégories appliquées à ces différents types d'arbres et d'espaces, l'existence d'un processus de domestication et de diversification variétale par le maintien dans le domaine cultivé d'arbres issus de semis et une incorporation continue de celles-ci parmi les variétés cultivées végétativement.

Le niveau élevé de la diversité intra-spécifique du figuier, la complexité du système de nomenclatures des variétés, ainsi que le système de classification montre un traitement de la diversité qui tend vers une profusion de variétés. En effet, 133 variétés ont été répertoriées au nord du Maroc avec des techniques et des modalités d'incorporation de nouvelles variétés qui sont très contrastées par rapport au traitement de l'olivier dans les mêmes agro-

écosystèmes (Hmimsa *et al.*, 2012). Le faible niveau de diversité de l'olivier dans le Rif pourrait être imputé à son histoire sociopolitique en tant qu'espèce fortement liée à des politiques agraires centralisées et à un objectif de production pour le commerce. En revanche, la diversité très importante du figuier est liée en partie au fait que cet arbre n'a pas fait l'objet de politique de développement centralisée et est essentiellement destinée à un usage très localisé et des circuits commerciaux très courts.

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons à la perception de différents groupes sociaux marocains formant collectivement la société marocaine, et à la façon dont ils nomment, utilisent et classent les variétés d'olivier, et les variations interspécifiques de cette espèce au sein des agro-écosystèmes variés et présentant, par ailleurs, un grand nombre d'autres espèces cultivées.

I. 2. La diversité variétale de l'olivier au Maroc, une situation particulière

A la différence d'autres pays méditerranéens qui comprennent une importante diversité variétale comme l'Italie (environ 500 variétés ; Albertini *et al.*, 2011), la Tunisie (29 variétés nommées; Grati-Kamoun *et al.*, 2006), le Portugal (29 variétés nommées ; Cordeiro *et al.*, 2008) ou la France (environ 77 variétés; Khadari *et al.*, 2003), l'olivier cultivé au Maroc se distingue par l'existence d'une variété dominante, la "*Picholine marocaine*" (Khadari *et al.*, 2008), représentant 98 % des oliviers cultivés (Boulouha *et al.*, 1992). En terme de dénominations et à la différence des figuiers, les oliviers ne sont pas soumis à une catégorisation fine (Jabiot 2008, Aumeeruddy-Thomas 2010; Hmimsa *et al.*, 2012). Ces travaux mettent en évidence un traitement bipolaire, chez l'olivier, en distinguant les oliviers *Beldi*, définis comme des oliviers locaux ou autochtones, et les oliviers *Roumi*¹⁰ dont l'origine est perçue comme étrangère ou allochtone ou du moins ne correspondant pas à un olivier local. Cette catégorisation dichotomique fondée sur une appréhension du local et de l'étranger est redéployée à tous les stades de la production, de la plantation à la récolte. En revanche, il n'y a qu'une seule huile extraite à partir des olives locales quelles soient *Beldi* ou *Roumi*, l'huile produite est toujours dite *Beldi*. Ceci indique donc que ce n'est pas l'origine, ni la variété qui définit le *Beldi* mais la façon de faire et les techniques employées (Jabiot

¹⁰ Roumi : Au Maroc, en milieu rural et urbain, plusieurs produits de consommation courante (le savon, l'huile, le beurre, la levure, etc.) sont classés en *Roumi et Beldi*. Le mot *Roumi*, qui dériverait d'al-roum (Byzance), désigne le chrétien et tout ce qui est originaire de l'Occident. Le mot *Beldi* signifie littéralement « du pays » (*balad*) et s'applique à tout ce qui est exclusivement « local » et « indigène » (Rachik, 1997).

2008, Aumeeruddy-Thomas 2010). Par ailleurs, des travaux en cours (Aumeeruddy-Thomas & Moukhli, données non publiées) ont identifié qu'à l'échelle du Maroc, une grande diversité d'huiles différentes sont fabriquées selon des procédés différents de fabrication tendant à montrer que la diversité est créée non pas sur la base de la diversité variétale mais sur la base des processus de fabrication. Enfin Jabiot (2008), évaluant la situation chez les Bni Ahmed en pays Jbala dans le Rif, et constatant la prépondérance de la variété *Zeitoun ou Zeitoun Beldi* correspondant à la "Picholine marocaine" aboutit à la conclusion suivante : La quasi exclusivité d'une seule variété cultivée dénote des processus de diffusion et de perpétuation tout à fait différents du figuier.

Les travaux génétiques de Khadari *et al.*, (2008)¹¹ menés sur des oliviers anciens échantillonnés dans des agro-écosystèmes traditionnels ont permis d'identifier 60 génotypes (Profils SSR) sur la base de 215 arbres analysés utilisant 15 marqueurs microsatellites (SSR). Ceci montre l'importance de la diversité variétale marocaine en olivier malgré la dominance de la "Picholine marocaine". Parmi les 215 arbres analysés, 112 ont le même génotype que celui de la variété dénommée localement *Zeitoun*¹² et appelée essentiellement par les agronomes et les horticulteurs marocains, *la Picholine marocaine*. Ces travaux ont permis d'identifier également des variétés traditionnelles nommées (*Bouchouk, Bouchouika, Bouchouk, Bouchouk, Meslala, Fakhfoukha, Hamrani*, etc.) et des arbres présentant des traits spécifiques, mais pour lesquels les agriculteurs n'ont pas donné de dénominations.

L'analyse de l'ADN chloroplastique de ces génotypes a permis de détecter les trois lignées cytoplasmiques identifiées auparavant par Besnard *et al.*, (2007)¹³ dont 73% portent le cytoplasme de l'est y compris la variété dominante, *la Picholine marocaine* et les variétés traditionnelles nommées. Enfin, les variétés qui sont domestiquées localement portant les cytoplasmes de l'ouest (E2 et E3) ne portent pas de noms selon Khadari et al (2008).

¹¹ Ces travaux montrent qu'au Maroc il y a une diversité génétique de l'olivier structurée entre quatre zones géographiques prospectées (Le Nord-ouest, le Nord-centre, l'Atlas et le Sud-ouest).

¹² *Zeitoun* : L'expression est d'origine sémitique (Bartolini 2002). Au Maroc, *Zeitoun* est une dénomination locale qui signifie l'olive et par extension l'olivier. Elle est couramment utilisée pour désigner la variété dominante au Maroc, *la Picholine marocaine*. Ce dernier nom étant un nom usuel parmi les horticulteurs et agents de l'INRA Maroc.

¹³ Chez l'olivier, l'analyse de l'ADN chloroplastique montre la présence de trois lignées cytoplasmiques: E1 caractéristique des populations de l'Est Méditerranéen ; E2 et E3 caractérisent les populations d'oliviers de l'Ouest Méditerranéen.

I.3. Questions de recherche

Nous mettons à profit la situation du Maroc pour explorer plus en avant la façon dont les paysans se comportent vis-à-vis de la dominance d'une seule variété, la pauvreté de la nomenclature des variétés d'oliviers ainsi que l'absence de noms pour les autres types d'oliviers. Cette situation soulève les questions suivantes :

- Indépendamment de la façon dont les paysans nomment les variétés, dans la pratique, comment les distinguent-ils et que signifie la diversité variétale en olivier dans les différents contextes économique, social et culturel marocains ?

- Quelles sont les critères de distinctions utilisés et comment les paysans se comportent-ils vis-à-vis de ce manque relatif (comparée aux situations des pays voisins) de diversité ? Existerait-il des processus de diversification en cours ?

- Nous cherchons à savoir si la classification *Beldi-Roumi* est la seule qui caractériserait l'olivier au Maroc ? Quelles relations sont établies entre le *Beldi et le roumi* ?

Sur la base de ces questionnements scientifiques et de ces objectifs, le travail se fonde sur l'hypothèse suivante : *les pratiques humaines qu'elles soient concrètes ou symboliques contribuent au maintien de la diversité variétale et à son enrichissement consciemment ou inconsciemment.*

I.4. Objectifs et démarche

Cette étude a pour objectif de comprendre la façon dont les paysans qualifient et classent les variétés d'oliviers dans le cadre contemporain et dans la mémoire orale. Il s'agit d'identifier les dénominations, les classifications, les pratiques et les usages se rapportant à différentes variétés d'olivier et de les confronter à la diversité des morphotypes rencontrés, ce qui constitue une démarche classique en ethnobiologie. Nous confronterons par ailleurs ces logiques locales à nos résultats en génétique pour tenter de discerner ce que représente la diversité des variétés perçues et nommées par les paysans. Pour cela, nous avons adopté une démarche basée sur une étude ethnobiologique à deux échelles d'étude :

- Une étude à une échelle nationale au Maroc : elle sera axée sur une approche descriptive et une analyse des nomenclatures utilisées par les paysans dans les zones oléicoles traditionnelles et une identification des modes classificatoires.
- Une étude à une échelle locale dans deux villages avec des caractéristiques écologiques, socioculturelles et socio-économiques contrastées. L'objectif est de faire une analyse fine

sur les différentes modalités d'usage pour les variétés utilisées et connues afin de préciser et définir l'attitude de la société vis-à-vis de la diversité variétale en analysant plus en détail les techniques, les modes de conduite, et le contexte social vis-à-vis de la diversité des variétés et des oléastres sur le plan spatial.

Dans ce chapitre nous développons les aspects suivants :

- Les relations que les paysans établissent avec la diversité variétale de l'olivier, leurs motivations, les usages et les pratiques associées à l'échelle des différents agro-écosystèmes traditionnels marocains. Nous analysons les nomenclatures des variétés d'oliviers et les systèmes de classification et dans une moindre mesure les pratiques et les usages.
- Les relations entre diversité nommée, catégories paysannes et génotypes (profils moléculaires). Sur la base des génotypes identifiés lors de cette étude, nous analysons les relations entre la classification des génotypes (liés par une proximité génétique plus ou moins grande qui est révélée par une analyse d'arborescence) aux noms recueillis par le biais des enquêtes ethnobiologiques à l'échelle des différentes régions.
- Par l'analyse génétique, nous allons vérifier dans quelle mesure chacune des variétés cultivées constitue un génotype unique ou un mélange de génotypes. Dans ce contexte, nous examinons les cas d'homonymies et de synonymies en confrontant les logiques génétiques et linguistiques, et en examinant les recoupements et les discordances à l'échelle locale (village, villages proches, ou même entité géographique).
- Sur la base des génotypes identifiés, nous analysons la distribution de génotypes/noms recueillies à l'échelle des différentes régions en vue de vérifier les concordances entre techniques et pratiques, d'une part et patrons de distribution.
- D'autre part, nous déterminons la part de pratiques humaines qui déterminent cette distribution par rapport à celle qui découle de la biologie et de l'écologie de l'espèce.
- A partir des nomenclatures, les usages et les éléments du discours recueillis sur les variétés à une échelle locale dans les deux sites, Chrafate et Demnate, nous proposons un schéma de classification locale qui montre comment les paysans traitent la diversité intra-spécifique et les liens perçus entre les variétés.
- A quoi le terme variété correspond-il pour le paysan localement?

II. Matériels et méthodes

II.1. Zone d'études et groupes socioculturels

Notre étude a été réalisée à l'échelle de l'ensemble du Maroc afin d'effectuer un inventaire général sur les différentes appellations et dénominations effectivement utilisées et sur des nomenclatures non encore recensées de variétés d'oliviers. Une deuxième échelle d'étude locale est proposée au niveau de deux villages présentant des contextes socio-économiques et culturels contrastés et une approche de la diversité de l'olivier très différente.

Le Maroc (44.630.000 ha de superficie) s'inscrit dans le classement bioclimatique méditerranéen (Köppen, 1936)¹⁴ bien qu'il renferme des régions sahariennes dans le sud et des massifs montagneux à l'intérieur (Atlas) avec des altitudes culminant à 4167 m. Il est caractérisé par un été chaud et sec et un hiver court, relativement humide et froid, et variable d'une région à l'autre. L'influence combinée de l'océan (2,934 km de côtes), la mer méditerranéenne et la présence des chaînes de montagnes (Atlas et Rif) donne lieu à des paysages contrastés avec une très grande diversité d'habitats et de conditions biogéographiques et topographiques. Dans ces régions très diversifiées, les précipitations annuelles varient de 100 mm/an dans les régions présahariennes et sahariennes à 1,200 mm/an dans le Rif et le Moyen Atlas. La Figure (1.A) met en exergue une variabilité des cumuls pluviométriques annuels moyens sur la période 1971-2000¹⁵ du nord au sud et d'est en ouest. La culture de l'olivier dans le sud est limitée par les températures fortes et les conditions arides et sahariennes, surtout par le manque d'eau. Au regard de l'ensemble de ces facteurs sans négliger le haut degré d'aridité, le Maroc possède des conditions biogéographiques très différentes (Balaghi et al., 2008).

La société marocaine contemporaine est une société caractérisée par la coexistence de deux principales langues : *darija* (dialecte à fondement arabe marocain) et le berbère constitué de trois dialectes : le *Tachelhit* parlé dans le sud, (ii) le *Tamazight* dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas et (iii) le *Tarifit* dans le nord (les montagnes du Rif). Les Berbères sont les premiers habitants connus du Maroc (Boukous 1995). Le pays et ses habitants ont été

¹⁴ La classification de Köppen est une classification des climats fondée sur les précipitations et les températures. Elle a été inventée par Wladimir Peter Köppen durant les années 1920. Une nouvelle version de cette classification a été présentée par Rudolf Geiger en 1961. Selon la carte des types de climats de Köppen-Geiger de la période 1950-2000 (Peel et al., 2007), Maroc en allant du nord au sud du Maroc, on rencontre les climats suivants : méditerranéen chaud, semi-aride chaud, désertique froid et désertique chaud.

¹⁵ Source : Direction de la Météorologie Nationale, Maroc.

influencés depuis les temps anciens par plusieurs civilisations qui ont apporté des connaissances riches et variées sur le matériel végétal et les techniques, sur les systèmes politiques, d'organisation sociale, des terres, ainsi que des systèmes de croyances. Parmi ces différentes civilisations, on peut citer les Phéniciens, les Carthaginois, les Grecs, les Romains, les Vandales et les Arabes. Ces derniers ont islamisé massivement les populations locales à partir de 672 après J.C. (Sadiqi 1997)¹⁶.

II.2. Choix et échantillonnage des sites

II.2.1. Présentation des agro-écosystèmes où l'olivier est cultivé

Au Maroc, l'oléiculture revêt un rôle socio-économique important. En effet, l'olivier constitue à l'échelle nationale la principale essence fruitière, tant par la superficie implantée estimée à 560.000 ha (55 % de la surface occupée par l'arboriculture ; Akesbi, 2003), que par le nombre d'arbres estimé à 60 millions d'oliviers. L'olivier, par sa présence, représente un élément caractéristique et distinctif des agro-écosystèmes traditionnels, en particulier dans le nord du Maroc. Les prospections et les analyses génétiques réalisées par Khadari *et al.*, (2008) ont montré que le nord du Maroc semble avoir une plus grande diversité de génotypes par rapport à la deuxième région située dans le centre-sud du Maroc. Par ailleurs, les travaux d'ethnobiologie menés par ailleurs dans le Nord montrent un traitement de l'oléastre très spécifique au nord du Maroc, à savoir son usage extensif comme porte greffe dans des conditions de culture pluviale, mais également son utilisation et sa présence au sein du domaine cultivé (Aumeeruddy-Thomas, 2010, Aumeeruddy-Thomas *et al.*, 2012). Les experts de l'INRA ont indiqué par ailleurs que la technique la plus répandue dans le sud est la propagation par bouture associée à une grande diversité de techniques d'irrigation (segua, irrigation gravitaire). Compte tenu des facteurs agronomiques, climatiques, socioculturels et des pratiques associées que nous expliquons plus en détails plus loin, nous pouvons distinguer deux situations distinctes caractérisant deux grandes zones oléicoles au Maroc qui sont le nord et le centre-sud (Figure 12 et Figure 13).

¹⁶ Sadiqi, 1997, Grammaire du berbère, Harmatan, Paris.

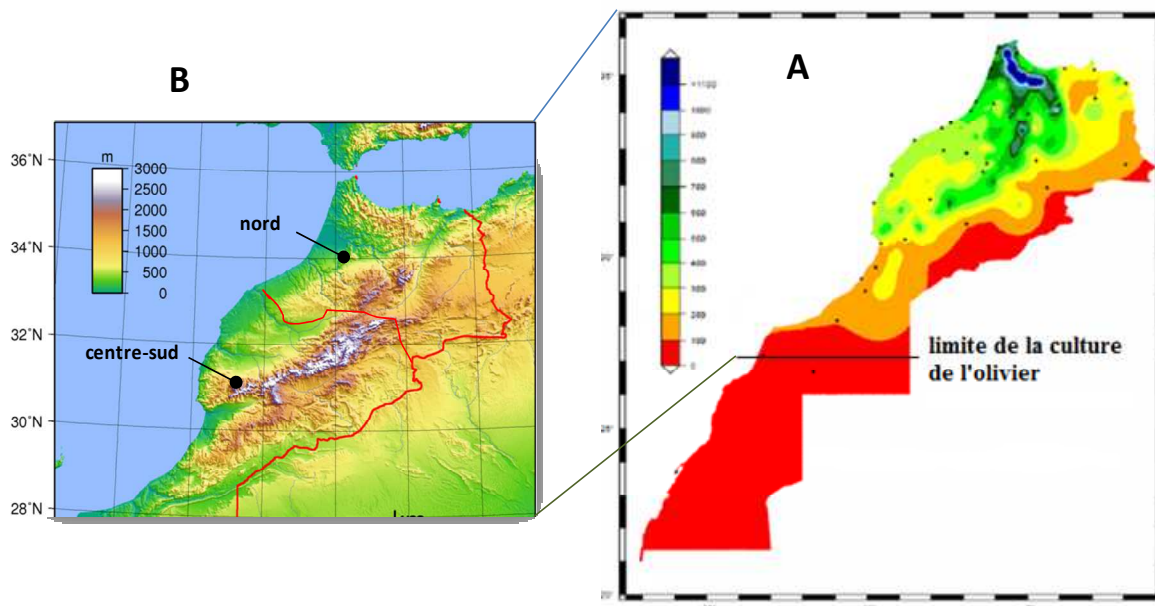


Figure 12.A. Pluviométrie annuelle moyenne au Maroc calculée sur la période 1971-2000 (Source : Direction de la Météorologie Nationale, Maroc). (La ligne représente la limite de la culture de l'olivier **sous irrigation**).

Figure 12.B. localisation des deux grandes zones oléicoles du Maroc considérées pour cette étude (le nord et le centre-sud).

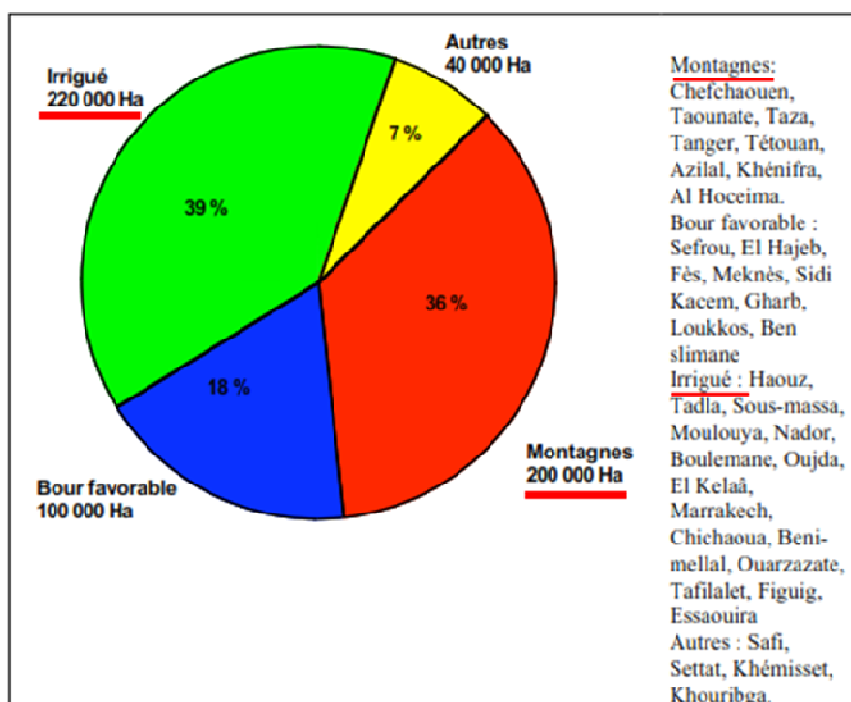


Figure 13. Répartition du verger oléicole national par zones agricoles.

II.2.1.1. Les agro-écosystèmes du nord du Maroc

Les agro-écosystèmes traditionnels du nord du Maroc, sont occupés par une population rurale relativement dense, caractérisées généralement par des pratiques de polycultures qui montrent un niveau de diversité inter-spécifique et intra-spécifique remarquable. Dans le Rif, Hmimsa et Ater (2008) identifient un nombre important d'espèces et de variétés de céréales, de légumineuses et d'arbres fruitiers, sans négliger l'exploitation potentielle de certaines essences naturelles forestières. Dans les agro-écosystèmes du Nord du Maroc, l'olivier est cultivé soit dans des zones de culture pluviale classés par les agronomes de l'INRA Maroc comme «Bour favorables; Séfrou, Fès, Meknès, Sidi Kacem), soit dans des zones de montagnes de «Bour défavorables» (Chefchaouen, Ouazzane, Taouate, Taza, Tanger, Tétouan; Figure 13). La pluviométrie est la plus haute du Maroc, mais les pentes fortes, les sols pauvres, la structure foncière en très petites exploitations, l'absence de processus techniques modernes adaptés à ces conditions de montagne limitent le rendement (Hmimsa, 2009). Les hommes de tout temps et au cours de nombreuses générations y ont sélectionné des cultures rustiques et adaptées.

Sur le plan des pratiques de reproduction de l'olivier, Aumeeruddy-Thomas (2010) montre que l'olivier est principalement cultivé par la technique du greffage dans le nord en plus du bouturage ligneux qui y est peu répandu. L'oléastre fait partie de la végétation naturelle des matorrals¹⁷ du Nord du Maroc représentent des porte-greffes déjà sélectionnés naturellement pour résister aux conditions environnementales de cette région où la pratique sur l'oléastre est perçue par les paysans comme la mieux adaptée. Cette technique est par ailleurs répandue sur tout le pourtour méditerranéen et a été identifiée depuis la Grèce Antique. Dans les régions "Bour favorables" comme le cas de Volubilis et Meknès, la technique du greffage sur l'oléastre ou sur les variétés cultivées d'olivier est moins pratiquée dans les zones irriguées que dans les anciens vergers.

II.2.1.2. Les agro-écosystèmes du centre-sud marocain

Les agro-écosystèmes du centre-sud (zones du Haut Atlas, Haouz, Tadla, Souss-Massa, El Kelaâ, Marrakech, Chichaoua, Béni-Mellal, les zones oasiennes et les zones sahariennes), se situent dans le climat semi aride à aride, caractérisées par de faibles précipitations annuelles

¹⁷ Les matorrals : c'est un type de végétation méditerranéenne relativement aérée, reconnaissable notamment à la présence de chênes de petite taille, d'oliviers, d'arbousiers, etc.

(Schulz et Judex, 2008). Dans ces conditions, l'olivier nécessite une forte irrigation malgré sa grande adaptabilité au climat semi-aride. Les oliviers peuvent être associés à l'arganier dans les arganeraies, au palmier dattier dans les oasis, aux amandiers dans l'Atlas et l'Anti Atlas. Les oliviers sont en association aussi avec d'autres espèces comme les céréales (blé et orge) dans les zones du Haut Atlas et le Haouz. Qu'il s'agisse de vergers traditionnels ou modernes et à l'inverse du nord, l'olivier est principalement multiplié par de grosses boutures ligneuses, ceci étant associé dans toutes les régions du sud à des pratiques d'irrigation. Contrairement aux cultures Bour où les espèces et les variétés doivent être adaptées à de nombreuses micro-variations environnementales, la présence du système d'irrigation entraîne une homogénéisation de l'apport en eau et très probablement une homogénéisation au cours du temps également de l'ensemble de l'habitat créé par les hommes comme dans le cas des agro-écosystèmes oasiens.

Les deux grandes zones que nous distinguons, le nord et le centre-sud se distinguent donc par des cultures non irriguées et une dominance de la technique du greffage sur oléastre dans le nord et par une dominance de culture irriguées et par la technique du bouturage ligneux dans le centre-sud. Ces deux situations bioclimatiques identifiées entre le nord et le centre sud, qui sont corrélées à deux grands ensembles de pratiques techniques nous conduisent à nous demander si elles pourraient correspondre à des modes contrastés de traitement de la diversité intra-spécifique de l'olivier.

II.2.1.3. L'étude à l'échelle globale au Maroc

L'étude de la diversité génétique de l'olivier marocain, réalisée par Khadari et al (2008), a permis de déterminer quatre zones géographiques génétiquement différenciées, correspondant au nord-ouest, nord-centre, à l'Atlas et au sud-ouest. La différenciation génétique révélée par l'utilisation des marqueurs moléculaires (SSRs) est liée à la composition en géotypes caractérisant chaque zone. Nous avons refait un échantillonnage dans ces quatre zones auxquelles nous avons ajouté deux autres (le Rif et les oasis) afin d'intégrer de nouveaux types d'agro-écosystèmes (oasiens et les montagnes du Rif). Au total, 16 districts¹⁸ ont été étudiés, correspondant à 29 sites (1 à 3 sites pour chaque district) répartis dans les 6 principales zones d'oléiculture anciennes et traditionnelles (Figure 15).

¹⁸ District : est une définition de l'unité administrative (province ou commune) selon l'espace géographique étudié.

II.3. Dispositif d'enquête et choix des informateurs dans les sites d'étude

Nous avons préalablement développé des questionnaires en vue d'enquêter sur les termes utilisés pour nommer les oliviers et les critères utilisés localement pour les différencier (voir Annexe 4). Dans chacun des 29 sites étudiés, nous avons mené des enquêtes auprès des personnes parmi ceux disposées à répondre à nos questions. Dans chaque site, des discussions informelles ont été menées afin d'identifier la diversité variétale de l'olivier à travers les noms et les morphotypes reconnues localement. Un total de 138 paysans ont été questionnés (10% de femmes et 90% d'hommes). Ce déséquilibre est lié au fait qu'il est difficile lors d'une étude où nous ne restons pas plus de deux jours sur un site d'approcher les femmes, étant nous-mêmes homme marocain, un facteur limitatif dans la procédure d'enquête. Parmi ces 138 paysans, 64 ont été choisis pour conduire des entretiens semi-directifs, selon leur disponibilité et leur niveau de connaissance sur la culture de l'olivier (Tableau 4). Les entretiens ont eu lieu pendant 2 à 4 heures avec chaque personne dans chacun des sites étudiés et ont été enregistrés. Ces enquêtes ont été menées entre 2008 et 2010 lors de visites sur le terrain pendant les mois de récoltes des olives (octobre-décembre).

II.4. Etudes de cas localisés

Compte tenu des différences notoires dans le nord et le centre-sud, et afin de comprendre comment les gens gèrent la diversité au sein d'un territoire donné avec des caractéristiques spécifiques, nous avons choisi deux sites d'études locales: (i) une zone relativement diversifiée, Chrafate proche de la ville de Chefchaouen (nord du Maroc) connue par les pratiques anciennes de greffage et l'utilisation de l'huile à partir des oléastres. (ii) une zone moins diversifiée et irriguée, Demnate située près de Marrakech, représentant les anciens vergers traditionnels appartenant au Habous¹⁹, avec une prédominance de la variété "Picholine marocaine".

Dans chacun de ces deux sites, nous avons identifié quelques familles de paysans avec lesquelles nous avons discuté longtemps et avons, par ailleurs, profité de notre présence sur le site pour discuter avec toute personne disposée à répondre à nos questions sur l'olivier.

¹⁹ : Habous est un terme qui désigne en droit musulman un type de législation relative à la propriété foncière. Au Maroc, les Habous (mot arabe signifiant immobilisation). L'article 73 du dahir du 2 juin 1915 les définit comme suit : « Les Habous sont des biens immeubles, immobilisés par le fondateur musulman et dont la jouissance profite aux catégories de bénéficiaires qu'il désigne ».

Ces discussions nous ont permis d'enrichir et de confirmer (ou infirmer) nos hypothèses de recherche. Nous avons passé deux à trois semaines dans chacun des deux sites.

II.4.1. Le site de Chrafate

Chrafate est un petit village situé sur les montagnes du Rif (35.995785 N, -5.053711 W, Figure 14B), 35 km à l'est de Chefchaouen. Il s'étend sur une superficie de 5 km² et compte environ 4500 habitants (RGPH 2004²⁰). Il comporte les agro-écosystèmes traditionnels des montagnes du nord du Maroc caractérisés par des polycultures et des vergers d'arbres plantés dans les champs de céréales dans un système foncier très segmenté. Caractérisé par un paysage montagneux, des reliefs contrastés, ces agro-écosystèmes maintiennent encore plusieurs aspects d'une structure traditionnelle qui a connu un faible impact de la modernisation agricole des périodes post-indépendance. Dans les zones montagneuses les plus pentues, parfois, on ne trouve que des vergers d'arbres. Par ailleurs, la diversité de ces agro-écosystèmes a été impactée à travers des projets de développement qui sont axés sur la culture de la variété la *Picholine marocaine* ou ses clones (Haouzia et Menara).

Le site d'étude fait partie administrativement de la province de Chefchaouen. Chrafate est un village (Figure 14B) qui représente le lieu où *Tarik Ibn Ziad*²¹ aurait démarré la conquête de l'Andalousie Arabe et a établi à son retour la mosquée du village. Aujourd'hui, la mosquée qui représente le cœur du village, porte le nom de ce personnage berbère célèbre. Chrafate est caractérisé par une agriculture de subsistance fondée principalement sur la culture pluviale de l'olivier et la culture illégale de cannabis. Le village contient de très vieux oliviers et des oléastres se régénérant spontanément par semis, qui sont communément utilisés comme porte-greffe pour les variétés cultivées. La population locale parle le dialecte local berbère *Tarifit* ainsi que l'arabe marocain.

II.4.2. Le site de Demnate

La ville de Demnate est une des plus anciennes villes du sud (de Foucault, 1998), connue pour être une importante voie de passage des régions du sud du Maroc pour rejoindre l'ancienne ville impériale de Marrakech. Actuellement, elle compte environ 23,453 habitants

²⁰ RGPH : Recensement Général de la Population et de l'Habitat

²¹ *Tariq Ibn Ziad* : Il est principalement connu pour avoir mené, depuis les rives du nord de l'actuel Maroc, sur les ordres de son supérieur, le général Moussa Ibn Noçair, les troupes arabo-berbères à la conquête de l'Espagne en 715.

(RGPH, 2004). La région est connue pour avoir été habitée par une importante et ancienne communauté juive jusqu'en 1950. Sur le plan administratif, cette ville est située dans la région de Tadla-Azilal (31.733168 N, -7.000051 W), reconnue pour la culture de l'olivier et la qualité de l'huile d'olive qui y est produite. Sur le plan culturel, les habitants de Demnate se disent appartenir à deux patrilignages qui se définissent par deux ancêtres différents : les Taoudanouste et les Lhrouna. La majorité de la population de Demnate parle le dialecte local berbère (*Tachelhit*) ainsi que le dialecte arabe marocain. L'étude a été menée dans le village de Lhrouna (Figure 14A). Les agro-écosystèmes de Demnate sont caractérisés par la présence de vergers traditionnels abritant des oliviers très anciens (âgés de plus de 200 ans) et plantés dans des jardins appelés localement *Jnan* avec presque exclusivement la variété *Picholine marocaine*. Ces jardins contiennent aussi des arbres spontanés comme les chênes (*Quercus ilex L.*) et les caroubiers (*Ceratonia siliqua L.*), ou des cultures associées comme la luzerne (*Medicago sativa L.*), le blé (*Triticum aestivum*) et l'orge (*Hordeum vulgare*). La répartition de l'eau est assurée par un réseau complexe, alimenté par des galeries drainantes (*ifli-s*) et des sources, et constitué de multiples *seguia* (*sāqiya-s*) et bassins de stockage et de régulation. Le partage est basé sur deux unités de mesure, le temps et le volume.

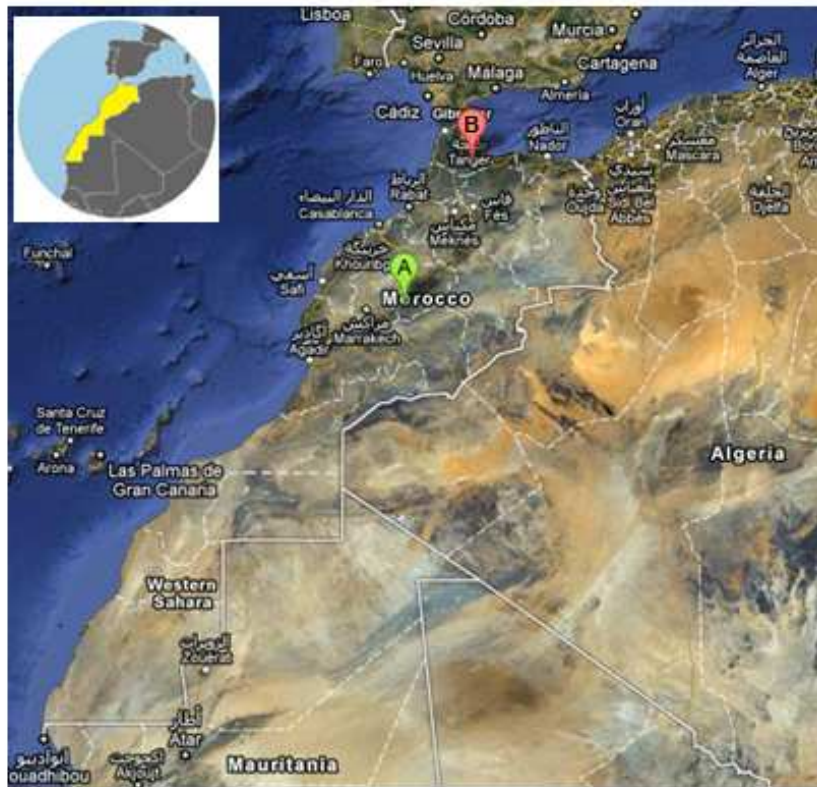
La région de Demnate est caractérisée par l'existence de différents systèmes fonciers : *Habous*²²; *Domaine*²³, *Zaouiya*²⁴, propriété privée (*milk*). Les règles complexes de l'appropriation foncière et les manques de terres engendrent des conflits sur la gestion des ressources de façon générale et sur l'olivier en particulier. A ce titre, il faut bien signaler une complexité de droits d'arbres et notamment les oliviers qui sont tout à fait détachés des lois d'usage de la terre. L'exploitation des oliviers passent par l'achat des droits d'usage et d'exploitation des oliviers mis aux enchères lors des "Samsara"²⁵ pour les oliviers appartenant aux propriétés du Domaine ou des Habous.

²² Habous: Les Habous ou wakfs sont des biens immobilisés de sorte qu'ils ne soient ni donnés ni vendus et que ses revenus reviennent à l'aumône. Les produits issus de l'exploitation de ces oliviers vont au ministère des affaires religieuses et pour partie aux paysans qui les exploitent.

²³ Domaine: les biens du domaine sont des propriétés publiques gérées par le ministère de l'économie.

²⁴ Zaouiya: propriétés des établissements religieux situées dans le village.

²⁵ Samsara : c'est un système de vente de droits d'exploitation qui fait l'intermédiaire entre le vendeur et l'acheteur, et le courtier est: qui s'interpose entre le vendeur et l'acheteur de passer une vente moyen, qui est appelé le commissaire-priseur.



B Site de Cherafate dans le nord du Maroc.



A Site de Demnate dans le centre-sud du Maroc.

Figure 14. Localisation des sites d'études locaux.

I.5. Types de données recueillies

Les données ont été recueillies au cours des missions d'étude dans différents sites en se basant sur l'observation directe, les discussions en petits groupes d'informateurs qui se sont réunis lors des enquêtes préalables, les entretiens semi-directifs individuels et sur les visites de terrain. Compte tenu des périodes relativement courtes dédiées aux différents sites d'étude lors de l'enquête globale, nous avons choisi de nous concentrer sur les nomenclatures et de n'évoquer que ponctuellement certaines pratiques et usages. Nous avons développé un questionnaire selon les approches proposées par Defoer (1997) et Adéoti et al. (2009). Ces questionnaires ont été utilisés principalement pour l'étude à l'échelle du Maroc. Avec notre questionnaire en mémoire, nos entretiens sont restés ouverts laissant libre cours aux discours sur les terminologies et leur signification et les usages, notamment lors des entretiens menés dans les deux études de cas localisés. Pour avoir une homogénéité de l'information à l'échelle du pays, tous les entretiens ont été menés en arabe dialectal, même dans les zones occupées majoritairement par les Berbères, sachant que la plupart des Berbères parlent aussi l'arabe. Dans les enquêtes semi-directives, nous avons demandé aux paysans des informations qui sont structurées autour des thèmes suivants :

- Les noms vernaculaires locaux des types d'oliviers distincts (que nous assimilons à des variétés au sens local) connus et/ou cultivés en utilisant des méthodes de "Free listing"²⁶
- Les critères visuels qui sont utilisés pour différencier les types d'oliviers entre eux ou par rapport aux oliviers spontanés: la forme, la taille, la couleur etc.
- Tout autre critère qui sert à différencier entre les variétés
- L'origine perçue des variétés: locale, proche ou étrangère
- L'ancienneté de la variété
- Les usages de chaque variété/type d'olivier ainsi que les utilisations concrètes ou symboliques
- Les caractéristiques agronomiques des variétés
- Les pratiques et les techniques agricoles spécifiques appliquées aux variétés ou aux types d'oliviers.
- Les coûts généraux : le prix de l'huile à la vente et le prix de l'olive de chaque type d'oliviers ou variété à la vente.

²⁶ Free listing : liste libre qui consiste à demander à différentes personnes de citer tous les noms de variétés d'oliviers (par exemple dans cette étude) qu'elles connaissent (Borgatti 1998).

Tableau 4. Nombre et types d'enquêtes menées dans les six zones géographiques au Maroc.

Zones géographiques	Cercle	Site	Nombre de personnes interrogées	
			Discussions ouvertes	Semi-directifs
Nord-ouest	Ouazzane	Asjan	5	3
	Ouazzane	Mesmouda	2	1
	Zoumi	Zoumi	1	1
	Chefchaouen	Lobar	3	2
	Chefchaouen	Ikjiouine	2	2
	Chefchaouen	Chrafate*	4	5
	Chefchaouen	Tanakob	2	2
Nord-centre	Zerhoun	Sidi Allal omari	3	2
	Sidi Kacem	Ain deffalli	3	2
	Sidi kacem	Jrf el mlh	2	1
	Sidi Kacem	Mjaara	2	3
Rif	Taounate	Oulad Aicha	1	2
	Taounte	Houch drial	2	1
	Taounate	Oulad Ali	2	2
	Lkhlalfa	Lkhlalfa	2	2
	Lkhlalfa	Kettama	2	1
Centre	Ghmate	Zbira	3	2
	Chichawa	Sid El mokhtar	3	2
	Demnate	Demnate*	12	8
	Imintanoute	Imintanoute	2	2
	Tinmel-Asni	Tinmel	2	2
	Tinmel-Asni	Asni	2	1
	Les oasis	Agdz	Agdz-centre	2
Agdz		Timnougalt	3	2
Sud-ouest	Boizgarne	Ifrane atlas-saghir	2	3
	Tafraoute	Tafraout	3	2
	Tafraoute	Tifrmite	2	1
	Tafraoute	Amray	3	2
	Ighrm	Ighrm	2	1

^a le cercle est l'échelle représentant l'échelle géographique d'étude

* sites qui ont été choisis pour une étude de cas ethnobiologique plus détaillée

Les aspects généraux sur l'histoire de l'agriculture, et plus particulièrement ceux sur l'olivier, ont été recueillis afin de pouvoir faire la comparaison avec l'état actuel de la culture de l'olivier et pour reconstituer l'histoire des vergers dans ces agro-écosystèmes. Ces mêmes aspects se construisent également autour de facteurs sociaux (par exemple l'accès à la terre) et transparaissent dans les discours que nous avons relevés et enregistrés.

II.6. Matériel végétal, stratégie d'échantillonnage

Afin de relier les variétés locales nommées à leurs génotypes respectifs, nous les avons échantillonnées dans chacun des 29 sites où nous avons mené les enquêtes ethnobotaniques en compagnie des informateurs locaux. Nous avons constaté une tendance générale, à savoir que les arbres désignés par un même nom présentent des traits morphologiques similaires au sein d'un site et le plus souvent entre sites proches. Cependant afin de maximiser la diversité génétique de notre échantillonnage et de détecter des possibles variations génétiques qui ne soient pas nécessairement visibles sur les morphotypes, ou des variations de morphotypes perçues localement qui ne soit pas identifiées par nos marqueurs génétiques, nous avons systématiquement prélevé au minimum un individu nommé par variété et par site. Dans certains cas d'homonymie (des types morphologiques distincts portant le même nom dans un même site ou entre des sites adjacents), nous avons échantillonné deux fois la même variété nommée. Dans chaque site, nous avons vérifié si une variété donnée correspond ou non à un ou plusieurs types morphologiques d'olivier. Nous avons recueilli un seul échantillon, dans le premier cas, et l'échantillon nécessaire (deux échantillons ou plus) dans le second cas.

Nous étions accompagnés et guidés sur le terrain par un expert de l'INRA Maroc, Mr. Abdelmadjid Moukhli, dont la connaissance très précise des variétés d'olivier est fondée sur ses compétences d'ingénieur agronome, spécialiste de la sélection et de l'amélioration de l'olivier au Maroc ainsi que son expérience en matière de pratiques d'échantillonnage qui date de plus de 15 ans, en plus de ses collaborations et des prospections menées avec des généticiens. Nous avons recueilli systématiquement avec son aide et sur la base des connaissances des paysans, un échantillonnage représentatif de la diversité nommée et de morphotypes présents dans les sites étudiés. Pour l'analyse de la diversité génétique utilisant des marqueurs microsatellites (SSRs), nous avons retenu 102 échantillons correspondant aux types morphologiques nommés décrits dans le Tableau 5 et la Figure 15, et répartis dans les 29 sites étudiés. L'ADN génomique a été extrait à partir de 100 mg de tissu de feuilles fraîches, selon la méthode décrite par Khadari *et al.*, (2008).

II.7. Analyse des données

II.7.1. Développement d'une base de données ethnobiologiques géo-référencées

Cette étude a été menée pour acquérir des informations sur la perception et les modalités de traitement de la diversité de l'olivier, sur les nomenclatures et les systèmes traditionnels de classification utilisés dans différents sites du Maroc. Nos données ethnobiologiques portent

également sur certains aspects d'histoire orale (origines perçues localement des oliviers et processus de diversification) bien que ces aspects n'aient été que partiellement abordés.

Nous avons développé une base de données ethnobiologique qui est rattachée à un "SIG"²⁷ afin de faciliter une analyse spatiale des données recueillies. Un tri systématisé des données dans une base de données en facilite le repérage, permet de regrouper des éléments de discours récurrents, d'effectuer des comparaisons entre différents jeux de données, de codifier certaines informations afin d'en faciliter le traitement qualitatif et quantitatif, et de rattacher ces données à un cadre géographique. En outre, comme toutes données ethnobiologiques, elles peuvent être relues et réinterprétées selon d'autres questions posées. Cette base de données est donc déposée à l'UMR AGAP et à l'UMR CEFÉ, ce qui permettra par la suite une réutilisation pour d'autres travaux. Les 64 enregistrements effectués sont également déposés à l'UMR AGAP et à l'UMR CEFÉ en vue d'analyses linguistiques ultérieures.

II.7.2. Système de nomenclatures et classification des variétés d'oliviers

II.7.2.1. L'analyse qualitative des nomenclatures et les critères d'identification

L'analyse des nomenclatures est basée sur l'analyse de la signification et de l'étymologie des termes utilisés pour nommer et ainsi déceler ce qu'ils signifient et à quoi ils renvoient aux yeux des paysans. La signification des termes ou lexèmes a été facilitée en intégrant la signification locale donnée par les paysans pour chaque nom. Ces approches sont en lien avec des travaux basés sur l'analyse des notions « de perception » et « de représentations » que des sociologues et des ethnobiologistes ont traitées (Friedberg, 1992) mais également à une analyse linguistique sur la motivation et le sens des mots, les préférences, se rapportant à l'étymologie, l'histoire nationale ou locale et aux pratiques selon une démarche développée par (Hmimsa et al., 2012) sur le figuier au Maroc.

II.7.2.2. Traitement des données et analyse qualitative

L'analyse du discours des paysans a été réalisée selon les deux étapes suivantes:

(i) Traduction des enregistrements des 64 entretiens, sélection des phrases liées aux thèmes interrogés et codification de ces phrases en rapport aux thèmes auxquels elles renvoient (voir annexe 4).

²⁷ SIG : Système informatique permettant, à partir de diverses sources, de rassembler et d'organiser, de gérer, d'analyser et de combiner, d'élaborer et de présenter des informations localisées géographiquement, contribuant notamment à la gestion de l'espace (Société française de photogrammétrie et télédétection, 1989).

(ii) Transformation des phrases en une matrice à double entrée en liant chaque variété nommée à un thème émergent dans le discours.

La matrice obtenue a servi pour deux types d'analyses complémentaires: (i) l'analyse qualitative de liaisons entre les variétés nommées et les critères associés utilisant le logiciel Netdraw (Borgatti 2002) et (ii) une analyse multiple de correspondance (AMC). Ces deux approches ont été adoptées pour permettre une visualisation graphique de la façon dont les paysans traitent les variétés d'olivier et établissent des liens significatifs entre les variétés et différents facteurs ou thèmes émergents de leurs discours.

II.7.2.3. L'analyse qualitative des liens entre les variétés et les critères associés

Dans cette partie, nous avons adopté une méthodologie d'analyse pour visualiser les liens entre les variétés nommées en utilisant le logiciel Netdraw (v 4.14; Borgatti, 2002), qui est utilisé habituellement pour l'analyse des réseaux sociaux. Nous avons adapté cette approche à l'analyse des aspects multiples qui définissent les variétés et afin de mettre en évidence les liens entre ces variétés et les aspects spécifiques extraits de l'analyse de l'ensemble des discours recueillis. Ces discours reposent sur le système cognitif (savoirs, savoir-faire en liens avec la mémoire, l'histoire, les systèmes de prise de décisions, etc.). L'analyse Netdraw reprend la matrice où sont reliés deux à deux les aspects ou caractéristiques d'une variété dans le discours. Le résultat graphique obtenu est ainsi une image simplifiée des liens qui relie la diversité des oliviers à un ensemble de facteurs et qui permet de distinguer comment ces facteurs sont reliés entre eux. Les variétés d'olivier sont représentées sur le graphique par des nœuds et sont reliés à un ensemble de facteurs ou thèmes émergents qui les caractérisent. Ils sont en effet au cœur des réseaux de liaisons car toutes les questions tournaient autour de la diversité variétale. Cette analyse met en évidence également les caractères récurrents reliés aux variétés, récurrence plus ou moins importante traduite ici par une épaisseur de trait plus ou moins marqué mais dont nous n'avons pas analysé, la teneur quantitative. Ceci permet de comprendre comment ces variétés sont interconnectées entre elles, ainsi que les caractéristiques qu'elles ont en commun selon les discours locaux. Au niveau des nœuds, le concept le plus étudié est celui de la centralité "Centrality Measures", relative à l'importance structurelle ou à la prééminence d'un nœud dans le réseau.

II.7.3. L'Analyse Multiple de Correspondance (AMC)

Cette analyse a été utilisée pour évaluer la contribution des critères d'identification des paysans (variables spécifiques) au regroupement entre les variétés d'oliviers. Elle permet

aussi d'obtenir une information supplémentaire sur les relations entre les variétés nommées et les critères d'identification. Ce type d'approche permet une analyse de la structuration des variétés nommées selon les discours des paysans, mais sans qu'aucune information préalable n'ait été fournie sur les variétés nommées si ce n'est les thèmes récurrents issus de l'analyse du discours et les variétés auxquelles ces thèmes sont liés. L'information génétique sur les variétés nommées est ajoutée de manière à confronter la classification paysanne à la classification génétique.

II.7.4. Analyses génétiques

II.7.4.1. Caractérisation des types d'olivier en utilisant les marqueurs microsatellites (SSRs)

Pour l'analyse de la diversité génétique, 15 marqueurs (SSR) nucléaires ont été sélectionnés (cf. Tableau 10; chapitre III): DCA03, DCA04, DCA05, DCA08, DCA09, DCA11, DCA14, DCA15, DCA18 (SEFC et al 2000). GAPU59, GAPU71B, GAPU71A (Carriero et al 2002); UDO36 (Cipriani et al. 2002), EMO90 (La Rosa et al. 2002) et PA(ATT)₂ (Saumitou-Laprade et al. 2000). Ces marqueurs microsatellites ont été choisis en fonction de leur niveau de polymorphisme, leur reproductibilité et leur facilité de lecture (Haouane et al., 2011). L'amplification par PCR a été réalisée dans un volume total de 20 µl contenant 10 ng d'ADN génomique, 1.5 mM de MgCl₂, 0,2 M de chaque dNTP, 0.1 unités de Taq ADN polymérase et 2 pmol d'amorces. La migration a été réalisée en utilisant un séquenceur automatique (ABI PRISM 3130 XL). Les allèles microsatellites ont été validés en utilisant le logiciel GENMAPPER V3.7 (APPLIED BIOSYSTEMS).

II.7.4.2. Analyses de la diversité

En vue d'évaluer les paramètres de diversité génétique suivants (nombre d'allèles, hétérozygotie observée et attendue), nous avons utilisé le logiciel Genetix 4.04 (Belkhir *et al.*, 2004). Les distances génétiques entre paires de génotypes ont été estimées à l'aide du programme développé par Brzustowski; <http://www.biology.ualberta.ca/jbrzusto/cluster.php>. L'analyse de dissimilarité entre les variétés d'oliviers a été réalisée en utilisant l'algorithme UPGMA et la construction de l'arbre de classification à l'aide du logiciel (Treeview V. 6.1; Page, 1996).

III. Résultats

III.1. Nomenclature de l'olivier et liens à la diversité génétique

Le nombre total des types d'oliviers identifiés par les paysans dans les 29 sites étudiés est 102 correspondant à 54 morphotypes différents. Les 102 types échantillonnés dans 29 sites dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains appartenant aux six zones géographiques étudiées (Figure 3), sont tous nommés. Nous avons identifié 32 termes ou lexèmes relatifs aux 102 types d'oliviers distingués correspondant à 63 génotypes (profils SSR; Tableau 5 et Figure 18) dont 11 sont étroitement liés au génotype de référence de la variété *Picholine marocaine*, tel qu'il a été défini par Khadari *et al.*, (2008)²⁸. Les 11 génotypes proches de la référence de la variété *Picholine marocaine* diffèrent les uns des autres par 1 à 3 allèles (Figure 18). Dans chacune des 6 zones, 21, 8, 8, 6, 5 et 3 lexèmes sont utilisés respectivement pour nommer les types d'oliviers dont certains sont communs à plusieurs zones, dans le nord-ouest, le Rif, le nord-centre, le centre, le sud-ouest et dans les oasis (Tableau 2). Les deux grandes régions géographiques (nord et centre sud) ont en commun quatre morphotypes et 3 génotypes. Dans le nord impliquant les zones géographiques (nord-ouest, nord-centre et le Rif), nous avons identifié 18 lexèmes (dont 4 sont communs entre les différentes régions du nord) et qui sont utilisés pour nommer 64 oliviers. Sur la base de l'analyse du discours et de l'analyse effectués par l'expert de l'INRA, ces 64 oliviers correspondent à 33 types d'oliviers distincts.

Nos analyses génétiques montrent que ces types d'oliviers correspondent à 47 génotypes d'oliviers. En revanche, dans le centre-sud (le centre, le sud-ouest, les oasis), nous avons identifié 8 lexèmes dont 2 sont communs entre les sites du centre sud correspondant à 38 oliviers et correspondant à 15 types d'oliviers distincts analysés selon les savoirs locaux corroborés à ceux de l'expert de l'INRA présent (Tableau 5).

Ces 38 oliviers recueillis (15 types) correspondent à 16 génotypes (profils SSR). Le nombre des types nommés à l'échelle de chaque site varie de 2 à 10 dans le nord contre 1 à 3 dans le centre-sud. Cette différence dans la distribution de la diversité nommée est corrélée à une différence dans la distribution et la structuration de la diversité génotypique (diversité des profils SSR distincts) entre le nord et le centre-sud (Figures 17).

²⁸ le profil génétique et les caractéristiques phénotypiques de la variété (*Picholine marocaine*) ont été établis sur la base des travaux morphologiques et moléculaires réalisés sur un échantillonnage des oliviers au Maroc conduisant à établir un standard de la variété qui existe en collection à l'INRA Maroc (Khadari *et al.*, 2008).

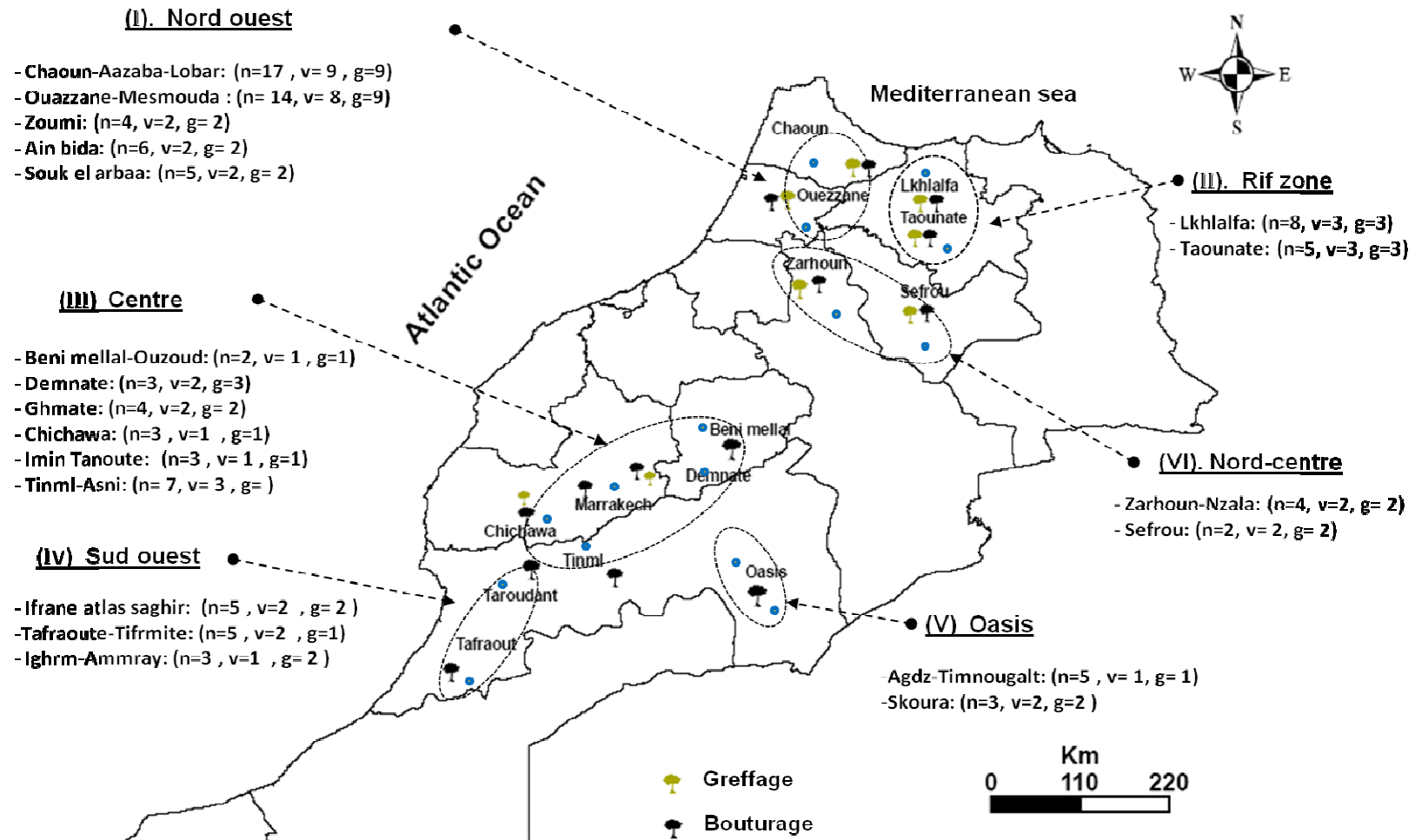


Figure 15. Sites d'échantillonnage de la diversité génétique de l'olivier : six zones géographiques ont été échantillonnées; (I) (II) (III), représentant le nord et (IV), (V), (VI) représentant le centre-sud. n = nombre d'oliviers échantillonnés; v = nombre de noms de variétés d'olivier; g=nombre de génotypes identifiés. (●) Indique les points GPS du site d'étude dans les six zones géographiques. La figure représente aussi la distribution des techniques de multiplication (bouturage ou greffage) appliquées dans chacun des sites étudiés.

III.2. Analyses des synonymies et des homonymies

Une analyse de comparaison deux à deux des 63 génotypes identifiés a été effectuée (Figure 6). Cette analyse a permis de déterminer deux types de relations entre les génotypes: (i) des génotypes proches qui diffèrent par un nombre d'allèles qui varie entre 1 à 3 allèles²⁹. Ces génotypes pourraient correspondre à des clones dérivant de la variation somaclonale; (ii) les génotypes qui diffèrent par un nombre d'allèles supérieure à 3 allèles. En outre, en examinant les noms donnés aux différents types d'oliviers dans le nord et le centre sud, nous avons observé des cas de synonymies et d'homonymies³⁰ (Tableau 6).

Concernant les synonymies identifiées (noms différents attribués à un objet identique sur le plan des perceptions visuelles, du goût ou des caractéristiques agronomiques), nous constatons que 9 morphotypes semblables portant 3 noms correspondent à 6 génotypes localisés dans des zones proches dans le nord (Tableau 5).

En revanche, dans le centre sud nous avons détecté 6 morphotypes présentant des cas de synonymies impliquant 3 génotypes localisés dans des zones proches dans la région de Ghmate et Tinmel (Tableau 5 et Figure 15). Nous avons observé deux types de synonymie : (i) cas de synonymie observés entre des types d'oliviers nommés différemment, présentant des traits morphologiques identiques, selon les chercheurs, tels que les variétés présentant les mêmes génotypes comme (*Zeitoun lakhal* T01_P01/ *Nokla*³¹ *mrrakchia* T02_P01) ou (*Zeitoun-T92_P54*/ *El outd* T94_P54). (ii) cas de synonymie observés entre des types d'olivier nommés différemment, qui sont identiques selon le paysans et présentant des génotypes différents. Ces types morphologiques que nous (les chercheurs) avons considérés comme étant identiques, diffèrent génétiquement par un nombre faible d'allèles, par exemple les cas (*Zeitoun d'Espagne* T05-P04/ *Kortobi* T04-P03) ou (*Khoubzi-Chouki* T08_P07/ *Meslala* T06-P05) (distribués dans la région de Chefchaouen).

²⁹ Cette limite permet de séparer les génotypes proches (distincts par 1 à 3 allèles) vraisemblablement issus de variations somaclonales et les génotypes issus de la reproduction sexuée. Nous considérons qu'il faut plus de 3 allèles dissimilaires pour parler de deux génotypes différents. L'analyse des critères d'identification utilisés par les paysans et les caractères morphologiques étudiés sur le terrain nous a permis de valider cette limite.

³⁰ Dans cette étude, nous n'avons traité que les cas de synonymies et d'homonymies observés sur un espace géographique local limité à un village ou deux villages proches. Les variations morphologiques perçues par les paysans et nos observations sur le terrain ont été confrontées aux résultats génétiques.

³¹ Nokla est un mot qui fait référence à une technique de plantation et un matériel diffusé par les pépiniéristes.

Tableau 5. Le nombre de termes, des géotypes associés à des morphotypes d'oliviers échantillonnés dans chaque site.

Zone géographique	Province	Oliviers échantillonnés	Variétés nommées	Géotypes	Noms (nombre des individus)
Nord-ouest	Ouazzane	12	9	12	<i>Khoubzi-chouki</i> ^a (1), <i>Khoubzi-Roumi</i> ^a (1), <i>Bouchouka</i> ^a (1), <i>Hamrani</i> ^a (1), <i>Bakhboukh</i> ^a (3), <i>Beldia</i> ^c (1), <i>Fakhfoukha</i> ^a (2), <i>Bouchouk-Laghlid</i> ^a (1), <i>Bouchouk-Rkik</i> ^a (1)
	Chefchaouen	17	10	10	<i>Zeitoun</i> ^c (7), <i>Hamrani</i> ^a (2), <i>Bouchouk</i> ^a (1), <i>Kortobi</i> ^a (2), <i>Meslala</i> ^a (1), <i>Zeitun-lakhal</i> ^a (1) <i>Nokla-mrakchia</i> ^a (1), <i>Semlal</i> ^a (1), <i>Zeitoun d'espan</i> ^a (1), <i>Laghress</i> (1).
	Zoumi	4	3	3	<i>Hamrani</i> ^a (1), <i>Zeitoun</i> ^c (2), <i>Bouchouk</i> ^a (1)
Pré-rif	Taounate	8	3	8	<i>Roumi</i> ^a (2), <i>Meslala</i> ^a (2), <i>Zeitoun</i> ^c (4)
	Lkhlalfa	5	3	5	<i>Hamrani</i> ^a (2), <i>Roumi</i> ^a (1), <i>Meslala</i> ^a (2)
Nord-centre	Aïnn Beida	6	3	5	<i>Zeitoun</i> ^c (4), <i>Meslala</i> ^a (1), <i>Hamrani</i> ^a (1)
	Sefrou	2	2	2	<i>Meslala</i> ^a (1), <i>Zeitoun</i> ^c (1)
	Zerhoun	4	4	2	<i>Meslala</i> ^a (1), <i>Meslala rkika</i> ^a (1), <i>Meslala mdoura</i> ^a (1), <i>Bouchouika</i> ^a (1),
	Souk larbaa	6	3	4	<i>Zeitoun</i> ^c (3), <i>Roumi</i> ^a (1), <i>Loutd</i> ^a (1)
Centre	Chichaoua	3	2	3	<i>Kaadia</i> ^b (1), <i>Zeitoun</i> ^c (2)
	Aghmat	3	2	2	<i>Kaadia</i> ^b (1), <i>Ameslalay</i> ^b (2)
	Demnate	3	3	3	<i>Azemmour</i> ^b (1), <i>Ameslalay</i> ^b (1), <i>Zeitoun</i> ^c (1)
	Imin-n-tanoute	2	2	2	<i>Zeitoun</i> ^c (1), <i>Zit</i> ^b (1)
	Tinmel	6	4	4	<i>Zit-Roumia</i> ^b (2), <i>Zit-Beldia</i> ^b (1), <i>Zit</i> ^b (3)
Oasis	Agdz	5	1	3	<i>Zeitoun</i> ^c (5)
	Skoura	3	2	2	<i>Zeitoun</i> ^c (2), <i>Haouzia</i> ^b (1),
Sud-ouest	Ifrane Atlas-Saghir	5	2	2	<i>Zeitoun</i> ^c (3), <i>Akouli</i> ^b (1)
	Ighrem	3	3	3	<i>Zit</i> ^b (2), <i>Zit-rkika</i> (1) ^b , <i>Azemmour</i> ^b (1)
	Tafraout	5	3	3	<i>Zeitoun</i> ^c (4), <i>Zit</i> ^c (1), <i>Beldia</i> ^c (1)

^a désigne les noms des types d'oliviers qui ont été trouvés seulement dans le nord (18 types ; 70%).

^b désigne les noms des types d'oliviers qui ont été trouvés seulement dans le centre-sud (8 types ; 30%).

^c désigne les noms en commun entre le nord et le sud du Maroc (8 %).

*Les noms soulignés correspondent à des catégories englobantes (une catégorie englobante est un terme utilisé pour désigner différents types d'oliviers qui sont également génétiquement distincts).

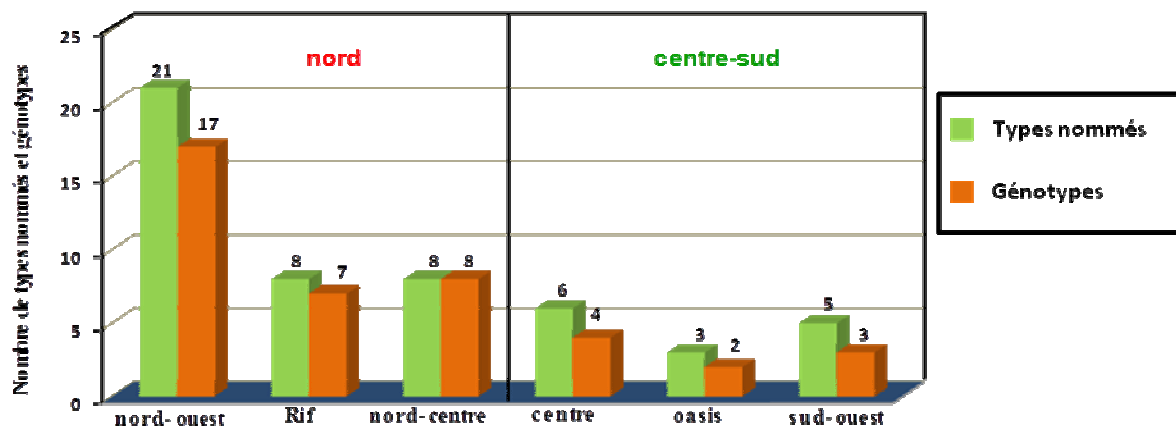


Figure 16. Histogramme représentant le nombre des types d'oliviers nommés recueillis auprès des paysans et le nombre de génotypes correspondant en fonction de l'origine géographique.

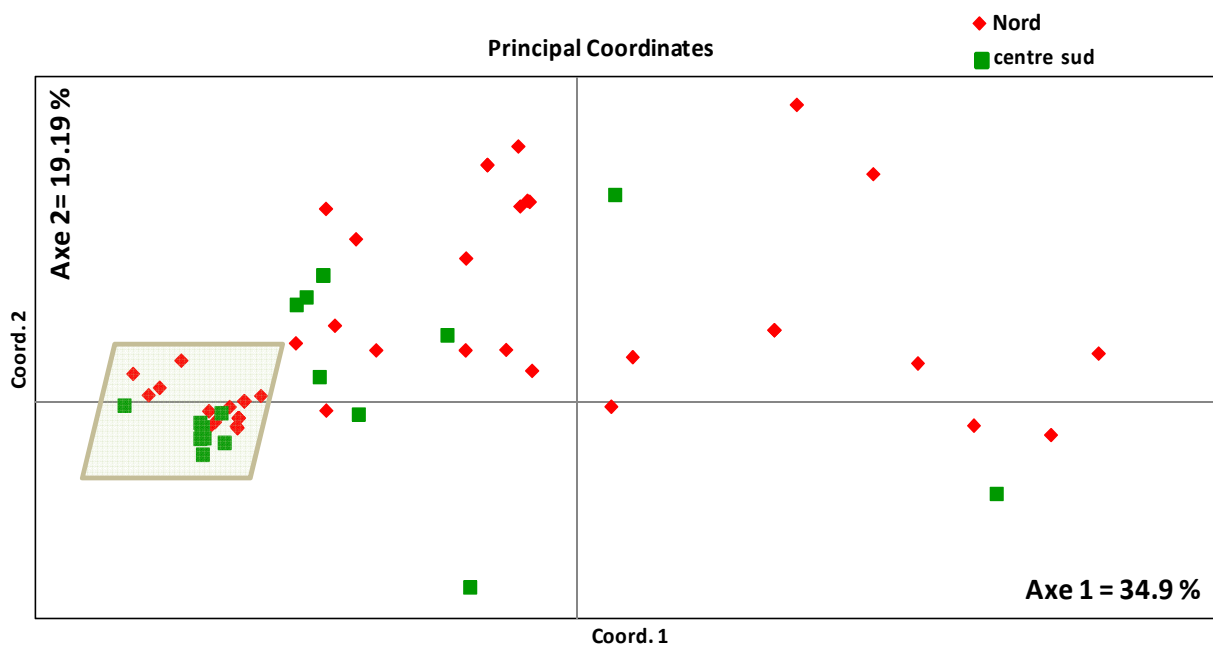


Figure 17. Une analyse en coordonnées principales (PCoA) basée sur les données SSR. Comparaison entre les 63 génotypes d'oliviers identifiés dans le nord (carré rouge) et le centre sud (carré en vert). Les génotypes proches de la variété *Picholine marocaine* standard sont regroupés dans le carré en gris. Cette figure montre le niveau de diversité génétique et la structuration de la diversité entre les génotypes identifiés dans le nord et le centre sud.

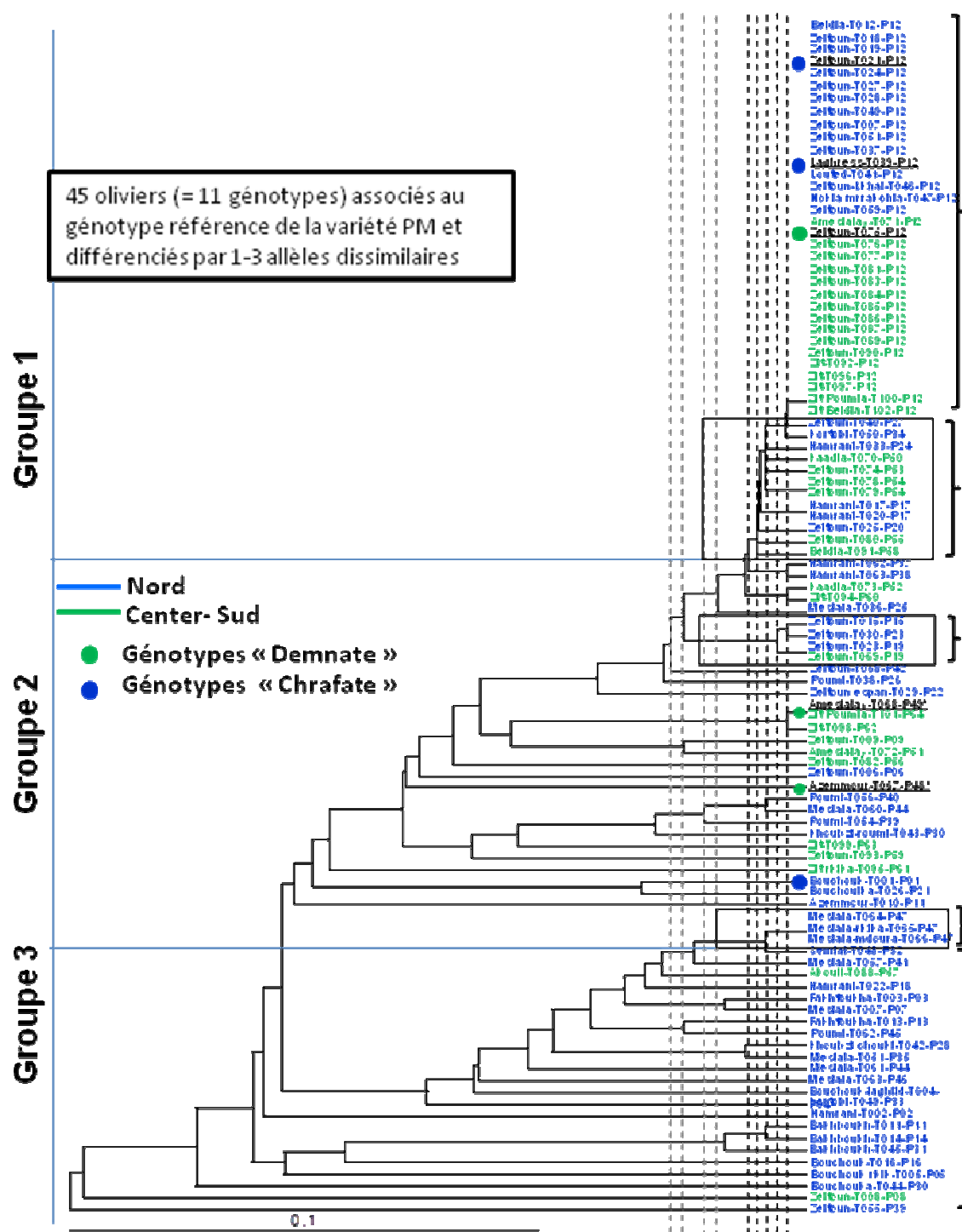


Figure 18. Arbre de classification construit à partir des similarités entre génotypes, basées sur l'analyse moléculaire utilisant 15 marqueurs SSR et les noms correspondants dans le nord et le centre-sud. Les échantillons qui sont regroupés au sein de la même boîte correspondent à des cas de génotypes présentant des cas de synonymies (noms d'oliviers différents avec des profils SSR variant de (1 à 3 allèles). Le détail des cas de synonymies et d'homonymies sont présentés dans le tableau 6.

Dans ces deux cas, les noms font référence à des catégories ethnolinguistiques qui renvoient à des démarches locales de classification semblables (un nom d'origine dans le premier cas qui se réfère à une même grande région et une référence à une catégorie d'usage qui est l'olive de table à la fois pour *Khoubzi* et *Meslala* (voir plus bas)).

Le deuxième type de synonymie détecté est probablement lié à des variations locales perçues dans des morphotypes d'oliviers proches mais non perçus par les chercheurs. En effet, les perceptions locales touchent à l'ensemble du domaine des sens, des usages, de l'agronomie (forme, goût, taille des arbres, vigueur, caractères agronomiques (la précocité)) difficilement visibles pour les chercheurs qui souvent ne regardent que les caractères pomologiques. De plus ces variations de noms peuvent être reliées à des variations dans les significations que peuvent donner des groupes sociaux différents (n'habitant pas au même endroit ou n'appartenant pas au même groupe linguistique (exemple : berbérophones et arabophones)). Ces types d'oliviers se distinguent sur le plan génétique par 1 à 3 allèles correspondant vraisemblablement à des cas de mutations somaclonales. Les habitants peuvent avoir des noms légèrement différents pour un même type car les façons de nommer des paysans suivent des logiques sociales et parfois très localisées qui n'ont parfois aucun lien avec le fait que ce soit ou non un même type dont il s'agit. Par exemple, dans le cas de *Meslala mdoura* (mdoura = circulaire) T29_P25/ *Meslala rkika* (rkika = mince) T28_P24), les paysans ajoutent un déterminant pour distinguer entre deux formes ayant le même terme de base pour deux génotypes quasi semblables (variations de 1–3 allèles).

Par ailleurs, nous avons observé dix cas d'homonymies dans le nord impliquant 6 types d'olivier (*Zeitoun*, *Bouchouk*, *Khoubzi*, *Meslala*, *Roumi*, *Hamrani*) recueillis dans 7 sites, avec le même nom pour différents types d'oliviers ayant des différences morphologiques perçues par les chercheurs. Ces six types correspondent à 6 génotypes. Nous avons, par ailleurs, observé seulement 3 cas d'homonymie dans le centre-sud impliquant 2 types d'olivier (*Zeitoun*, *Zit Roumia*).

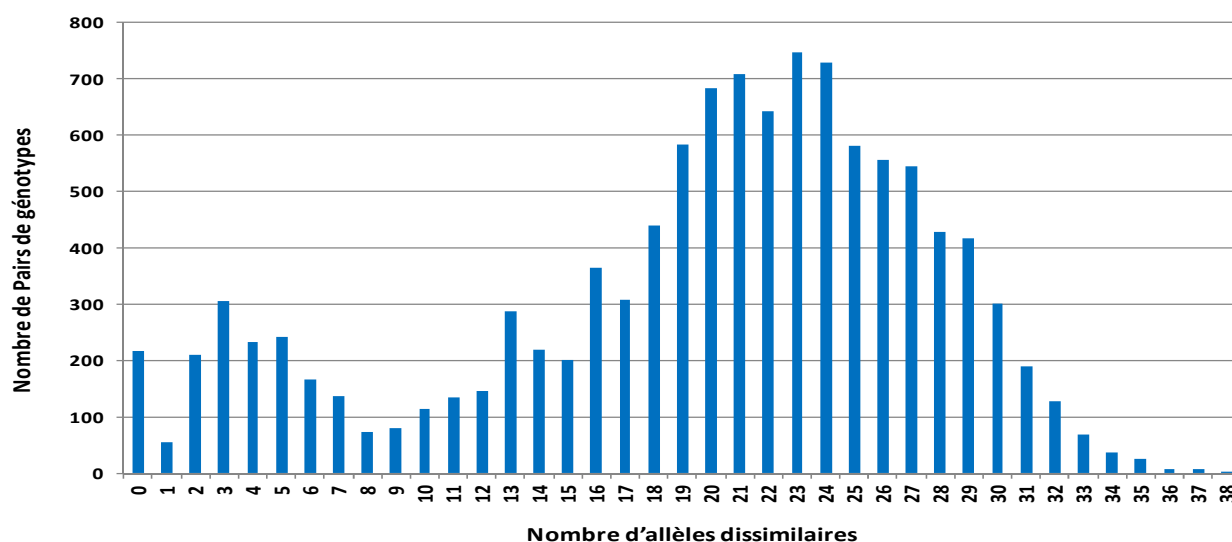


Figure 19. Analyse de comparaison deux à deux entre les génotypes d'oliviers identifiés : 63 génotypes identifiés dans cette étude plus les 60 génotypes identifiés par Khadari *et al.*, (2008).

Tableau 6. Tableau présentant les cas d'homonymie et de synonymie détectés dans le nord et le centre sud chez les oliviers au Maroc.

Région	Site	Synonymies	
Nord	Souk larbaa	Zeitoun T92_P54*	/ El outd T94_P54
		Zeitoun T92_P54	/ Roumi T91_P55
		Roumi T91_P55	/ El_outd T94_P54
	Chefchaouen	Zeitoun lakhal T01_P01	/ Nokla mrrakchia T02_P01
		Kortobi T05_P04	/ Nokla mrrakchia T02_P01
		Zeitoun lakhal-T01_P01	/ Kortobi T05_P04
		Kortobi T05_P04	/ Beldia T86_P51
		Zeitoun lakhal-T01_P01	/ Beldia T86_P51
	Nokla mrrakchia-T02_P01	/ Beldia T86_P51	
	Ouazzane	Zeitoun T13_P06	/ Beldia T68_P42
Sud	Ghmate	Beldia T41_P28	/ Ameslalay T43_P28
		Kaadia T42_P33	/ Ameslalay T44_P34
	Tinmel	Zit T61_P28	/ Zit Roumia-T65_P28
Région	Site	Homonymies	
Nord	Ouazzane	Bakhboukh T11_P10	/ Bakhboukh T12_P11
		Bouchouk T80_P49	/ Bouchouk T71_P44
		Hamrani T72_P45	/ Hamrani T75_P47
	Chefchaouen	Bouchouk T80_P49	/ Bouchouk T95_P57
		Bouchouk T71_P44	/ Bouchouk T95_P57
		Kortobi T04_P03	/ Kortobi T05_P04
	Taounate	Meslala T19_P17	/ Meslala T20_P18
		Meslala T21_P19	/ Meslala T22_P20
		Zeitoun T24_P22	/ Zeitoun T25_P01
	Lkhlalfa	Roumi T17_P15	/ Roumi T18_P16
Sud	Tinmel	Zit Roumia T65_P28	/ Zit Roumia T66_P37
	Tafraoute	Zeitoun T46_P28	/ Zeitoun T49_P35
	Agdz	Zeitoun T54_P28	/ Zeitoun T55_P38

* Le codage utilisé associe : le nom du type d'olivier, T_i signifie le numéro de l'arbre ; P_i signifie le numéro de profil SSR.

La Figure 20 illustre un cas d’homonymie repéré chez le type *Meslala* (11 types recueillis) correspond à 5 morphotypes et 9 génotypes distincts par plus de 3 allèles, mais portant un même nom recueilli dans 5 sites (Figure 20). Le terme *Meslala* se réfère aux oliviers de grande taille par opposition à la catégorie dominante *Zeitoun*. Toutefois, les paysans ont des caractères de distinction locale pour chaque type nommé de *Meslala*. Le terme *Meslala* dans les régions de Chefchaouen et Ouazzane, désigne différents types d’oliviers utilisés tous comme des olives da table. Tandis que dans d’autres régions comme Taounate, Lkhlalfa, Zerhoun, le terme *Meslala* se réfère aux types d’oliviers destinés à la production de l’huile.

Dans 80 % des cas observés, le nom donné renvoie à des catégories qui peuvent être reliées à l’usage (comme *Khoubzi*), à la forme (*Meslala*) ou à une signification culturelle (comme *Roumi*³²).

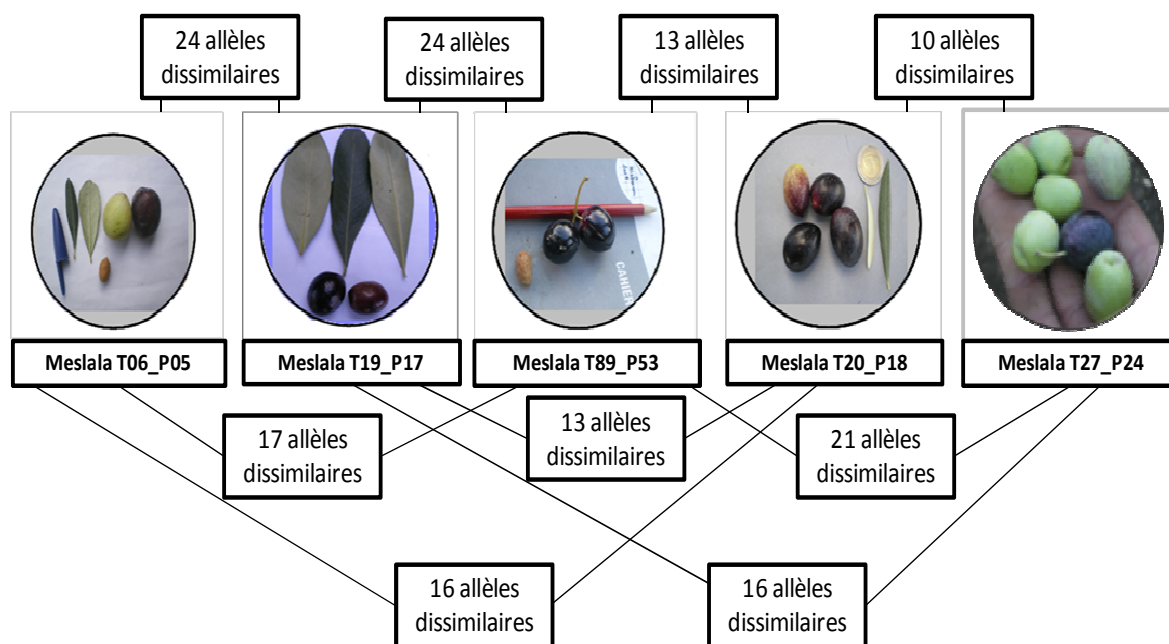


Figure 20. Illustration des cas d’homonymies du type *Meslala*. Différentes photos des fruits du type avec le nombre d’allèles dissimilaires entre les différents types d’oliviers.

³² Au Maroc, le terme *Roumi* est utilisé pour désigner tout ce qui est d’origine européenne ou occidentale. Selon le dictionnaire de langue et de culture marocaine (De Premare et al., 1993).

III.3. Procédés de dénomination et étude de la nomenclature

“ The study of folk classification is concerned with discovering the principles by which classes of organisms are naturally organized in the preliterate mind, whereas nomenclatural studies are devoted to the description of linguistic principles of naming the conceptually recognized classes of plants and animals in a particular language ” (Berlin 1973).

La façon dont les différents groupes sociaux nomment un assemblage d'objets donné, dans notre cas l'olivier et toutes ses variantes, est révélateur de la façon dont chaque groupe établit des liens entre ces différents objets, des différentes connotations qui y sont attachés ainsi que des différentes possibilités d'emploi des objets en question. En principe la nomenclature suppose un rapport étroit et unique entre un objet (signifié) et le nom ou lexème qui lui donne une signification (signifiant) qui y est associé et reconnu par tous ceux qui échangent entre eux à propos de cet objet. Par exemple le mot "table" ne peut être associé qu'à l'objet "table" et pas à une lampe, mais cet objet peut évidemment porter un autre nom dans une autre société sans que l'on considère que ce soit des synonymes. En outre, nous savons que dans différentes sociétés, la table ne renvoie pas à un même type d'objet et n'a pas la même signification sociale comme par exemple une table en France et une table au Japon. Ainsi dans notre étude de la nomenclature autour de l'olivier au Maroc, nous tâcherons de comprendre si un même nom ou lexème renvoie à une même variété ou un ensemble de variétés pour tous et nous tâcherons d'expliquer les possibles variations à cette règle de base.

La façon de nommer les plantes peut suivre des logiques formant des structures plus ou moins complexes pouvant aller jusqu'à plusieurs termes ou lexèmes (deux trois ou plus) associés à une même espèce. Concernant les plantes cultivées au Maroc et notamment les arbres, deux grandes structures de terminologies ont été identifiées : l'usage de termes simples et l'usage de termes composés (Hmimsa *et al.* 2012). Par ailleurs ces auteurs qui se sont intéressés de près à la nomenclature du figuier notent l'existence de termes motivés et immotivés. Les premiers sont des termes qui ont une signification objective et qui sont utilisés pour l'évocation directe liée à des caractères morphologiques (couleur, forme, taille, etc.) ou pour l'évocation d'autres caractères non visibles (l'usage, l'origine, etc.). Les seconds sont des termes pour lesquels les informateurs ne peuvent pas expliquer la signification. Selon Hmimsa *et al.* (2012), la perte de signification de ces termes peut être due à une origine ancienne ou à l'emprunt d'une autre langue telle que l'hébreu non utilisé aujourd'hui au Maroc. Dans tous les cas la présence de lexèmes immotivés signifie soit l'ancienneté du terme soit un emprunt à une autre langue non comprise localement. La

migration des groupes sociaux au Maroc, pourrait aussi être à l'origine des pertes de signification des ressources nommées.

III.3.1. Structure et signification des noms de l'olivier et de ses variantes

L'analyse des lexèmes associés à différents types d'olivier (Tableau 7) a révélé deux structures de dénominations: les noms unitaires qui sont composés d'un seul lexème (80% des lexèmes recueillis), et les noms binaires (20%) qui sont composés de deux lexèmes (le lexème de base + un lexème correspondant à un attribut ou un déterminant). Ces résultats signifient que le système de dénomination utilisé pour les types d'olivier est majoritairement uninominal et que la nomenclature n'a pas une structure uniforme. Nous chercherons donc à quoi se rattache cette différence de structure des dénominations.

III.3.1.1. Les termes unitaires ou simples motivés ou non motivés

Selon la signification des lexèmes utilisés, on peut distinguer cinq situations différentes (voir Tableau 5):

- (i) Les lexèmes correspondant à un type d'olivier et qui se réfèrent aux caractéristiques visibles de la variété, comme la forme (*Bouchouk*, *Bouchouika*), la taille des olives (*Fakhfoukha*) ainsi que l'aspect des feuilles (*Dahbia*) ou la couleur du fruit (*Hamrani*).
- (ii) Les noms qui se réfèrent à une localité ou à l'origine géographique de la variété comme (*Haouzia*, *Kortobi*, *Twinsi*, *Roumi*, *Beldi*). Ces noms ne font pas référence à la même échelle de zone géographique et n'ont pas la même connotation, renvoyant de ce fait à des significations très différentes. *Haouzia* fait référence à une variété récente proposée par l'INRA Maroc, alors que *Kortobi* renvoie à une variété espagnole probablement issue de la colonisation du nord du Maroc par les espagnols. *Roumi* et *Beldi* se réfèrent à de grandes catégories d'opposition au Maroc entre le monde arabe et musulman associé à ce qui est authentique et le monde chrétien ou moderne qui serait implicitement non authentique.
- (iii) Les termes qui se réfèrent aux usages de la variété comme (*Khoubzi* et *Zit*). Ces termes sont utilisés localement et correspondent à des réalités qui consistent à établir une relation entre une variété d'olivier et son usage présentant une forme de classification fonctionnelle. En effet, le mot *Khoubzi* est un qualificatif extrait du mot "*Khoubz*" qui signifie littéralement le pain. Cette réalité renvoie à l'utilisation simultanée du pain et des olives de table, qui constitue la base de l'alimentation au Maroc et dans beaucoup d'autres pays du Maghreb, alors que le mot *Zit* signifiant littéralement l'huile renvoie aux oliviers destinés à la

Tableau 7. Noms et signification des lexèmes utilisés dans la nomenclature de l'olivier recueillis dans les 29 sites prospectés.

Sources des noms	Noms des types d'oliviers		
	Noms unitaires	Noms binaires*	
		Termes de base	Attribut
Caractéristiques de la plante	Bouchouk , avec épines ; Bouchouika , avec petite épine ; Dahbia , feuilles dorées ; Fakhfoukha , taille grande ;	Bouchouk (avec épine) Bouchouk (avec épines)	-laghlid (large) -rkik (mince)
Localité ou origine géographique	Beldi (local) Roumi (étranger) Kortobi (de Cordoue) Kaadia (native) Tuinsi (de Tunisie) Haouzia (du Haouz)	Nokla (plant)	-mrrakchia (de Marrakech)
Usages	Khoubzi (pour le pain) Zit (huile)	khoubzi khoubzi zit	-chouki (épineux) -roumi (étranger) -roumia (étrangère)
Couleur	Hamrani (rouge)	-	-
Statut de la plante	Zeitoun, Azemour, Bberri, Zebouj	Zeitoun (l'olive) Zeitoun Zeitoun Zeitoun	-lakhhal (noir) -lazrak (bleu) -d'espan (d'Espagne) -Beldi (local)
Noms immotivés	Bakhboukh, Semlal, Ameslalay, Meslala	Meslala Meslala	-mdoura (circulaire) -rkika (mince)

* Les noms binaires correspondent à deux niveaux de dénomination: le nom de base correspond à des lexèmes ayant les mêmes sens ou les mêmes connotations que les noms unitaires et les attributs correspondants viennent apporter des précisions liées à des variations morphologiques, d'usage ou d'origine. Dans le tableau, chaque attribut se situe en face de son nom de base.

fabrication de l'huile. Par un processus de transfert, la plante prend le nom de l'usage auquel elle est destinée.

(iv) Les termes qui sont liés au statut de la plante pour distinguer les variétés qui sont issues de semis (*Azemmour*, *Zebouj* et *Berri*). Selon la population locale, le nom d'*Azemmour* a connu des changements d'*Aza* à *Azemmour* qui signifie en berbère "le rameau d'olivier", alors que le terme «*Berri*» est un terme arabe qui signifie issu de la terre et traduit l'origine de la plante en opposition à «*Behri*» signifiant issu de la mer.

(v) Le reste des dénominations sont des noms immotivés (*Meslala*, *Semlal* et *Bakhboukh*) compte tenu du fait que nous n'avons pas effectué une étude de leur étymologie, nous pouvons seulement constater que la non motivation de ces termes renvoie soit à une ancienneté et probablement à un emprunt à une langue non connue actuellement (ex: le mot abricot en français a une origine arabe "El Barqum", mais bien des français ne le savent pas!). Comme nous l'avons vu plus haut, les critères morphologiques sont multiples et correspondent soit à la forme des fruits ou des feuilles. Bien que d'autres critères morphologiques ne soient pas énoncés dans les noms, les discours révèlent que d'autres critères morphologiques et biologiques sont également couramment utilisés pour distinguer les types d'oliviers, comme la taille de l'arbre, la forme de la couronne, la vigueur, la capacité à s'adapter à des conditions pédoclimatiques.

Dans les différentes situations que nous avons vues, les termes peuvent être utilisés pour désigner un type d'olivier ou une catégorie, et englobent des types d'oliviers proches ou différents. Les lexèmes recueillis qui se réfèrent à des catégories englobantes incluent:

- le lexème *Zeitoun* considéré comme la catégorie qui englobe tous les types d'oliviers qui sont liés à la variété dominante, *la Picholine marocaine* (47% des termes recueillis). Le nom *Zeitoun* peut être aussi utilisé pour désigner l'ensemble des oliviers cultivés dans un site donné par opposition aux oliviers issus de semis appelés localement (*Berri*, *Zebouj* ou *Azemmour*);
- le lexème *Khoubzi* se réfère à une catégorie locale utilisée pour désigner les oliviers à usage de table. C'est un qualificatif qui signifie « le pain » pour faire apparaître l'usage comme variété à olive de table.
- les lexèmes *Beldi*, *Roumi* désignant deux catégories d'oliviers selon l'origine perçue.

III.3.1.2. Les noms binaires ou composés et leur signification

Les paysans utilisent des termes correspondant à un type d'olivier donné ou à un groupe qui sont liés par une caractéristique commune (usage, origine, statut, morphologie, etc.). Dans ce contexte, un certain nombre de caractéristiques ne sont pas explicitement exprimées par des noms. Ce sont des savoirs implicites non transmis par des noms mais dans les discours quotidiens ou dans le cadre des pratiques et des techniques. Par ailleurs, les termes de base sont utilisés sans leur déterminants lorsque les paysans considèrent que ce nom est suffisant pour désigner un type morphologique ou un type d'olivier reconnu par ses proches par rapport à certaines propriétés (usage, caractéristique agronomique, ou origine) même s'il revoie à différents types morphologiques. Par conséquent, les noms binaires renvoient à deux approches de catégorisation:

(i) *Variations et groupes constitués par les noms de base*

Les noms de base sont utilisés pour désigner des variations construites à partir de sources déjà rapportées chez les noms unitaires à savoir la forme (par exemple *Bouchouk*), l'usage (par exemple: *Khoubzi* et *Zit*) ou la nature de diffusion du matériel (*Nokla*).

(ii) *Nom de base et attributs*

L'ajout d'un déterminant (ou attribut) à un nom de base, donne des précisions ayant une logique différente de celle du nom de base. Ces attributs permettent d'indiquer et de préciser des variations entre deux morphotypes ayant le même nom de base ou des variations liées à des usages ou à l'origine. Nous donnons des exemples pour illustrer ceci: des attributs rattachés au nom de base *Zeitoun* comme *Zeitoun-lakhal* (noir), *Zeitoun-lazrak* (bleu), *Zeitoun Beldi* (local), la taille des oliviers, comme *Bouchouk-laghlid* signifiant des oliviers de grande taille et *Bouchouk rkik* signifiant des olives minces ou fines, la forme comme *Khoubzi chouki* signifiant [des olives consommés avec le pain- avec des épines] par rapport à *Khoubzi Roumi* (consommé avec le pain- d'origine étrangère), l'origine ou la localité de la variété comme *Nokla-Marrakchia* qui signifie les plants de Marrakech ou *Zeitoun d'Espagne* (l'olive d'Espagne).

III.4. Les éléments de discours sur les usages et les pratiques

Au Maroc, les méthodes d'extraction de l'huile et de préparation des olives sont extrêmement variées même si les variétés utilisées sont peu nombreuses et parfois uniques (Moukhli et Aumeeruddy-Thomas, en préparation). En amont des ces variations qui sont liées à différentes formes de préparations post-récoltes que nous n'avons pas examinées en détails, nous nous sommes intéressés à la façon dont les paysans désignent les variétés compte tenu de leur utilisations.

De façon récurrente, ils définissent les variétés selon deux grands types d'usages : des variétés destinées à l'extraction de l'huile et des variétés destinées à l'olive de table. En plus des variétés possédant ces deux usages uniques, certaines variétés peuvent avoir les deux usages (dites à double usage³³). Sur le plan social, les paysans préfèrent les variétés à double usage (telle que la variété *Picholine marocaine*), mais certains paysans maintiennent des variétés mineures destinées seulement à la préparation des olives de table. Cette préférence est relativement dépendante du type d'agriculteur ou du type d'exploitation. Les paysans possédant un faible nombre d'arbre utilisent ces usages pour la famille. Par conséquent, une part de la récolte est dédiée aux olives de table et le reste pour l'extraction de l'huile selon le type des variétés qu'ils possèdent. En revanche, les grands agriculteurs utilisent ces variétés pour la vente à des grandes sociétés de fabrication et l'usage suit alors la demande du marché.

Dans le nord, il y a plus de variétés à usage unique (71% dans le nord: 40 % à usage huile et 31 à usage olive de table) contre (25%; 16 % à usage huile et 9% à usage olive de table) dans le centre-sud (Figure 21). La diversité des usages dans le nord est corrélée à la diversité des types d'oliviers. Les paysans choisissent des variétés pour un usage spécifique selon leur performance. Par exemple, les variétés appartenant à la catégorie *Khoubzi* (la région d'Asjan) ou *Meslala* (la région de Chefchaouen et Ouazzane), sont utilisées exclusivement pour les olives de table. En revanche, il y a moins de types à double usage: (29 %) dans le nord contre 75% dans le centre-sud (Figure 21). Cette situation est liée à la faible diversité et la dominance de la variété "*Picholine marocaine*" dans le sud, la variété la plus appréciée et utilisée à double usage.

³³ Localement, nous n'avons pas trouvé de terme spécifique pour désigner un type d'olivier à double usage. Lorsque nous posons la question au paysan, il nous répond qu'il utilise pour les deux usages.

En plus de son utilisation quotidienne en tant que source de matière grasse végétale, l'huile d'olive quelle soit extraite à partir des types cultivés ou de l'oléastre, est perçue localement comme ayant un impact très positif sur la santé: «*généralement l'huile d'olive ou du Berri est bénéfique pour la santé*». En effet, l'huile d'olive est utilisée beaucoup dans la médecine traditionnelle et elle est qualifiée par les paysans comme un diurétique, avec des effets hypotenseurs, ou pour chauffer les enfants et les femmes enceintes. Dans ce contexte, les oliviers spontanés appelés *Berri* sont connus pour avoir une grande valeur médicinale. A ces fins, l'huile du *Berri* est mieux appréciée par certaines familles que l'huile des oliviers cultivés dans plusieurs régions du Maroc mais tout particulièrement dans le Nord. En effet, nos observations montrent que les oliviers spontanés sont présents et exploités pour l'huile dans 14 parmi les 16 sites visités dans le nord contre 2 parmi les 13 sites visités dans le sud. L'huile d'olive est généralement considérée comme porteuse de Baraka³⁴ qui signifie de la chance.

Dans de nombreuses régions au Maroc, mais plus particulièrement dans le nord, les paysans locaux considèrent le *Berri* comme un pollinisateur de l'olivier cultivé et par conséquent ils maintiennent volontairement certains oléastres pour assurer la pollinisation des oliviers de leurs vergers. Les *Berri* sont aussi utilisés comme porte-greffe des types d'oliviers cultivés, en particulier dans les agro-écosystèmes traditionnels du nord (Figure 15).

Les conditions écologiques très difficiles (cultures pluviales, zones montagneuses, glissements de terrains) dans le nord expliquent, en partie, l'exploitation des oliviers issus de semis pour le greffage des variétés cultivées. Cette utilisation est expliquée par le fait que le greffage sur l'oléastre confère à la plante une résistance aux aléas climatiques et une adaptation aux conditions édaphiques limitantes imposées par les cultures pluviales. Selon les paysans locaux, les *Berri* transmettent la force, la vigueur et la durabilité aux types greffés : «*Les gens greffent sur le Berri parce qu'il produit chaque année et avec une bonne production*», «*le Berri est vigoureux parce qu'il développe de longues racines*». La présence de l'oléastre dans l'agro-écosystème a aussi pour but d'assurer la pollinisation des oliviers cultivés: «*Berri est le mâle de l'olivier*». A l'inverse, la technique du bouturage est le mode de multiplication le plus utilisé dans le sud. Selon les paysans, cette technique a permis de construire tous les vergers d'oliviers facilités par le fait qu'il y a des cultures irriguées.

³⁴ La Baraka "chance" peut provenir soit du produit soit de la personne qui porte le produit ou soit d'un lieu comme les lieux saints.

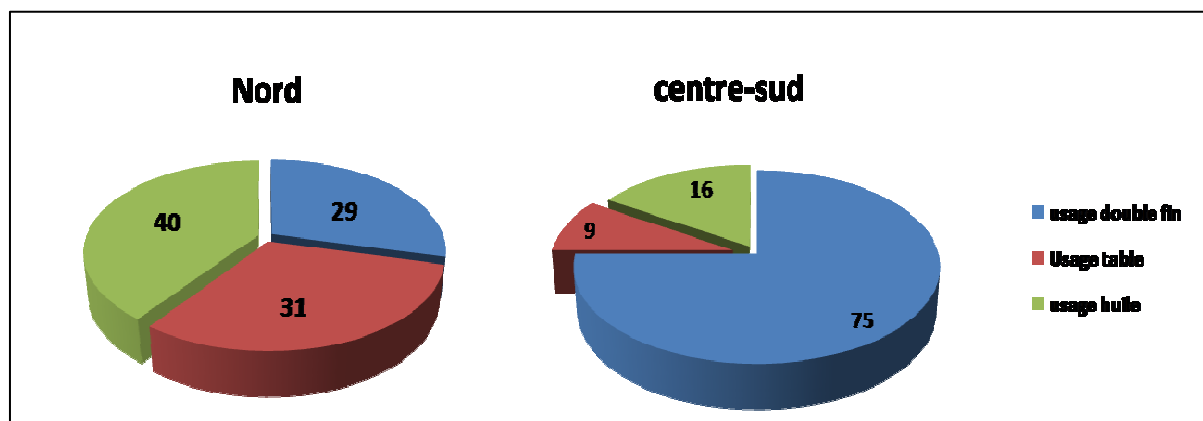


Figure 21. Pourcentage respectifs de différents types d'usages chez les oliviers dans le nord et le centre-sud.

III.5. Traitement de la diversité à l'échelle locale, étude de cas

III.5. 1. Étude ethnobiologique locale, cas de Chrafate

III.5.1.1. Présentation de l'agro-écosystème

Au Nord du Maroc, les paysages montagneux du Rif sont soumis aux grands changements socio-économiques du XX^{ème} siècle. Ces changements sont à l'origine des contraintes démographiques, économiques et politiques affectant les structures naturelles et culturelles des paysages rifains traditionnels (Taiqui, 1997). L'examen de l'agro-écosystème de montagnes au Nord du Maroc (Rif) et plus particulièrement dans la zone du village de Chrafate, montre qu'il y a un système agroforestier avec l'existence d'arbres fruitiers particulièrement l'olivier et le figuier, des matorrals, ainsi que des cultures extensives de céréales et des légumineuses non associées à des cultures arborées. Les oliviers sont cultivés dans des parcelles proches des habitations humaines très concentrées appelés *Dshars*³⁵.

La multiplication de l'olivier au niveau de Chrafate est basée essentiellement sur le greffage des arbres issus de semis: « *Les gens connaissent exclusivement la technique de greffage sur le Berri* ». Seules les variétés locales (*Zeitoun Beldi* et *Hamrani*) sont greffées sur les arbres issus de semis; alors que les arbres qui sont nouvellement plantés par les paysans proviennent de projets de l'état, d'associations ou des services agricoles et sont appelés

³⁵ **Dshar** : Le terme dshar était beaucoup plus fréquemment utilisé dans les années ???. Ce vocable est en effet la forme dialectale arabo-berbère de l'arabe magshar. Ce dernier terme était très répandu en Andalousie où il désignait « une exploitation agraire vouée à l'élevage et la mise en valeur des terroirs montagneux ». (V. LAGARDÈRE, Campagnes et paysans d'al-Andalus, p. 109.). C'est une forme d'occupation traditionnelle du sol autour des noyaux d'habitat rural.

"*Lghr's*", ce qui signifie « plant ». Selon le droit coutumier, tout olivier issu de semis appartient au paysan propriétaire de la terre où il pousse : « *Si un Berri a poussé dans ta terre, il devient ton olivier* ». Les usages et les fonctions sont les mêmes pour les oliviers cultivés et le *Berri* : « *le Berri est hérité comme le Zeitoun* ». Au stade de trituration des oliviers, la diversité variétale semble moins importante pour le paysan. Beaucoup de mes informateurs m'ont confirmé que personne n'a essayé de faire une trituration pour chaque variété afin de l'évaluer individuellement.

III.5.1.2. Dénominations et classifications

Sur la base des noms attribués aux variétés, les paysans distinguent trois types d'oliviers dont deux sont considérés locaux et très anciens (*Zeitoun et Hamrani*), et un type récemment introduit appelé *Bouchouk* (Figure 22.B). « *Bouchouk contient des fruits de petite taille "Rkik" et a une forme avec une épine* ». Dans le centre du village, l'ancienneté des oliviers présents s'oppose sur le plan des noms aux oliviers nouvellement installés. Ce niveau de catégorisation sépare les oliviers anciens appelés *Zeitoun lkdim* (oliviers anciens) par rapport aux *Zeitoun Jdid* (oliviers nouveaux). Ensuite, la technique de multiplication constitue un deuxième niveau de catégorisation entre les oliviers, désignés sous l'appellation *Zeitoun*, greffés sur les arbres issus de semis par opposition aux nouveaux oliviers qualifiés *Lghr's* associés à une autre technique de multiplication (la bouture) qui marque une origine non locale des arbres. En termes de variétés, les paysans distinguent deux types dans la catégorie du *Zeitoun lkdim* : *Zeitoun Beldi* (olivier local) et *Hamrani* (rouge) ; alors que les oliviers nouvellement installés comportent une variété introduite appelée *Bouchouk* et la catégorie d'oliviers appelés *Lghr's* (plants).

Dans le village de Chrafate, l'olivier issu de semis appelé localement *Berri* peut être présent dans les champs cultivés mais il n'est pas considéré comme une variété cultivée. Les paysans distinguent les *Berri* des oliviers cultivés par l'aspect de l'arbre, la taille des fruits (petite) et le fait qu'il sert de porte greffe.

III.5.1.3. Relations entre nomenclatures, types d'oliviers et diversité génétique

Sur la base des dénominations, nous avons recensé 4 lexèmes (*Zeitoun, Bouchouk, Hamrani* et *Lghr's*) utilisés pour les types d'oliviers dans la région de Chrafate. Sur le terrain, nous avons constaté que certains paysans ont des difficultés distinguer les types *Zeitoun de Hamrani*. La distinction est beaucoup plus évidente lorsqu'elle intègre des critères agromorphologiques tels que le tronc, la taille et la couleur des fruits. Selon nos observations

basées sur les critères morphologiques d'un échantillonnage d'arbres, dont certains ont été confirmées par des analyses génétiques, nous avons constaté que les arbres dénommés *Zeitoun* correspondraient morphologiquement à la variété *Picholine marocaine*, y compris les nouveaux plantés et dénommés *Lghr's*. De même, les types *Zeitoun* (d'origine locale) et *Lghr's* (plants), donnent des olives identiques sur le plan morphologique. L'analyse génétique intégrant d'autres types de *Zeitoun* et de *Hamrani* collectés dans les agro-écosystèmes du nord, montrent effectivement que ces types se distinguent par un nombre faible d'allèles (Figure 18), vraisemblablement liés à des mutations somaclonales. Dans ce cas, on a deux morphotypes qui varient légèrement par la couleur et qui portent deux noms différents. De même, les types *Zeitoun* et *Lghr's* correspondent au même génotype (profil SSR).

Sur le plan de la diversité génétique, la région de Chrafate constitue un niveau de diversité génétique faible mais avec une diversité des nomenclatures et des catégories de classification très riche par rapport aux autres régions du nord. Par conséquent, on peut poser les questions suivantes: (i) est ce que les variations perçues par le paysan correspondraient à des variations épi-génétiques, ou à des variations liées à la perception de deux types d'oliviers ayant des origines et des significations symboliques différentes ? (ii) En quoi ces perceptions de la diversité vont entraîner un traitement différent (incorporation ou non à long terme de cette diversité perçue à la diversité variétale gérée localement). Selon les paysans, les types d'oliviers *Zeitoun* greffés sur les arbres issus de semis donnent plus de rendement et ils sont plus vigoureux par rapport au types *Lghr's*. De plus, les types *Zeitoun* sont installés au niveau du cœur du village appelé *Dshar* alors que les nouveaux types sont plantés sur des terrasses en périphérie du village. Néanmoins ces deux formes coexistent dans le paysage et l'on peut identifier des rares cas où une variété perçue comme nouvelle peut être réintégrée dans le domaine des variétés anciennes par un individu qui déciderait de la greffer sur oléastre.

A



B

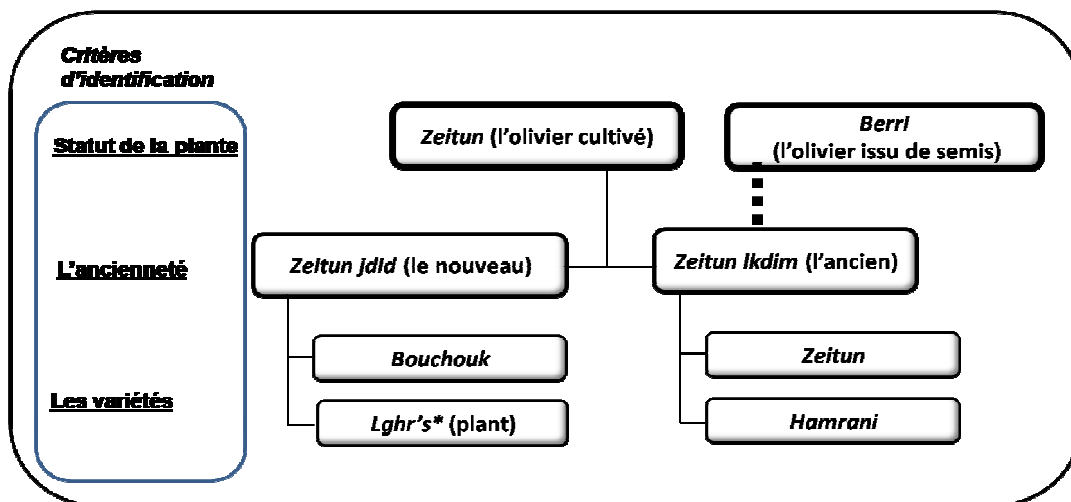


Figure 22.A: Site d'étude dans le village de Chrafate (nord). **B:** un schéma de classification des oliviers montrant la distinction de l'olivier cultivé et les formes issus de semis. Les populations différencient en premier lieu entre l'olivier cultivé et les formes issus de semis (Berri). Ensuite, l'ancienneté est considérée comme un deuxième niveau de classification pour distinguer entre les oliviers locaux et anciens par rapport aux oliviers nouvellement plantés. De même, le troisième niveau de catégorisation renseigne sur la technique de multiplication en séparant les oliviers anciens multipliés par greffage des oliviers nouveaux multipliés par boutures.

III.5.2. Étude ethnobiologique locale, cas de Demnate

III.5.2.1. Présentation de l'agro-écosystème dans son ensemble

Demnate est une petite ville du Haut Atlas, située à 100 Km au Nord-Est de Marrakech. Administrativement, elle fait partie de la province d'Azilal, région Tadla-Azilal. La population y atteint 17,700 Hab (RGPH 2004). Le système de subsistance des populations de Demnate repose essentiellement sur la pratique de l'agriculture. Les cultures principales sont l'olivier, l'amandier et la luzerne (Figure 23). L'olivier est l'espèce fruitière la plus cultivée avec une superficie de 3258 ha, suivie de l'amandier 2900 ha (données de la DPA³⁶ Demnate, 1997). Différents systèmes fonciers coexistent dans cette région: les terres de Habous (40%), les terres du Domaine (40%), les terres de Zaouiya (5%) et la propriété privée (5%) (Figure 24). L'exploitation des oliviers passent par achat des droits lors des "Samsara" pour les olives appartenant aux propriétés des Domaines ou des Habous. Ce système est une source supplémentaire de risques et de conflits entre les agriculteurs. Face à cette situation, les populations ont établi une relation différente vis-à-vis des oliviers qui constituent tout autant un patrimoine local mais un patrimoine sur lequel ils ne peuvent intervenir car les arbres pour la plupart n'appartiennent pas à ceux qui les exploitent. Les paysans louent aussi les terres pour l'exploitation contre (1/5 de la récolte)³⁷. Les paysans n'ont en effet pas le droit de planter ou de couper des oliviers présents sur les terres qu'ils louent. L'étude des représentations et des classifications est révélatrice d'une situation de forte contrainte concernant les rapports des paysans à l'oléiculture. Les paysans rapportent qu'il n'y a aucune forme d'exploitation des oléastres à l'exception d'une seule personne qui les utilisent comme porte greffe. Ce paysan travaille comme un technicien d'agriculture qui pratique la technique de greffage pour les paysans surtout pour le Caroubier. A l'échelle du village, on considère le greffage comme quelque chose de très étrange vu que la majorité des paysans rapportent que l'ensemble des oliviers anciens du verger appelé *Jnan* sont issus d'une même bouture initiale.

A l'image des autres agro-écosystèmes du sud du Maroc, la région de Demnate est connue pour son système d'irrigation relativement développé comprenant des seguias (canaux traditionnels) et des petits oueds. Selon le types de cultures on peut distinguer deux types d'oliveraies: (i) Les vergers traditionnels abritant des vieux oliviers (entre 200 à 300 ans

³⁶ DPA: Rapport de Monographie des la Direction Provinciale de l'Agriculture (DPA de Demnate).

selon l'histoire orale révélée dans les discours) plantés dans des jardins appelés localement *Jnan*. Ces vergers sont isolés de l'habitation des paysans et sont irrigués ; (ii) Les oliviers des banquettes qui ont été plantés par les eaux et forêts à partir 1966 (1000 ha) dans le cadre de projets de développement. Les services de l'état distribuaient gratuitement des plants d'olivier dans le cadre du développement du secteur oléicole et aménageaient des banquettes ou terrasses où ces arbres ont été plantés (d'où le nom de banquettes) en vue également de la gestion de l'érosion.

III.5.2.2. Dénominations et classification locales

Les paysans distinguent deux types parmi les oliviers qu'ils exploitent. L'âge des arbres est le premier critère d'identification: (i) des oliviers très anciens *Zeitoun lkdim/asli* (olivier ancien, natif ou d'origine) dont la majorité appartient au domaine des Habous ou aux Zaouïya; (ii) les oliviers qui sont nouvellement plantés appelés "*Zeitoun banquette*". En se basant sur les caractéristiques morphologiques du fruit, nous avons attesté (les chercheurs) que ces deux types d'oliviers ont les mêmes caractères morphologiques du fruit de la variété dominante, la *Picholine marocaine*. Cependant, au sein des vieux oliviers dénommés *Zeitoun lkdim*, on peut noter quelques oliviers qui portent la dénomination *Ameslalay*³⁸. Les fruits de ces oliviers sont de grande taille avec une forme circulaire similaire aux formes des *Meslala* décrites dans la Figure (20) et se distinguent morphologiquement et génétiquement des autres oliviers dans les vieux vergers. Certains paysans plantent dans leurs propriétés privées de nouveaux oliviers issus à partir des pépinières; ces oliviers connus sous le nom de *Nokla*³⁹ signifiant le plant. Cette situation nous rappelle le cas de *Lghr's* repéré dans la région de Chrafate.

Sur la base des données recueillies, on constate une situation de dominance d'un seul type dénommé *Zeitoun* ainsi que l'existence de quelques individus nommées *Ameslalay* plantés dans les vieux vergers. Toutefois, il y a une diversité dans la classification si l'on intègre d'autres critères de différenciation entre les variétés locales anciennes et les plants apportés même s'il s'agit de la même variété sur le plan génétique (Figure 18).

³⁸ *Ameslalay* pourrait être une berbérisation de la catégorie nommée *Meslala*. On pourrait considérer le scénario inverse qui semble être plausible puisque *Meslala* est un terme immotivé. Dans la langue berbère, généralement un terme commençant par le préfixe "A" renvoie à une forme masculine et grande et le même terme avec le préfixe "TA" renvoie à une forme féminine et petite.

³⁹ Le mot *Nokla* localement correspond à des boutures apportées par les paysans sous formes de plant

Les catégories qui émergent se situent selon une classification à caractère temporel qui oppose l'ancien à l'actuel et selon la technique de plantation: *Zeitoun lkdim* (ancien) multiplié par boutures et *Zeitoun banquette* multiplié par plants. *Zeitoun lkdim* incarne un olivier planté par les anciens et qui a perduré selon une approche de reconduction par bouturage d'un même clone. Selon les paysans, un olivier aurait été apporté de l'est de la Méditerranée pendant la période des conquêtes islamiques, un discours plutôt construit selon une forme mythique que sur une réalité concrète. En revanche, l'actuel renvoie à des oliviers apportés par des projets. Le critère d'usage apparaît en deuxième lieu pour distinguer le type *Ameslalay* qui est utilisé pour la préparation des olives de table; alors que le type *Zeitoun* est à double usage.

Sur le plan des usages, nous avons remarqué aussi une grande diversité de mode de préparation des olives de table: *Mfrchkh*, *Mechkouk*, *Zeitoun lkhal*, *Mjoob*, etc, qui permet de transformer un seul type d'olives par des préparations culinaires variées en une diversité des formes culturellement déterminées selon des valeurs et des besoins de l'agriculteur et du marché. L'usage principal de l'olivier est l'huile dont la rentabilité et la qualité sont les critères principaux de distinction et pour lesquels la *Picholine marocaine* semble être la variété la plus appropriée. Selon les paysans, la qualité d'huile peut être liée soit au type de sol ou bien à la méthode de trituration, une conception qui renvoie plus à l'idée d'une configuration de l'huile par une approche terroir que par le type de variété qui la constitue.

Demnate présente une situation particulière à savoir l'omniprésence d'un seul type correspondant à la variété *Picholine marocaine*. La région est caractérisée par une histoire politique très centralisée où la gestion des arbres a été totalement inféodée aux autorités centrales diverses qui se sont succédées dans le temps (Bacha, Habous, Domaine) et totalement tournée vers le commerce de l'huile d'olive, liée probablement à la proximité de la ville de Marrakech. L'exploitation est directe pour les oliviers situés sur des terres privées, et indirecte par achat des droits lors des *Samsara* pour les olives appartenant aux terres du Domaine (l'état) ou du Habous (ministère affaires religieuses). Ce système est une source supplémentaire de risques et de conflits entre les paysans.

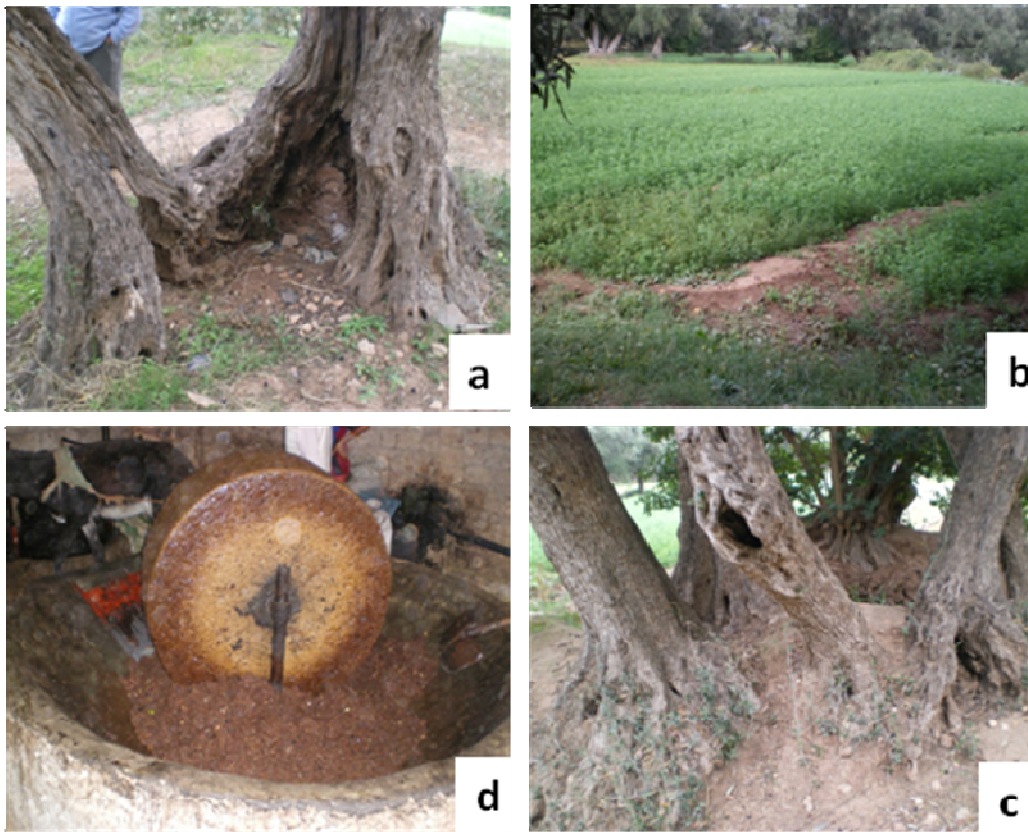


Figure 23. Photos

a : technique *d'ikhalifen* qui permet de donner une forme circulaire aux arbres
 b : la culture de la luzerne associée a l'olivier, paysage caractéristique de Demnate.
 c: photo d'un arbre ancien (plus de 200 ans) d'olivier en zone irriguée
 d : Moulin à huile d'olive (Tahouna)

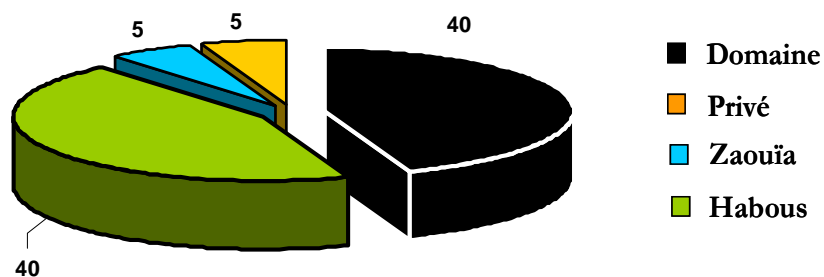


Figure 24. Importance des propriétés des oliviers selon le système foncier dans la région de Demnate (d'après la DPA Demnate, 1997).

Nos observations ne nous permettent pas de dire si les familles arrivent à garder les mêmes terres qu’ils avaient exploitées d’une année à l’autre. Il est probable que les familles les plus puissantes puissent maintenir un accès aux mêmes parcelles exploitées. Face à cette situation, les populations ont établi des relations diverses vis-à-vis des oliviers qui constituent un patrimoine local mais également et surtout un patrimoine sur lequel ils ne peuvent intervenir car la plupart des arbres n’appartiennent pas à ceux qui les exploitent. Ils ne peuvent ni les couper ni les planter eux-mêmes. Modelé par les pratiques et par les règles complexes de l’appropriation foncière, le paysage oléicole dans la région de Demnate est ainsi très contraint et évolue peu. Mais, en dépit d’une diversité variétale faible, les paysans différencient les oliviers selon des catégories temporelles et d’usage.

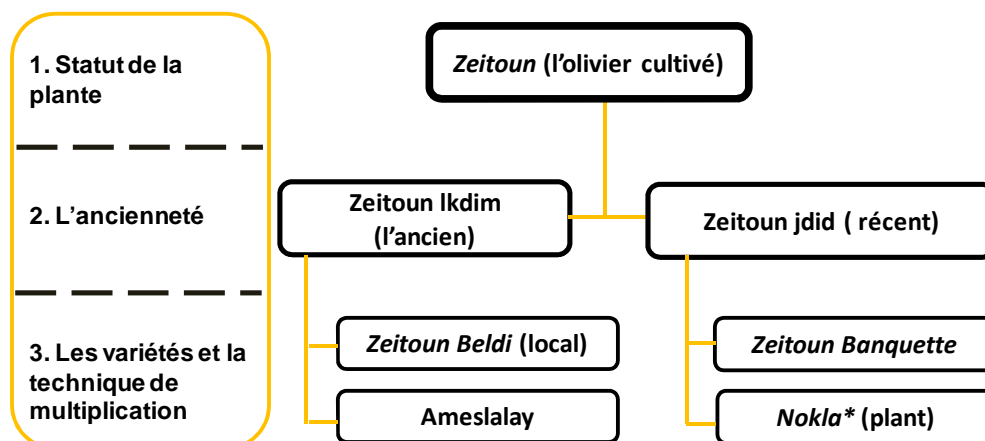


Figure 25. Schéma de classification dans le village de Demnate (centre-sud).

Les catégories qui émergent se situent selon une classification à caractère temporel qui oppose l’ancien (*Zeitoun lkdim*) à l’actuel (*Zeitoun jdid*) et selon la technique de plantation: *Zeitoun lkdim* (ancien) multiplié par boutures et *Zeitoun banquette* et *Nokla* multipliés par plans.

* Dans la région de Demnate, la dénomination *Nokla* renvoie aux oliviers issus de plants de pépinières. Cette technique d’utilisation des plants est considérée comme étant une pratique récente. C’est une forme de catégorisation utilisée pour désigner tous les nouveaux types d’oliviers plantés dans des propriétés privées autres que les oliviers *banquette*.

III.5.3. Conclusion des deux études de cas.

L'étude de ces deux régions Chrafate dans le nord et Demnate dans le centre sud, nous a permis d'appréhender la diversité perçue de l'olivier à une échelle locale. Le choix de ces deux sites était basé sur une approche d'étude pour comparer entre deux régions présentant des caractéristiques agro-écologiques, biologiques et économiques contrastées. Compte tenu de ces facteurs, ces deux sites d'études devraient refléter la différenciation observée entre le nord et le centre-sud sur le plan des pratiques et de la diversité d'oliviers. En effet, l'étude de Demnate permet de révéler un système foncier contraint qui entraîne un traitement de la diversité variétale par des paysans également contraints. Comparé à ce système, la région de Chrafate présente une approche moins contrainte sur le plan foncier qui aide les paysans à contribuer à l'évolution et à la création de la diversité par la plantation de nouveaux types d'oliviers dans leurs propres terres. Dans le village de Chrafate, la propriété privée des terres et les pratiques associées contribuent à l'évolution du système en général et chez l'olivier en particulier. La présence des formes *Berri* dans l'agro-écosystème, l'intégration de nouvelles variétés, l'existence de différentes techniques de multiplication (greffage et bouturage) sont des critères favorisant une situation de diversification. Ainsi, on y trouve des nomenclatures variées, une classification complexe et surtout une diversité génétique. Ajouté à cela, la régularité du système d'irrigation dans la région de Demnate permet probablement une homogénéisation des espaces et des oliviers dans ces agro-écosystèmes. Par ailleurs, la culture de l'olivier avec les différents usages (huile et olive de table) est destinée à la consommation personnelle des paysans dans la région de Chrafate. De ce fait, le paysan ne subit pas de pression du marché pour avoir une huile ou des olives de tables. Cette situation contraste avec celle de Demnate où une grande partie de la production est destinée au marché.

Nous avons vu que les deux études de cas présentent des points communs qui résident dans l'approche de classification et les critères utilisés. En effet, les paysans procèdent à une approche de classification spatio-temporelle pour séparer d'une part le local par rapport à ce qui est exogène (*Nokla*, *Lghr's* et *banquette*) et d'autre part, pour distinguer entre les oliviers anciens plantés dans le verger *Jnan* ou *Dshar* par rapport aux oliviers nouvellement installés. Malgré cela, chaque site présente une spécificité liée à la diversité, l'organisation spatiale de cette diversité et les termes utilisés pour qualifier les oliviers. D'où la difficulté de générer un système de classification globale.

En se basant sur le discours, nous avons procédé à l'étude du système de classification en utilisant deux approches complémentaires. La première approche s'appuie sur une méthodologie d'analyse de réseau en utilisant le logiciel *Netdraw* qui permet d'établir des relations entre les types d'oliviers et les critères associés à chaque variété. L'intensité de la liaison dépend du degré d'occurrence de l'information. La deuxième approche AMC (Analyse Multivariable de Correspondance) permet d'étudier la structuration des types des oliviers suivant les critères d'identification utilisés par les paysans pour la distinction entre les oliviers.

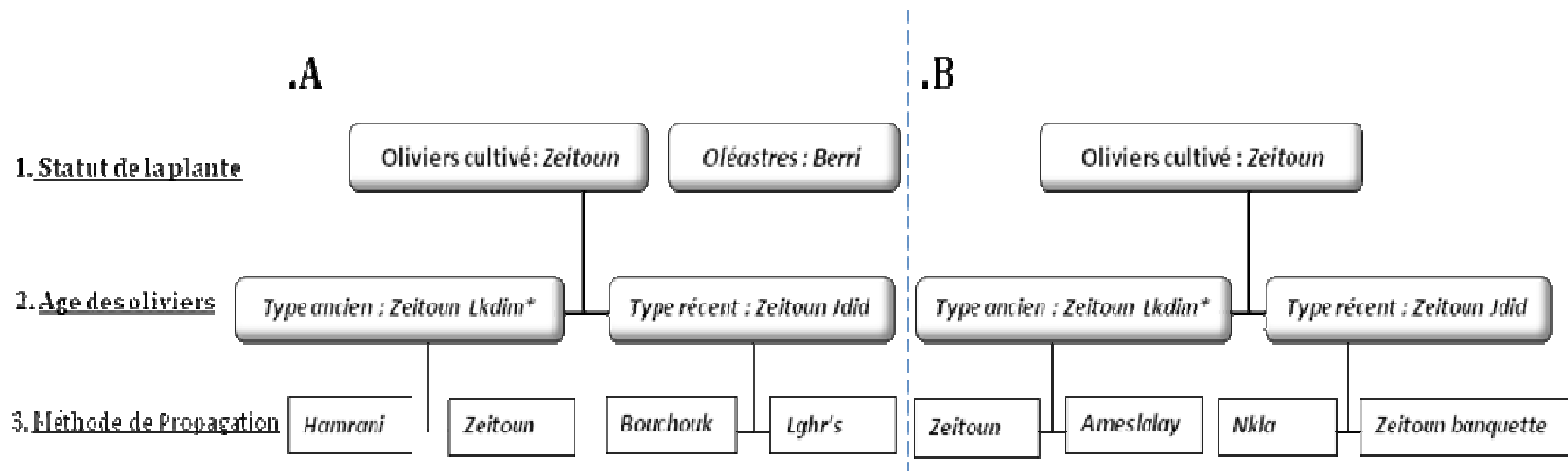


Figure 26. Classification locale des oliviers à l'aide des critères d'identifications locales dans les études de cas. (A). Chrafate dans le nord et (B). Demnate dans le centre-sud. Les catégories émergentes sont classées selon un caractère temporel qui oppose les anciens oliviers (*Zeitoun Lkdim*) aux types d'oliviers récents (*Zeitoun Jdid*). Le troisième critère utilisé est la méthode de propagation: « *Zeitoun Lkdim* » est multiplié par bouturage alors que les Nokla, *Zeitoun banquette* et *Lghr's* sont multipliées par plants.

III.6. Réseaux d'éléments d'identification, de qualification et de classifications des variétés: analyse du discours (Netdraw).

Nous avons utilisé le logiciel Netdraw afin d'affiner notre analyse du discours des paysans, en particulier afin de faire apparaître les liens entre les types d'oliviers énoncés et les critères associés. Etant donné le guide d'entretien développé (à partir d'un questionnaire initial; Annexe 4) les critères associés sont ceux utilisés pour l'identification des variétés dans le nord et le centre sud (Figure 27.A et 27.B). Selon les éléments et le degré d'intensité qui relie chaque type d'olivier à des critères qui les qualifient, nous retenons les observations suivantes. Les paysans se réfèrent à divers critères quantitatifs et qualitatifs afin d'identifier les types d'oliviers. Nous avons noté que le système de classification dans le nord s'appuie sur plus de variétés nommées et de critères d'identifications avec 40 thèmes contre 34 (dont 24 en commun entre les deux zones) respectivement au nord et au centre sud (Analyse de centralité, Figure 19.1 et 19.2; Tableaux 6). Les critères communs sont : l'usage (1, 2, 3, 4, 5, 6 ou huile, table ou double usage, pollinisation, pour fourrage, médicinale), la taille des oliviers (7); la qualité de l'huile (8.9); l'origine (étrangère ou locale) (10.11); l'âge ou l'ancienneté (anciens, récents ou 12, 13); la quantité d'huile (14); les critères agronomiques (Alternance, Vigueur, Précocité; 15.16.17) ; la méthode d'extraction (18); le prix de l'huile (19); le type de sol (20); la technique de multiplication (greffage; 21); le type multiple⁴⁰(22); la rareté (23) et l'héritage (24). Par ailleurs nous avons répertorié cinq critères spécifiques du Nord (l'absence d'alternance, la rapidité de production, la facilité de conservation, la transplantation) contre trois du sud (l'usage pour la construction, le type unique, le bouturage).

L'analyse du système de qualification des types d'olivier par cette approche montre que les critères mentionnés ci-dessus peuvent être interconnectés, expliquant la complexité des critères qui sont en jeu pour identifier les oliviers. Cette analyse montre aussi la présence des oliviers spontanés qui partagent des critères communs avec les variétés cultivées. Ceci confirme les travaux de Aumeeruddy-Thomas (2010) concernant la continuité des pratiques, des usages et des représentations entre variétés cultivées et oliviers issus de semis échappés de culture ou de zones de végétation naturelles.

⁴⁰ Un type multiple désigne un ensemble d'arbres d'oliviers ayant selon le paysan, des caractéristiques morphologiques ou critères d'identification différents (teneur en huile, ancienneté, etc ...), mais qui sont classées en un seul type.

Dans les deux zones géographiques, la catégorie *Zeitoun* qui signifie simplement oliviers ou olives, est un élément central dans la classification des variétés d'oliviers. Ce résultat est lié à la dominance de la *Picholine marocaine*, dénommée localement *Zeitoun* aussi bien dans le nord que dans le centre-sud mais aussi par le fait que *Zeitoun* peut être aussi utilisé comme catégorie englobante de plusieurs types.

Le système de classification dans le nord s'appuie sur plus de variétés nommées que dans le sud. Malgré une différence dans la nomenclature des oliviers (spontanés, d'une part, et entre les types d'olivier et leurs propres caractéristiques) entre le nord et le sud, nous avons constaté que les critères qui qualifient les variétés et l'oléastre dans les deux régions ont en commun beaucoup de critères d'identification et de distinction. Nous avons répertorié ces critères en fonction de leur degré d'importance exprimé par les résultats de l'occurrence⁴¹ de l'information (analyse de centralité; Figure 27). Ces critères sont:

(1) L'utilisation : c'est un critère très important et récurrent. Il est utilisé pour décrire l'usage de chaque variété mentionnée. Les deux grandes catégories d'utilisation des variétés sont l'usage pour huile et l'usage pour l'olive de table.

(2) La qualité de l'huile: ce critère fournit généralement des informations sur le goût de l'huile. Selon les paysans, la notion de qualité de l'huile est très relative et dépend de plusieurs facteurs, Par exemple: les caractéristiques organoleptiques de chaque variété, le type de sol, la localité ou l'origine géographique, les conditions de récolte et la méthode d'extraction.

(3) L'origine de la variété: ce critère permet de distinguer les oliviers natifs, ou se rapportant à la même origine que les habitants (*Asli*), des oliviers introduits par les services de l'état (oliviers *banquette* ou plants dans les propriétés privées). C'est souvent une fierté pour les paysans de mentionner si les arbres sont originaires.

(4) L'âge ou l'ancienneté: ce critère est utilisé pour désigner les oliviers anciens et récents. Les arbres anciens sont généralement considérés comme les plus vigoureux et les plus rustiques et adaptés aux conditions locales.

⁴¹ Les résultats de l'occurrence sont extraits à partir de l'analyse du discours donnant une matrice qui lie chaque type d'olivier avec un thème émergent. Elles traduisent le nombre d'apparition de cette liaison dans le discours. Pour tenir compte de l'occurrence d'une information, on mentionne le nombre d'apparition dans la matrice d'entrée du logiciel Netdraw.

(5) La quantité d'huile: les paysans utilisent ce critère spécialement dans un contexte économique pour se référer à la performance d'un type d'olivier par rapport aux autres.

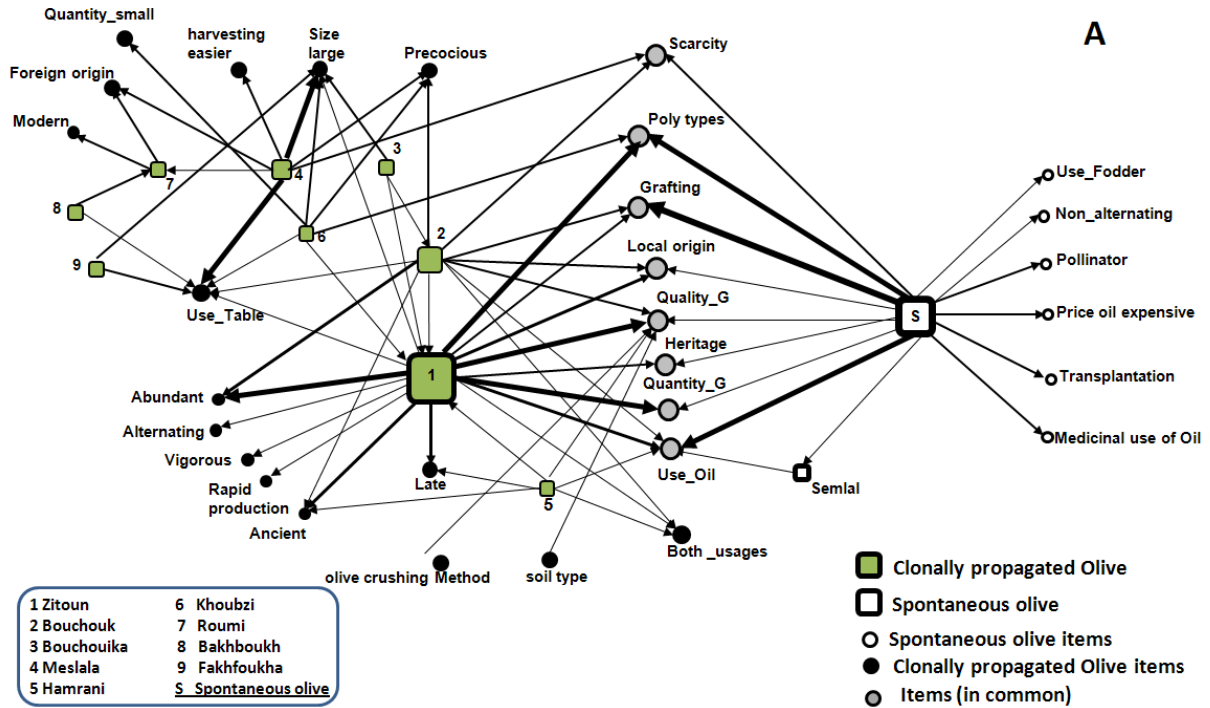
(6) La taille des oliviers: c'est un critère utilisé principalement pour les arbres destinés à produire des olives de table qui sont généralement caractérisés par une grande taille.

Malgré une différence dans la nomenclature des oliviers (spontanés et entre les types d'oliviers et leurs propres caractéristiques) entre le nord et le centre sud, nous avons constaté que les critères qui qualifient les oliviers dans les deux régions sont communs pour l'identification et la distinction entre les types d'oliviers (80%). En effet, nous avons noté qu'il y a un consensus entre le nord et le centre-sud sur les caractéristiques qui différencient les types d'oliviers. Les discours recueillis montrent que les types d'oliviers qui sont utilisés pour les olives de table sont précoces, de grande taille et avec une bonne capacité de conservation, tandis que les types qui sont utilisés pour l'huile, sont dotés d'une bonne production d'huile (faible pourcentage d'eau) avec une bonne qualité d'huile qui se conserve longtemps. L'analyse montre également que la notion de qualité d'huile est très relative et dépend de plusieurs facteurs (par exemple: le type de sol, la localité ou l'origine géographique, les conditions de récolte et la méthode d'extraction). L'âge ou l'ancienneté des oliviers est aussi au centre du discours pour la distinction des oliviers anciens généralement considérés comme les plus vigoureux et les plus rustiques et adaptés aux conditions locales. Les paysans utilisent aussi le critère de quantité d'huile spécialement dans un contexte économique pour refléter la performance d'un type d'olivier par rapport aux autres.

Tableaux 8 : Tableaux comparatif des critères extraits du discours des paysans entre le nord et le centre sud.

N°	Nord	centre sud	N°	Critères
1	Quantité faible	Quantité faible	1	critères communs
2	origine étrangère	origine étrangère	2	
3	Usage table	Usage table	3	
4	Abondance	Abondance	4	
5	Alternance	Alternance	5	
6	Vigueur	Vigueur	6	
7	Ancienneté	Ancienneté	7	
8	taille grande	taille grande	8	
9	méthode d'extraction	méthode d'extraction	9	
10	type de sol	type de sol	10	
11	Double usage	Double usage	11	
12	précoce	précoce	12	
13	usage huile	usage huile	13	
14	Quantité bonne	Quantité bonne	14	
15	Héritage	Héritage	15	
16	qualité bonne	qualité bonne	16	
17	origine locale	origine locale	17	
18	Greffage	Greffage	18	
19	Poly types	Poly types	19	
20	rare	rare	20	
21	usage pour fourrage	usage pour fourrage	21	
22	pollinisateur	pollinisateur	22	
23	prix d'huile chère	prix d'huile chère	23	
24	usage médicinal de l'huile	usage médicinal de l'huile	24	
25	transplantation	usage bâtiment	25	Critères spécifiques
26	non alternant	taille petite	26	
27	Récent	un seul type	27	
28	Facilité de conservation	Bouturage	28	
29	Rapidité de production			
30	Tardive (maturation)			
41	variétés cultivées et semis (x11)	variétés cultivées et semis (x5)	34	Nombre Total

A



B

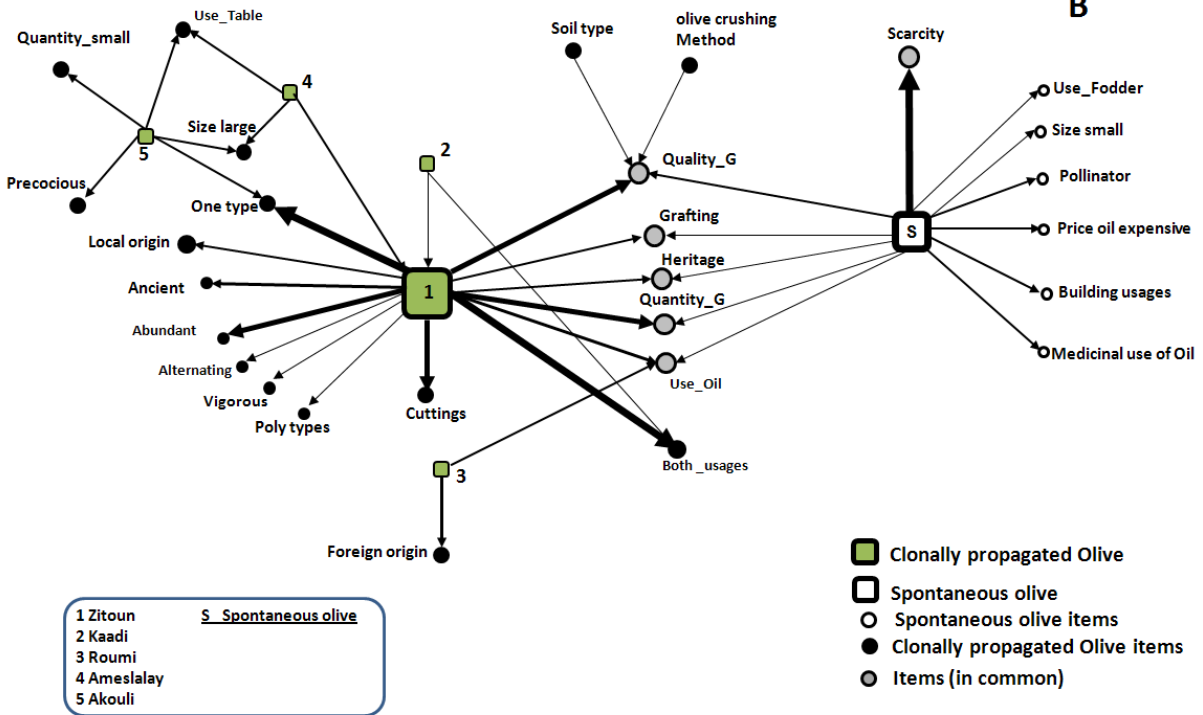


Figure 27. Visualisation graphique montrant l'intensité des liens entre les types d'oliviers et les critères associés sur la base de l'analyse du discours des paysans en utilisant le logiciel Netdraw, dans le nord (A), dans le sud (B). Les carrés verts correspondent aux types d'oliviers cultivés et blancs aux formes spontanées. Les critères d'identification sont représentés par des formes circulaires. Nous avons noté 40 nœuds dans le nord contre 34 dans le sud, ce qui indique la complexité du système de qualification des types d'oliviers dans ces agro-écosystèmes traditionnels. Les traits sont plus ou moins prononcés selon le degré d'importance des liens entre les thèmes émergents et les types d'oliviers. Par exemple, la liaison de formes issues de semis à la technique de greffage dans le nord est très importante par rapport au sud.

III.7. Analyse multiple de correspondances (AMC) des types d'oliviers et les critères associés.

Parmi les 30 critères émergents dans le discours (Figure 27), nous avons effectuée une analyse sur la base de 16 critères les plus récurrents et les plus communément employés pour distinguer entre les oliviers. L'analyse est ensuite basée sur 8 critères (l'usage, l'origine, l'âge, la forme, la maturité, la qualité de l'huile, l'abondance et la conservation de l'huile), choisis parmi les 16 en fonction de leur contribution relative (plus de 60% sur les deux premiers axes). L'analyse montre que les types d'oliviers sont classés en trois groupes selon les deux premiers axes qui expliquent plus de 32% de la variation totale (Figure 28).

Le premier axe (Axe 1: 29 %), permet de distinguer entre deux groupes et le deuxième axe (Axe 2: 11%) permet de distinguer un troisième groupe. Le premier groupe comprend des types d'oliviers sous les dénominations *Zeitoun*, *Zit* (huile), *Beldi*, *Bakhboukh*. Dans ce groupe, on distingue des types d'oliviers génétiquement similaires (Figure 28) et qui portent le même nom comme le cas du *Zeitoun-T53*, *Zeitoun-T46*, *Zeitoun-T54* ou deux noms différents comme *Zeitoun-T92*, *Louted-T94*. En dépit de leur similarité génétique, ces types d'oliviers sont classés par les paysans comme différents sur la base de critères morphologiques, agronomiques. En effet, ces oliviers se distinguent plus ou moins par les critères suivants (Usage huile, l'origine locale, l'ancienneté, la qualité de l'huile, la tardivité (maturation)) selon les localités. Le deuxième groupe comprend des types d'oliviers sous les dénominations associées à des catégories d'usage (*Meslala*, *Khoubzi*, *Ameslalay* et *Fakhfoukha*) et des types de formes différentes comme *Bouchouk*, *Bouchouka*. Dans ce groupe, on distingue des oliviers qui sont génétiquement similaires portant des noms légèrement différents comme (*Meslala-T27*, *Meslala rkika-T2*) et des oliviers génétiquement proches (moins de 3 allèles) et portant le même nom comme (*Ameslalay-T43*, *Ameslalay-T44*). Ces types d'olivier se distinguent entre eux par les caractéristiques suivantes (usage de table, forme circulaire, qualité d'huile mauvaise, précocité, origine locale). Le troisième groupe comporte des oliviers qui peuvent être génétiquement très différents (exemple: *Zit-Roumia*, *Zeitoun d'Espagne* et *Kortobi*) ou proches (exemple: *Nokla Mrrakchia* et *Bakhboukh*) par rapport aux oliviers des autres groupes. Ces types d'oliviers sont distingués entre eux par les caractéristiques suivants (origine étrangère, usage huile, qualité d'huile, la forme).

Cette analyse nous a permis de constater qu'au niveau d'un type nommé, il y a des variations liées à différents critères d'appréciation de la variété. Ces variations sont repérées par les paysans et peuvent ne pas apparaître dans la nomenclature ni identifiables par la

génétique. Il s'agit d'une série de critères qui qualifient cette variété selon la vision des paysans. En effet, les paysans classent des choses génétiquement semblables dans deux catégories qui peuvent être très éloignées comme le cas de Zeitoun T60, Ameslalay T43, Zeitoun T54, Zeitoun T53 (Figure 28-B), ce qui montre que des raisons historiques, des appréciations culturelles, les modes de conduites techniques importent plus pour le paysan que des caractères "morphotypes" au sens des chercheurs c'est-à-dire portant uniquement sur le fruit ou des génotypes. Par ailleurs, l'analyse du discours par la méthode AMC montre que les paysans regroupent des types d'oliviers dans le schéma de classification bien qu'ils aient des réalités biologiques et génétiques différentes). Nous prenons le cas *Fakhfoukha*-T69_43 et *Zit-Roumia* T66 (Figure 28) comme exemples illustrant notre propos. Sur le plan morphologique, ces deux types ont des caractères différents (Des grosses olives circulaires pour *Fakhfoukha* riche en huile et des oliviers de taille moyenne pour *Zit-Roumia*). Sur le plan génétique, ces deux types sont très éloignés (distincts par 15 allèles dissimilaires). Sur le plan agronomique, *Fakhfoukha* est une variété précoce alors que la variété *Zit-Roumia* est tardive. Ceci montre que la classification paysanne et la classifications biologique et génétique ne se recoupent pas, ce qui est une situation courante dans de nombreuses sociétés, observée par de nombreux auteurs (Adéoti *et al.*, 2009, Barnaud *et al.*, 2007). Par ailleurs cela montre aussi la limite de la méthode d'analyse car en effet elle mêle des discours de paysans sur des objets différents analysés dans des sites différents. Ces discours peuvent en effet converger entre deux sites mais il n'est pas certain que sur un même site, les paysans aient des discours convergents sur des objets aussi différents.

La classification paysanne, s'intéresse à des critères phénotypiques vastes incluant les fruits mais aussi la taille des arbres, la vigueur etc. (Perceptual Distinctiveness), des critères d'usage, des critères patrimoniaux, agronomiques etc,... qui ne sont pas pris en compte dans une classification génétique basée sur la définition des génotypes. Dans le premier cas, nous avons affaire à une classification socialement construite correspondant aux besoins d'une société dans un agro-écosystème donné. Il s'agit d'une construction en réponse à des logiques socio-territoriales socialement et politiquement construites. Dans le deuxième cas nous pouvons simplement établir une relation plus ou moins concordante entre les génotypes et les variétés nommées. Les deux études de cas de Demnate et Chrafate nous ont permis de comprendre que les logiques de classifications propres à chaque société ne dépendent pas exclusivement des critères morphologiques des variétés à classer.

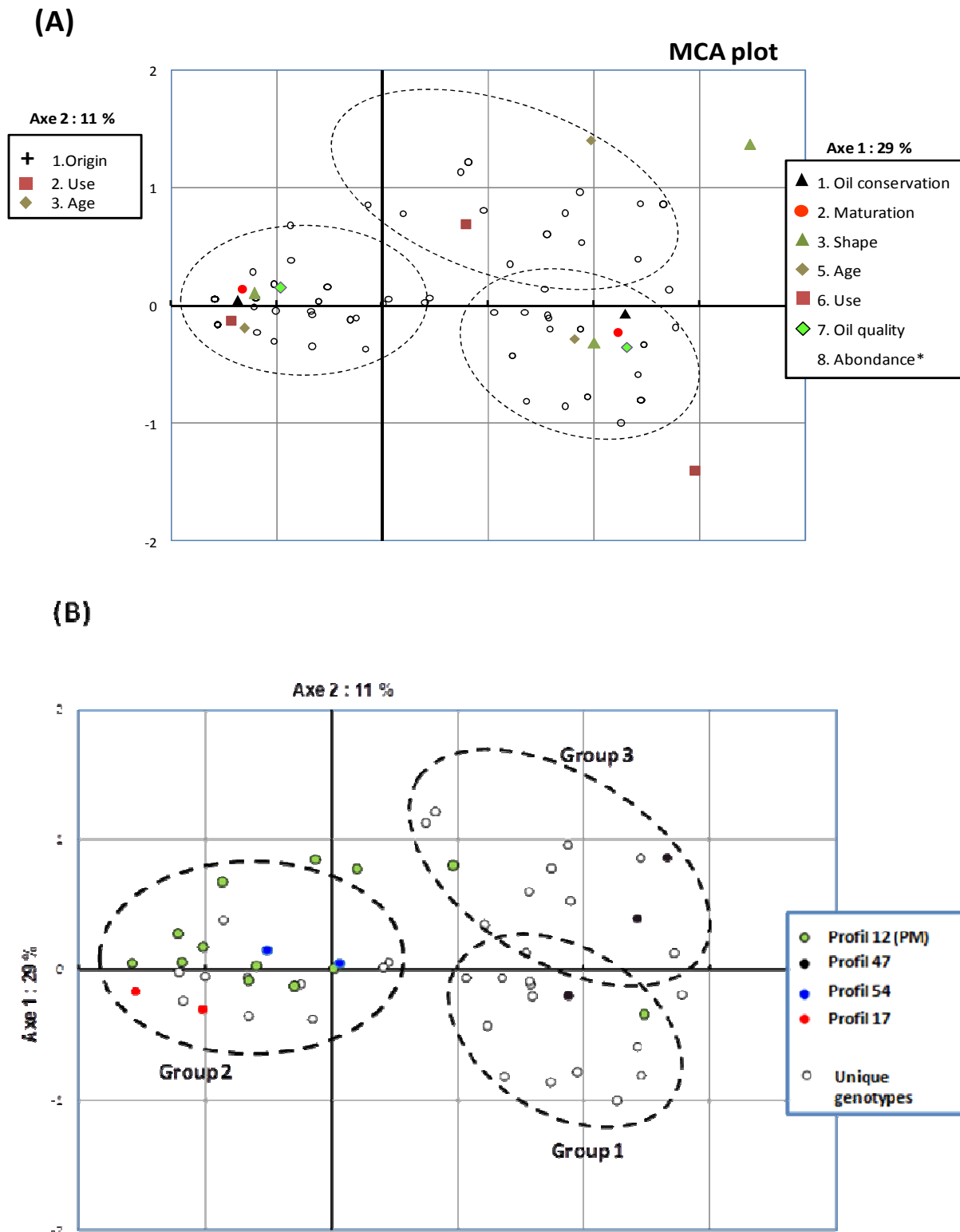


Figure 28. Analyse multiple de correspondances (AMC) basée sur 8 critères d'identification entre les 102 types d'oliviers prélevés dans les 29 sites étudiés. (A) projection des types d'oliviers et leur critères d'identifications. (B) Projection des types identifiés selon leurs profils SSR. Les types d'oliviers ayant le même profil SSR sont représentés par la même forme colorée et les génotypes uniques sont représentés par des cercles non colorés.

III.8. Classification des oliviers

III.8. 1. Classification en relation avec le système de nomenclature.

L'analyse et l'interprétation des noms vernaculaires appliqués aux types d'oliviers montrent que les paysans utilisent une diversité de noms de base et d'attributs (ou de déterminants). Lorsqu'ils nomment les variétés, ils utilisent une approche de classification qui peut être synthétisée par des schémas classificatoires que nous reconstruisons a posteriori à partir de l'ensemble des données recueillies. Ce schéma permet de comprendre comment les paysans différencient les différents types d'oliviers et comment ils les classent selon des rapports socioculturels établis à la diversité qui sont des rapports patrimoniaux, identitaires ou culturels comme par exemple les valeurs alimentaires. Ce système de classification représente le mode de traitement de la diversité des oliviers dans sa globalité au Maroc.

III.8.2. Les catégories nommées chez l'olivier au Maroc

Au Maroc, les résultats de nos entretiens montrent que tous les types d'oliviers recensés portent un nom. Sur les 32 noms qui ont pu être inventoriés, 14 constituent des catégories englobantes (Tableau 5). Ces catégories ne sont pas homogènes et elles sont situées dans la classification à des niveaux non équivalents. La catégorie *Zeitoun* par exemple peut être utilisée pour désigner un niveau supérieur de catégorisation désignant l'olivier cultivé, comme il peut désigner l'ensemble des types nommés d'oliviers du village « *le tout est Zeitoun* ». Ces catégories servent aussi dans le système d'identification entre les variétés : « *Dans le Zeitoun, il y a deux types : Bouchouk-rkik et il y a Zeitoun* ». Les noms renvoient à différentes caractéristiques permettant de distinguer les types d'oliviers et prenant en compte différents critères qui sont indissociables et peuvent être décrits de la manière suivante:

(a) *les éléments descriptifs de la variété* : des noms sont utilisés correspondant à la forme et la taille des fruits et de l'arbre. Par exemple, le nom *Meslal* (masculin) ou *Meslala* (féminin) est une catégorie englobante ou un attribut utilisé pour des oliviers cultivés ou des oliviers spontanés (issus de semis) exploités pour l'huile, appelés *Berri-Meslal*. Pour les oliviers cultivés, nous avons vu que le nom *Meslala* peut inclure différents types d'olivier ayant des morphotypes et des génotypes distincts. Du point de vue des paysans, *Meslala* n'est pas un nom d'une variété spécifique mais plutôt une catégorie englobante (Figure 20). Nous avons constaté que plusieurs types d'oliviers ayant une grosse taille et une forme circulaire sont

mis dans la catégorie *Meslala*: « *Meslala c'est une dénomination locale pour les Jbala*⁴² et qui signifie gros *Ghlid* ». Ce nom de *Meslala* peut renvoyer aussi dans le discours à des oliviers ayant l'usage l'olive de table.

(b) *l'usage* : dans de nombreuses études sur d'autres plantes cultivées comme le cas des céréales ou des plantes à tubercules, l'usage est un élément qui est apparent dans la nomenclature (Barnaud 2007; Caillon 2005; Adéoti *et al.*, 2009). Chez l'olivier, on peut distinguer deux grandes catégories de variétés selon le critère d'usage (variétés à huile et variétés de table). Par exemple, le cas du nom *Khoubzi* est relié à plusieurs types locaux d'olive utilisés pour le pain. Il s'agit d'un qualificatif qui désigne un ensemble de types qui sont utilisés exclusivement pour les olives de table et plus particulièrement les olives de table qui sont consommés avec le pain. Notons que l'usage n'est pas toujours intégré dans le nom, mais il peut être intégré dans une symbologie liée à une convention locale. En effet, un certain nombre de connaissances ne sont pas explicitement exprimées par des mots tant elles sont évidentes pour les personnes interrogées. Nous avons constaté aussi dans les discours des paysans, des cas d'équivalence entre différentes catégories. Par exemple, dans le site d'Asjan, le passage de *Meslala* à *Khoubzi* : « *on nomme Meslala Khoubzi également* » ; dans le site d'Asjan, le passage de *Bouchouk laghlid* à *Meslala* : « *Bouchouk-laghlid est un Meslala* » ; dans le site Asjan, le passage de *Bouchouk* à *Meslala*: « *Il y a un type qui est appelé Bouchouk ou Meslala* ».

(c) *L'ancienneté*: le caractère de longévité des arbres dans l'agro-écosystème constitue un critère très utilisé pour distinguer les anciens oliviers de ceux récemment plantés. L'ancienneté, en soi, n'est pas liée seulement à l'âge des arbres mais aussi à un ensemble de pratiques, de représentations et d'éléments associés aux vieux arbres comme par exemple la technique pratiquée pour la reproduction de ces oliviers. Le cas de Demnate illustre ce propos montrant que les oliviers plantés dans les vieux vergers sont qualifiés de *Zeitoun lkdim* et traités par des techniques de bouturage de la même façon que les anciens oliviers.

(d) *La localité ou l'origine géographique*: nous avons vu dans la partie introductive (chapitre 1), qu'il y a des facteurs économiques et socioculturels qui incitent le paysan à maintenir la diversité chez les espèces cultivées. Parmi ces facteurs, l'introduction de nouvelles variétés

⁴² Jbala est le nom d'une population située dans les montagnes du Nord Ouest du Maroc (Rif). Voir aussi Hmimsa *et al.* (2011).

au sein de la gamme préexistante a un effet sur la diversification. Ces variétés, bien que portant la trace d'une origine étrangère dans le nom coexistent sur le territoire avec les variétés locales et/ou anciennes, contribuent à une dynamique locale d'intégration d'une diversité venue d'autres régions géographiques.

III.8.3. Les catégories Beldi et Roumi, nomenclature et classifications

« *Le Beldi, c'est le type d'origine et le Roumi provient de la France ou d'Espagne* ».

Au Maroc, selon la perception locale de l'origine, on peut distinguer des types locaux dénommés *Beldi* par rapport à des types qualifiés d'exogènes ou d'étrangers dénommés *Roumi*. Cette distinction binaire traduit une situation de polarité entre le Beldi et le Roumi. Comment cette polarité est-elle maintenue ? Comment les catégories sont-elles redistribuées à différents stades de l'usage de l'olivier et de ses fruits ? Dans quelles circonstances le *Roumi* peut-il devenir *Beldi* et inversement ? Est ce que les catégories *Beldi* et *Roumi* sont toujours reliées à l'origine ou à d'autres critères ou représentations ? Certaines variétés sont caractérisées par leurs origines (*Roumi* pour les zones du sud) par opposition à un des catégories *Beldi* très présentes dans le Sud.

Dans le Nord, on trouve différents noms se rapportant à des origines étrangères sans pour autant que l'opposition Beldi/Roumi n'apparaisse dans la nomenclature. Par exemple, l'origine des variétés dans le nord couvre plusieurs caractéristiques et semble correspondre à une série d'introductions correspondant à différentes périodes historiques. Les variétés espagnoles peuvent provenir de la période de l'annexion espagnole dans le nord du Maroc (1912- 1956). Ceci est illustré par le cas du *Zeitoun d'Espagne* qui signifie l'olivier d'Espagne, *Kortobi* qui désigne l'olivier de Cordoue, *Nokla-Marrakchia* qui signifie plant de Marrakech. Les plants peuvent provenir des pépinières situées à Marrakech dans le cadre de projets de développement réalisés par les services de l'état. Dans le nord, les oliviers qualifiés de *Beldi* peuvent exister sans que le *Roumi* existe : « *Il y a un seul type qui existe c'est le Beldi* »

Selon nos informateurs, la notion de *Beldi* et *Roumi* peut être utilisée pour des raisons autres que l'origine : « *L'arbre ancien "Kdima" est Beldia et les nouveaux arbres "jdid" est Roumia* ». La notion de *Roumi* ici désigne les nouveaux arbres plantés. Ces arbres peuvent

avoir différentes sources : « *plants issus de pépinières importés individuellement par des paysans ou bien ils sont distribués par les services agricoles* ».

Dans le Sud, la notion de *Beldi* et *Roumi* est liée plus à la technique : « *le Beldi est tout ce qui est issu de la bouture alors que le greffé est un Roumi* ». Dans le sud, on considère que le bouturage est une technique ancienne utilisée pour la multiplication de l'olivier, alors que le greffage est une nouvelle technique. Cette catégorisation peut également être utilisée à toutes les étapes de la récolte jusqu'à la technique de préparation des olives ou la qualité d'huile. En effet, certains paysans relient le *Beldi* à la bonne qualité ou à la conservation de l'huile « *la qualité d'huile du Beldi est meilleure que celle du Roumi même si ce dernier produit 30 litres d'huile/100 kg d'olives* », « *le Roumi ne se conserve pas* » ou à d'autres critères comme l'usage à double fin « *le type Beldi est celui qui est utilisé pour tout usage* ». Il convient de signaler que le caractère *Roumi* est utilisé conventionnellement par les populations marocaines pour désigner l'huile industrielle ou moderne et en particulier l'huile extraite de graine comme l'huile de tourne sol. Par ailleurs, le *Berri* peut parfois être associé à la catégorie *Beldi* : « *Tout est Beldi y compris le Berri* ». L'huile extraite est toujours qualifiée de *Beldi* même pour celle extraite à partir des olives qualifiées de *Roumi* « *l'huile est appelée huile Beldia y compris celle du Roumi* » comme l'avait démontré Jabiot (2008) chez les populations des Beni Ahmad dans le nord du Maroc.

A travers ces observations et analyses, nous pouvons constater qu'il n'y pas unanimité sur une définition claire des entités *Beldi* et *Roumi*. Les différentes déclarations des paysans indiquent une certaine fluidité dans la nomenclature et les classifications des oliviers. L'étude de ces deux catégories montre que la catégorisation *Beldi/Roumi* n'a pas toujours la fonction de différencier le local (*Beldi*) et l'étranger ou exogène *Roumi*.

Compte tenu des études de cas (Chrafate et Demnate) et de l'analyse de classification locale à travers les noms utilisés pour les oliviers, nous avons constaté la difficulté d'élaborer un schéma de classification globale. La Figure 21 propose un schéma synthétique de la classification de l'olivier au Maroc en se basant sur l'analyse du discours et la signification des termes du point de vue des paysans. Cette classification correspond à une synthèse à partir de l'ensemble des données recueillies. On y trouve une part importante de catégories englobantes et de noms de base qui renvoient à des morphotypes très différents avec une grande fluidité et un manque de stabilité dans les dénominations. Il est donc difficile dans ce

cas de cerner un concept de variété dans le sens où une variété renvoie à un seul et unique nom selon un principe de biunivocité telle que défini par exemple pour une variété moderne. Force est de constater que les variétés d'oliviers au Maroc renvoient à des multiples réalités variant selon les régions et selon les localités au sein d'une même région.

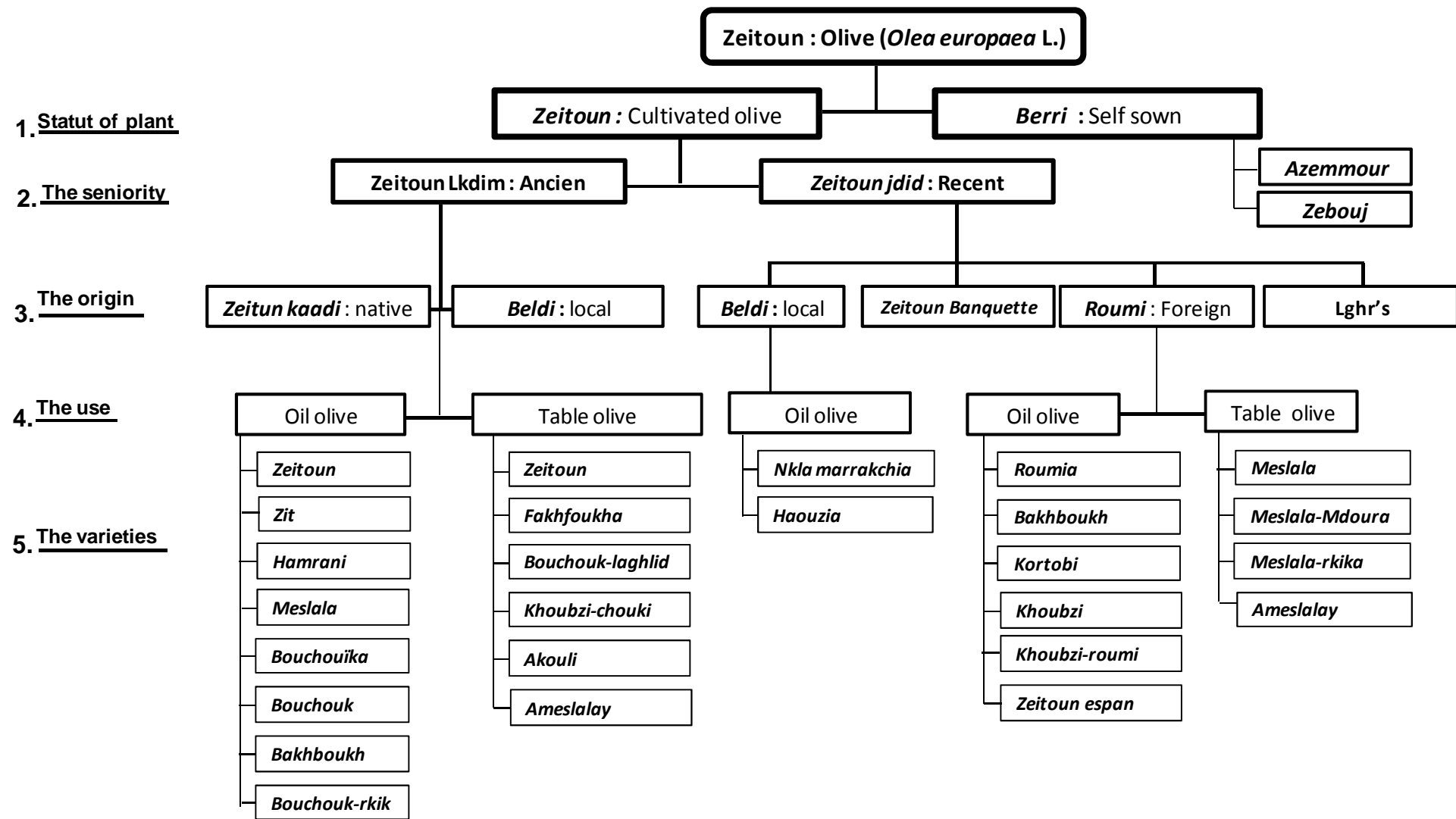


Figure 29. Schéma de classification globale des oliviers selon les nomenclatures et les éléments du discours. Les numéros (1 à 5) indiquent les niveaux des critères d'identifications utilisés dans la classification locale. Les types qui se trouvent dans différents niveaux de classification ont été soulignés pour illustrer la flexibilité de la classification chez l'olivier pour les sites étudiés au Maroc.

III.9. Discussion

L'objectif de cette étude était de mettre en lumière la façon dont les paysans traitent la diversité de l'olivier dans les agro-écosystèmes marocains dans un contexte de prédominance d'une seule variété, la *Picholine marocaine*. Notre hypothèse de travail est la suivante : les pratiques paysannes, qu'elles soient concrètes ou symboliques, influencent positivement les processus de diversification malgré une relative faible diversité nommée et génétique de l'olivier. Dans cette partie nous discutons nos résultats en rapport avec les points suivants : (i) Le paradoxe entre le faible ratio entre le nombre de types d'oliviers nommés par rapport au nombre de génotypes existants ; (ii) La classification vernaculaire, entre processus explicites et implicites.

III.9.1. Diversité nommée *versus* diversité génétique

III.9.1.1. Représentativité de la diversité des oliviers au Maroc

Dans cette étude, nous avons identifié 26 termes ou lexèmes parmi les 102 types d'oliviers échantillonnés dans 29 sites étudiés correspondant à 54 morphotypes et 63 génotypes (profils SSR). Nous avons constaté une différence de diversité nommée et génétique entre la présente étude et celle de Khadari *et al.*, (2008) qui identifie 9 termes pour 60 génotypes. Cette différence est vraisemblablement liée à la différence dans l'approche et la stratégie d'échantillonnage adoptées. En effet, Khadari *et al.*, (2008) ont procédé à une stratégie de collecte basée sur la différence morphologique par rapport au type de la *Picholine marocaine* ; alors que nous avons échantillonné des oliviers identifiés comme des types différents par les paysans et auxquels ils auraient à priori des noms différents. En outre, nous avons essayé de comprendre leurs points de vue sur les critères qui différenciaient les types différents reconnus, ce qui a pu les amener à nous donner des noms plus détaillés comme par exemple les noms binaires avec des attributs.

Ainsi, notre démarche qui découle d'une approche ethnobiologique a généré un plus grand nombre de noms associés aux types d'oliviers, constituant une nomenclature locale, un résultat qui ne peut être obtenu que par des méthodes d'enquêtes précises découlant d'une approche ethnographique. Nous montrons que le processus de dénomination ne s'appuie pas toujours sur des critères strictement morphologiques, par exemple dans un même site comme celui de Chrafate, la variété nommée par l'INRA *Picholine marocaine* est nommée *Zeitoun* si elle est greffée sur l'oléastre et *Lghr's* si elle a été apportée dans le cadre des

projets de développement par les services de l'état marocain. Ainsi, nos travaux ont permis de mettre en évidence des noms qui se rapportent à des types présentant des variations morphologiques qui dans certains cas correspondent à des variations génétiques, mais pas nécessairement. Cette approche permet d'avoir une idée précise sur les liens et les attributs qui réunissent et séparent les variétés cultivées au niveau de chaque village. Ces liens et ces attributs renseignent également sur les termes utilisés dans le traitement de la diversité ainsi que l'attitude des paysans à travers les termes utilisés vis-à-vis des variétés, mais surtout de leur origine, des processus techniques qui y sont associés.

L'étude de la classification renseigne sur les noms, ainsi qu'à d'autres formes de catégorisation qui ne sont pas explicites dans la nomenclature et qui sont exprimées dans le discours et les pratiques. Ces deux niveaux d'appréhension des variétés (nommer et appréhender de façon plus globale) qui influencent la diversité génétique et nommée sont utilisés par les paysans. Notre approche permet d'avoir une image globale et représentative de la diversité des oliviers au Maroc telle que perçue et utilisée par les paysans et montre les rapports complexes qu'ils établissent avec cette diversité qui n'est pas en soi une diversité strictement liée à des variations génétiques.

III.9.1.2. Faible ratio entre nombres de types d'oliviers nommés et de géotypes

Dans cette étude, nous avons relevé une discordance entre la diversité nommée et la diversité génétique qui s'exprime à travers les nombreux cas d'homonymies et de synonymies (Tableau 6). Etant donné le nombre de sites, l'échelle de travail et la diversité socio-culturelle marocaine, il est évident que certains cas d'homonymie sont liés au fait que nous avons tout simplement récolté des données dans des sites qui ne partagent pas les mêmes réseaux de connaissance et qui de ce fait appellent deux choses (variétés) différentes par le même nom ou une même chose (variété) par un nom différent. Ces cas d'homonymie et de synonymie montrent simplement qu'il n'y a pas une nomenclature unifiée et partagée par tout au Maroc concernant la diversité des oliviers. On constate globalement un ratio de noms associés aux oliviers *versus* un nombre de géotypes qui est faible. En effet, le niveau de diversité nommée avec 26 termes ou lexèmes pour 63 géotypes est faible comparée à d'autres régions méditerranéennes. Au Portugal, Cordeiro *et al.*, (2008) ont recensé 87 variétés nommées correspondant à 29 géotypes différents. En Croatie, Poljuha *et al.*, (2008) ont listé 27 variétés nommées classées en 18 géotypes. En Tunisie, Kamoun *et al.*,

(2006) ont identifié 22 géotypes différents pour 22 variétés d'oliviers nommées. Malgré le fait que ces différentes études aient différentes approches de collecte et d'analyses, ces estimations sont une indication pour faire la liaison entre la diversité nommée et la diversité génétique dans d'autres situations étudiées en Méditerranée.

Nous pourrions ainsi dire sur la base de ces résultats que la diversité dans le système de nomenclature n'est pas mise en valeur au profit de qualités communes à un ensemble de variétés qui prime sur la notion de la diversité variétale ou les différenciations morphologiques. On peut cependant aussi trouver des synonymies à l'échelle d'un site (ex : *Zeitoun* et *Lghr's* à Chrafate, ou *Zeitoun* et *Nokla-Marrakchia*). Ceci montre l'importance de classifications et d'un système de nomenclature qui se fondent sur des critères autres que les caractères phénotypiques des fruits sur lesquels se basent les chercheurs et les agronomes. Les caractères différenciant ces variétés qui portent le même géotype sont des caractères d'origine, des techniques de reproduction différentes qui confèrent une vigueur différente aux dites variétés, de sorte qu'on ne peut du point de vue local parler de synonymie puisque pour les paysans il s'agit bien de deux objets différents.

Le constat de faible diversité obtenu chez l'olivier au Maroc est encore plus prononcé, comparé aux observations chez d'autres espèces cultivées dans les mêmes agro-écosystèmes et gérées par le même paysan comme le figuier. Dans les agro-écosystèmes de montagnes du nord du Maroc, Hmimsa *et al.*, (2012) montrent un cumul de 133 variétés nommées relevées qui se différencient selon des caractères morphologiques perçus et reconnus par les paysans mais aussi selon une multitude d'autres critères d'appréciation des variétés. D'après l'étude menée sur les processus de diversification chez le figuier dans le Rif au nord du Maroc (Hmimsa, 2009 ; Hmimsa *et al.*, 2012), les processus de dénomination notamment par les paysans Jbala suivent le schéma suivant : 48% des noms vernaculaires sont immotivés dont 5% sont composés de deux termes et dont l'attribut (ou le déterminant) renvoie soit à la couleur, la pureté de la variété, l'origine perçue, ou à l'analogie à un objet domestique. Par ailleurs, les termes motivés renvoient soient à des caractéristiques morphologiques (35%) ; des caractéristiques de provenance (15%) ou à des caractéristiques spécifiques (2%). Les processus de nomenclature de l'olivier concordent pour partie à ces schémas de structure dans la nomenclature. En effet, le système de dénomination chez l'olivier est majoritairement uninominal (80% des termes sont simples) par rapport à 20 % de termes composés. Les termes utilisés correspondent soit au statut de la plante (semis vs. Cloné)

(42%), aux caractéristiques visibles de la variété (19 %), à la localité ou l'origine géographique (19%) ou aux usages (5%). Le reste des noms sont immotivés et n'ont pas de significations selon les dires des paysans. L'usage ancien ou l'emprunt d'autres langues (Grenand, 2002 cité par Hmimsa 2009) a été évoqué comme raison de l'absence de motivation. (Hmimsa 2009) évoque aussi l'idée que certains mots puissent être forgés pour désigner un objet sans qu'il n'ait de lien avec aucun autre objet. Sur le plan linguistique, les termes que nous avons analysés pour l'olivier, peuvent être empruntés également à divers dialectes marocains berbères. En l'absence d'une analyse étymologique des termes, nous ne pouvons à ce stade expliciter l'influence du berbère et la signification des termes recueillis.

Nos résultats montrent un système de dénomination qui utilise des critères couramment utilisés par d'autres sociétés pour nommer d'autres espèces cultivées (cas du manioc, du sorgho, du taro, de l'igname et d'autres plantes caractérisées par une diversité intra-spécifique importante). En dépit de certaines spécificités propres au contexte marocain comme par exemple l'utilisation très marquée de catégories englobantes, cette constatation souligne une dimension universelle de la perception de la diversité des espèces cultivées. Emperaire *et al.*, (2008) parlent d'une logique globale de dénomination fondée sur la création de relations entre un groupe de variétés et une base référentielle liée à la diversité biologique. L'existence d'une base diversifiée de dénomination chez l'olivier au Maroc malgré la relative faible diversité génétique et l'impact d'un seul type, montre l'efficacité des systèmes locaux de différenciation de la diversité. Par extension, on pourrait penser que ces systèmes de dénomination riches pourraient contribuer positivement à la conservation des ressources génétiques. Emperaire *et al.*, (2008) considèrent que les rapports à la diversité du manioc des sociétés étudiées constituent une forme de gestion consciente ou inconsciente locale permettant la minimisation des risques de perte de la diversité

A l'échelle du Maroc, les travaux génétiques d'Achtak *et al.*, (2010) montrent sur la base de 277 arbres échantillonnés selon des différences morphologiques et de dénominations locales, un ensemble de 194 génotypes. Ces travaux concluent que la diversité variétale et génétique chez le figuier est essentiellement le résultat d'un système dynamique qui intègre essentiellement la reproduction sexuée et marginalement la mutation somatique. En outre, ces travaux montrent une importante diversité variétale (variétés nommées) et génotypique (profils SSR) chez le figuier au Maroc qui contraste avec celle de l'olivier.

III.9.1.3. Une différence de diversité nommée et génétique entre le nord et le centre-sud.

Nous avons vu dans la partie introductive (chapitre 1), que certaines variétés locales dans d'autres sociétés sont particulièrement adaptées à des utilisations spécifiques. Toutefois, les variétés nommées n'ont pas toutes des utilisations ou des caractéristiques spécifiques qui répondent à différents contextes socio-économiques (Barnaud *et al.*, 2007). Sur le plan génétique, Khadari *et al.*, (2008) avaient montré une structuration géographique des oliviers anciens et locaux (différents de la variété dominante "*Picholine marocaine*") entre le nord et le sud du Maroc. Ces travaux ont permis d'identifier 31 génotypes dans le nord par rapport à 28 dans le sud et qui sont dénommés par 8 lexèmes dans le nord et 2 dans le sud. Nous avons identifié pour notre part 18 lexèmes (dont 8 en commun avec l'étude de Khadari *et al.*, 2008) correspondant à 64 types d'oliviers dans le nord et 8 lexèmes (dont 2 en commun avec l'étude effectuée par Khadari *et al.* 2008) associés à 38 types d'oliviers distincts dans le centre-sud dont 2 lexèmes sont communs entre ces deux grandes régions du Maroc.

Le nombre des types nommés à l'échelle de chaque site varie de 2 à 10 dans le nord contre 1 à 3 dans le centre-sud. En effet, seulement trois noms (*Zeitoun, Beldi, Roumi*) sont communs entre le nord et le centre-sud correspondant à 3 génotypes dont les deux premiers sont proches de la variété *Picholine marocaine* et le troisième correspond à 1 génotype. Les autres noms correspondent à des génotypes différents (plus de 7 allèles dissimilaires) entre le nord et le centre sud. Ces résultats suggèrent une structuration de la diversité nommée qui différencie les communautés villageoises du nord et du centre-sud sur la base du matériel génétique échangé au cours du temps.

Nos analyses soulignent que la diversité nommée est structurée dans l'espace. Une majorité des types nommés se localise à une échelle géographique restreinte (exemple : *Khoubzi* localisé dans la région d'Asjan; *Meslala* et *Kortobi* sont distribués dans la région de Chefchaouen et Taounate; *Bakhboukh, Fakhfoukha* sont localisés dans la région de Mjaara. . Ces résultats indiquent que ces variétés sont locales, traditionnelles et anciennes. Elles sont génétiquement différenciées, situées dans des zones localisées et maintenues par les paysans dans chaque village ou dans une zone pour des raisons patrimoniales, ou pour des usages très spécifiques reconnus localement (exemple : usage exclusif d'olive du type *Khoubzi* pour les olives de table). Ceci indique aussi probablement que ces variétés n'ont pas diffusées pour des raisons que nous n'avons pas pu établir, qui seraient soit d'ordre social (absence

d'échange au-delà de certaines limites géographiques ou non-adaptation de ces variétés à des contextes écologiques différents).

De nombreux travaux ont mis en évidence que les variétés ne sont pas évaluées à part égales par les paysans au sein d'une même communauté (Barnaud *et al.*, 2007; Baco *et al.*, 2007; Gouwakinnou *et al.*, 2011). Les noms spécifiques des variétés peuvent indiquer la manière dont la variété est perçue par les populations locales donner des indications utiles sur la façon dont chaque variété est utilisée ou intégrée dans un contexte culturel précis.. Ces travaux suggèrent que le mode d'utilisation, la distribution géographique, la langue et la composition ethnique des groupes voisins et les conditions climatiques sont tous des facteurs susceptibles d'influencer la valeur et ainsi l'échelle de distribution d'une variété et son nom. Par ailleurs, nous avons montré que la diversité phénotypique et génétique, dans sa majeure partie, s'organise autour de la variété «phare», la *Picholine marocaine* avec des types d'oliviers proches. En effet, sur les 63 géotypes identifiés, 34 sont génétiquement très proches du standard établi par l'INRA et les généticiens qui correspondent à la variété dominante *Picholine marocaine* (Figure 18). Dans une étude récente (El Bakkali *et al.*, 2013; annexe 3), montrent que 88 types oliviers échantillonnées dans les agro-écosystèmes traditionnels du nord et du centre du Maroc, sur la base caractéristiques agronomiques fondées sur les connaissances paysannes (la teneur en huile, la production, l'alternance, etc), correspondent à 28 profils SSR. Quarante cinq types d'oliviers avaient le même profil que celui de la *Picholine marocaine*. Le reste des échantillons a été classé en 27 profils SSR différents dont 21 se distinguent par 1 à 6 allèles dissimilaires avec la *Picholine marocaine*. Cette variété, à double fin, est dotée de qualités agronomiques et organoleptiques meilleures aux yeux des paysans que celles des variétés traditionnelles mineures telles que *Bouchouk*, *Bouchouika*, *Khoubzi*, *Fakhfoukha*, *Hamrani*, et *Meslala* (Maestatti, 1922; Tornezy, 1922). L'existence d'une telle diversité autour de la variété PM est expliquée par le fait que celle-ci est suffisamment ancienne pour avoir accumulé des mutations somatiques identifiées grâce à des marqueurs génétiques neutres (Khadari *et al.*, 2008; Charafi *et al.*, 2008; El Bakkali *et al.*, 2013). Ces variations autour de la *Picholine marocaine* correspondent à des morphotypes proches et nous pouvons supposer, étant donné leur large distribution au Maroc qu'elles répondent à de nombreux critères agronomiques appréciés par les paysans (faculté de conservation de l'huile, utilisation à une double fin, etc...) et aux conditions agro-écologiques diversifiées du Maroc

Malgré la dominance de la variété *Picholine marocaine* désigné sous le terme amplement accepté de *Zeitoun* (*ce qui signifie olivier ou olive*), nous montrons une différenciation basée sur les éléments extraits du discours entre le nord et le centre-sud (Tableaux 6 et figure 19.A et 19.B). Ces résultats montrent précisément que les nomenclatures dans le nord se lient à une multitude de critères pour nommer et classer les oliviers : la morphologie des fruits (exemple : *Fakhfoukha*, *Bouchouk*, *Bouchouk laghlid ou rkik*, *Hamrani*, *Dahbia*), l'usage (exemple : *Meslala*, *Khoubzi*), l'origine (exemple : *Kortobi*, *Zeitoun d'Espagne*, *Beldi*, *Roumi*) et la technique de multiplication (par exemple : *Nkla Marrakchia*). L'étude de cas Chrafate illustre relativement bien ce niveau de diversité nommée et génétique observée localement dans le nord. L'analyse de la classification montre également que les paysans distinguent les oliviers caractérisés par des fruits de morphologie différente (*Bouchouk et Hamrani*), mais aussi les oliviers anciens greffés sur le *Berri* des oliviers plantés à partir de plants appelés *Lghr's*. En revanche, la faible diversité génétique dans le centre-sud est accompagnée d'une faible diversité de critères utilisés pour nommer ou classer les oliviers qui est corroborée par la faible diversité génétique trouvée dans le centre -sud. En effet, les nomenclatures dans le centre-sud se lient seulement à l'origine (*Beldi*, *Roumi*), à l'usage (*Zit*), à l'ancienneté (*Kaadi* signifiant originaire ou la technique de multiplication (*Roumi*)). Néanmoins, l'étude du schéma de classification dans la région de Demnate montre qu'à partir d'un même type, les paysans distinguent les anciens oliviers appelés *Zeitoun* des oliviers issus des projets de développement (*Zeitoun banquette*) montrant là également, comme à Chrafate, une différenciation liée à des critères historiques et techniques.

Compte tenu de la différence de diversité nommée et génétique observée entre le nord et le centre-sud, nous chercherons à comprendre si cette différence est corrélée à d'autres facteurs historiques, biologiques et techniques (pratiques paysannes).

III.9.2. Les différences de diversité entre le nord et le centre-sud : pratiques paysannes ou facteurs biologiques ?

Dans les agro-écosystèmes traditionnels, les pratiques paysannes (par exemple le mode de reproduction : clonage ou semis) tiennent une place centrale dans la structuration et la dynamique de la diversité des plantes cultivées. Ces actions agissent en combinaison avec les caractéristiques biologiques des plantes, les conditions écologiques et les pressions évolutives naturelles qui interagissent avec les pressions de sélection humaine. Notre étude nous a permis de révéler une nette distinction vis-à-vis de la diversité, les nomenclatures et

les pratiques appliquées aux oliviers entre le nord et le centre-sud du Maroc. La différence de diversité et des pratiques observées entre le nord et le centre-sud est liée à une multitude de facteurs historiques et socioculturelles qui ont accompagné le développement de l'oléiculture au Maroc depuis au moins la période romaine (Akerraz *et al.*, 1987). La réalité de la diversité actuelle s'explique par l'interaction de ces différents facteurs.

III.9.2.1. Facteurs biologiques et pratiques paysannes

Dans cette étude et dans le chapitre III sur les processus de diversification variétale de l'olivier, nous avons montré que les paysans du nord du Maroc exploitent les oliviers issus de semis pour l'huile, les utilisent comme porte-greffe et en font une partie intégrante de leurs agro-écosystèmes ; alors que ces pratiques sont très marginales dans le centre-sud. Nos conclusions s'appuient principalement sur les travaux publiés et en cours (Aumeeruddy-Thomas 2010, Aumeeruddy-Thomas *et al.*, sous presse, Aumeeruddy-Thomas & Khadari, en prep). L'ensemble des travaux existants ainsi que nos observations montrent que:

(i) les paysans maintiennent volontairement les formes issues de semis selon des processus plus ou moins conscients qui ont pour résultat d'assurer la pollinisation des variétés cultivées. L'olivier est une espèce allogame et des clones d'une même variété sont mieux pollinisés par des individus issus de semis dont le génotype est différent de cette variété que par des individus issus d'un même clone,

(ii) l'oléastre est très utilisé comme porte greffe pour les oliviers cultivés et confèrerait aux variétés plus de vigueur car il très adapté aux conditions locales (iii) l'huile d'arbres issus de semis est fortement valorisée dans le nord, ces arbres sont aussi conservés à cet effet et font l'objet de transmissions trans-générationnelles.

Divers travaux portent sur la part des pratiques paysannes dans la création et le maintien des variétés en relation avec les traits biologiques des espèces (Rival and Mckey, 2008). Pour comprendre comment la biologie de l'olivier interagit avec les pratiques paysannes, il convient de rappeler quelques caractéristiques relatives à la biologie de l'oléastre. L'oléastre correspond aux formes issues de semis appelé localement *Berri* et qui sont soit originaires des forêts soit correspondant aux oléastres surgreffés par des variétés et transformés en vergers traditionnels, pratique courante dans l'ensemble du nord-ouest du Maroc (Aumeeruddy-thomas 2010). Selon la perception locale et dans le contexte d'un agro-écosystème de montagne non irrigué, le greffage sur l'oléastre offre une source d'adaptation, de vigueur et de durabilité pour les variétés cultivées. Ces formes issues de semis sont

totale­ment inter-fertiles au niveau de la pollinisation avec les variétés cultivées (Lumaret *et al.*, 1997). Les travaux menés dans le nord du Maroc montrent l'existence d'une continuité entre l'oléastre et les variétés cultivées. L'analyse des relations entre les variétés et les formes issues de semis (Figure 27) montre en outre l'importance de la coexistence de ces deux formes dans le nord du Maroc. L'analyse gé­nétique des variétés à l'échelle de l'ensemble du Maroc montre également que la majorité des variétés sont issues d'une sélection d'individus issus de semis (voir chapitre III), une situation qui s'avère être très semblable à ce qui a été décrit par Ahtak et al (2010) pour le figuier au Maroc. Nos observations montrent que les pratiques peuvent favoriser l'émergence de nouvelles variétés et être à l'origine d'un processus de diversification. Les études ethnobiologiques menées par ailleurs dans le Nord du Maroc montrent que la reproduction sexuée est couramment utilisée par les paysans et contribuent à la diversité des formes cultivées chez le figuier et l'olivier. Dans ces deux cas étudiés, les classifications de l'oléastre et des figuiers montre des liens de filiation établies dans les noms locaux et des variétés existantes de figuier et d'olivier, précisant la nature du processus pré-domesticoire (Aumeeruddy-Thomas 2010 ; Aumeeruddy-Thomas *et al.*, 2011; Hmimsa *et al.*, 2012, Aumeeruddy-Thomas & Khadari, en prep). Dans cette étude, nous confirmons les conclusions des travaux précédents et nous montrons que les oliviers issus de semis font partie intégrante des agro-écosystèmes du nord du Maroc. Ces pratiques ont été favorables à la diversification variétale au cours de l'histoire. En effet les données gé­nétiques montrent des variations autour de la *Picholine marocaine* (El Bakkali et al., 2013; annexe 3), suggèrent qu'au cours de l'histoire les paysans ont effectivement fixé des variations autour d'un génotype par plusieurs événements de sélection à partir de semis.

De nombreuses études menées principalement sur des plantes à tubercule comme le manioc ou l'igname, ont montré que les paysans contribuent à la diversification variétale par l'introduction de nouvelles variétés dans leur stock d'utilisation qui sont issues de semis à partir de formes sauvages apparentées (Lakanal *et al.*, 2003; Scarcelli et al., 2005; Caillon *et al.*, 2005; Mckey et al., 2010). La diversification variétale est plus ou moins prononcée selon le rôle plus ou moins important accordé par les paysans aux plants d'origine férale se reproduisant par semis. Ceci a fait l'objet d'une revue principalement axée sur les plantes à tubercules et les fruits comme le bananier, connues par leur multiplication végétative (Mckey *et al.*, 2010). Le maintien d'un système mixte clones/semis est un élément clé dans les stratégies de préservation du potentiel adaptatif de ces espèces (Mckey *et al.*, 2010). Ces

travaux concluent que le maintien de la reproduction sexuée par les paysans dans des champs où les variétés sont reproduites par multiplication végétative contribue la diversification et à l'évolution des formes cultivées.

Dans le nord, nous constatons que la technique du greffage sur l'oléastre est utilisée sur des terrains présentant de fortes variations et des niches écologiques variées. Selon les dires locaux, le greffage confère à la plante une résistance aux aléas climatiques et une adaptation aux conditions édaphiques dans un contexte de cultures pluviales. A l'inverse, dans les régions du centre-sud, les paysans utilisent principalement le bouturage et connaissent peu le greffage. Contrairement au greffage, le bouturage est tributaire d'une irrigation continue. L'ancienneté et l'importance du développement du système d'irrigation, les khetaras⁴³ ou les seguias (canaux) dans le centre-sud (El Faiz et Ruf, 2004), développés depuis le Moyen Age par les Almohades, permet une continuité de l'irrigation qui régularise le milieu, le rendant plus homogène. Dans ces conditions, l'homme construit une niche écologique relativement homogène sur le plan hydrologique où il n'existe plus de sécheresse. La seule irrégularité peut provenir de la qualité des sols et de la température atmosphérique. Néanmoins, ces conditions relativement homogènes, comparées aux régions du nord qui connaissent une agriculture pluviale, sont susceptibles d'accueillir une plus grande homogénéité culturelle. Ceci peut expliquer le faible niveau de diversité en variétés d'olivier dans le centre sud, même si les éléments du discours utilisant Netdraw ne révèlent aucun lien à l'irrigation. Enfin l'absence d'oléastre est corrélée d'une part à une moindre utilisation du greffage dans ces agro-écosystèmes et à l'absence de la multiplication sexuée reliée à l'absence de l'oléastre utilisée dans le nord pour le greffage, facteur important dans les processus de diversification chez les espèces à multiplication végétative. En effet, dans toutes les cultures à propagation clonale - y compris celles pour lesquelles la multiplication végétative est une caractéristique biologique des sauvages et celles ayant perdu la sexualité et se propagent exclusivement par clonage aujourd'hui- la reproduction sexuée a joué un rôle majeur dans l'évolution des caractères sous la domestication (Pickersgill, 2007).

⁴³ Les galeries drainantes sont connues au Moyen-Orient sous le nom de Qanat, et en Algérie sous celui de Foggara. De nombreux auteurs les ont décrites, comme Lightfoot, D. R. (1996). "Moroccan khattara: traditional irrigation and progressive desiccation" *Geoforum* 27 (2) : 261-273 ou Bisson, J. (2003). *Mythes et réalités d'un désert convoité, le Sahara*. Paris, L'Harmattan. Mais, au Maroc, ces ouvrages, pourtant présents par centaines sur le Tafilalet et sur le Haouz de Marrakech, n'ont pas fait l'objet de publications systématiques.

III.9.2.2. Facteurs historiques et économiques

L'ensemble des idées développées ci-dessous sont issues des travaux en cours du groupe de recherche sur l'histoire l'oléiculture au Maroc animé par Aumeeruddy-Thomas, Moukhli et Khadari. Ce groupe de travail qui réunit des ethnobiologistes, des généticiens, des historiens et des archéologues s'est constitué en 2009 pour travailler sur les raisons politiques, économiques, historiques et agronomiques liées au développement de l'oléiculture et en particulier à la dominance de la *Picholine marocaine* depuis l'antiquité jusqu'à l'époque contemporaine. Ces travaux en cours suggèrent une forte influence de politiques très centralisées émanant de l'importance du commerce antique de l'huile d'olive dans la configuration actuelle du verger, en particulier la dominance de la *Picholine marocaine* (Aumeeruddy-Thomas et Khadari 2012).

La perte de diversité observée dans les agro-écosystèmes traditionnels au Maroc pourrait ainsi s'expliquer par une succession de différentes politiques publiques qui ont probablement façonné l'oléiculture au Maroc depuis les temps anciens jusqu'à nos jours. D'après les travaux de ce groupe de recherche (Aumeeruddy-Thomas, Moukhli et Khadari, 2009 ; 2010), le développement de l'oléiculture peut être structuré dans le temps et selon les techniques appliquées en trois grandes périodes :

Période romaine

Le premier développement de l'oléiculture au Maroc remonte à la période romaine, bien que cette extension était sans doute très limitée au triangle utile (Tanger-Salé-Volubilis) et répondait à des besoins locaux plus qu'à un commerce transméditerranéen (Camps-Fabrer, 1974; Akerraz *et al.*, 1987). En effet, des vestiges de moulins à huile d'olives datant de l'époque romaine, ont révélé l'importance économique de l'huile d'olivier, plus particulièrement dans la ville romaine de Volubilis située dans le nord du Maroc (Camps-Fabrer 1974; Lenoir et Akeraz, 1984). Ceci vient soutenir nos résultats sur la différenciation entre le nord et le centre-sud. Pendant l'époque romaine, la *Picholine marocaine*, si elle existait déjà, aurait connu une extension rapide des surfaces oléicoles commerciales au Maroc sous l'incitation des romains. Cette étape aurait constitué un élément clé pour le développement de l'oléiculture pour d'autres politiques publiques comme à l'époque des Almohades (Tornézy, 1922; El Faïz, 2000). Selon ces auteurs, les jardins de la Menara installés à Marrakech auraient été créés au 12ème siècle pendant l'époque des Almohades à partir d'oliviers issus de différentes zones oléicoles marocaines. Les travaux de Charafi *et*

al., (2008) montre que la variété *Picholine marocaine* domine ces jardins reflétant la situation de la diversité génétique de l'olivier au Maroc.

En revanche, dans le centre-sud, si l'olivier existe naturellement et peut être cultivé, l'oléiculture n'était pas développée pendant cette période romaine. Historiquement, le développement de l'oléiculture dans le sud semble plus tardif par rapport au nord (Moukhli com. pers.). Selon les travaux de Radi (2003) dans le sud-ouest du Maroc, l'huile d'argan à dominé les usages locaux comme source d'huile dans plusieurs endroits du centre-sud. Par ailleurs, nos observations sur le terrain (exemple : arbres très anciens dans la région de Demnate) nous interrogent sur l'ancienneté de la culture de l'olivier dans ces régions. Ces observations indiquent la présence des juifs au moins un siècle avant JC (Romain Simenel com. pers (2008) et leur possible influence sur l'oléiculture.

Période du protectorat français (1912-1956)

En nous basant sur nos discussions avec les paysans et les chercheurs de l'INRA Maroc sur cette période, de grands développements auraient eu lieu en liaison étroite avec des techniques améliorées de multiplication en pépinières et des transformations de forêts en vergers par greffage sur les oléastres en particulier dans le nord du Maroc. La situation de Chrafate et d'autres villages dans le Maroc confirment cette idée démontrant l'extension de l'oléiculture et le commerce de l'huile d'olive autour de la variété *Picholine marocaine*.

Période après l'indépendance

Pendant cette époque, l'accent fut mis sur le commerce de l'huile d'olive autour de la variété *Picholine marocaine*, la principale variété largement propagée par les pépiniéristes au Maroc. Un programme d'amélioration a été lancé en particulier pour l'étude de la variabilité intra variétale de la *Picholine marocaine*. Dans ce cadre, deux clones (Menara et Haouzia) sélectionnés par l'INRA Marrakech ont été proposés aux agriculteurs dans les différentes zones oléicoles nationales (Boulouha, 1992).

III.9.3. Relations entre classification paysanne et classification génétique

III.9.3.1. Les catégories nommées chez l'olivier au Maroc.

L'analyse des termes attribués aux oliviers montre qu'il y a des catégories comme *Meslala*, *Zeitoun*, *Ameslalay*, *Khoubzi*, *Beldi* et *Roumi* où les paysans regroupent des types d'olivier, qui présentent des caractéristiques morphologiques différentes et correspondant à des génotypes différents. En effet, ces catégories englobent des types d'olivier sous une même

dénomination qui se réfère soit à une même origine (exemple : la catégorie *Roumi*) ou un même usage (exemple : la catégorie *Meslala*). Cette discordance entre la diversité nommée et la diversité génétique est liée, comme nous l'avons vue à des processus classificatoires et à une nomenclature qui ne se réfèrent pas nécessairement à des caractéristiques morphologiques, mais à des classifications utilitaires, qui dès lors, englobent des entités qui recourent des réalités biologiques et sociales très différentes (Figure 23). Certaines catégories de classification regroupent des types d'olivier avec les mêmes adaptations agronomiques ou des caractéristiques morphologiques similaires. Il s'agit d'une situation semblable à des systèmes classificatoires de sociétés amérindiennes vis-à-vis de variétés d'espèces multipliées par voie végétative comme le manioc (Emperaire *et al.*, 2003). Face à ce système de classification, il convient de s'interroger dans quelle mesure la présence des catégories englobantes a un impact sur la diversité. Est-ce que ce système maintient-il cette diversité ou la réduit-il ?

La tendance au regroupement par grandes catégories (catégories englobantes), indique que la différenciation entre types d'olivier différents morphologiquement au sein d'une catégorie englobante a une moindre importance selon le paysan. Ce niveau de catégorisation apparaît donc comme suffisant compte tenu des valeurs d'usage, des objectifs de production et des modes de perpétuation et de conduite des vergers. L'usage des olives pour l'huile est, selon les dires locaux, largement satisfait par la *Picholine marocaine* reconnue pour ses qualités relatives à l'huile et à l'olive de table. L'accent est mis sur l'huile obtenue et non sur la diversité des variétés, en tant que telle. Ceci pourrait expliquer le fait que les variétés soient regroupées par rapport à leurs qualités (exemple : les oliviers *Meslala* sont destinés à l'olive de table, mais sont moins bonnes pour l'huile) plutôt que leur diversité. Chaque variété peut dans ce système se substituer à une autre sans que cela dérange l'usage qu'en font les paysans. Dans une telle situation, une perte de diversité à l'échelle locale ne menace pas l'usage global de cette gamme de variétés à condition que le paysan possède une porte feuilles large de variétés. Dans le nord, dans une localité donnée (ex : Taounate), le même village peut posséder jusqu'à 5 variétés de *Meslala*. Par ailleurs le caractère longiforme, quasi « immortel » de l'olivier à l'échelle humaine, rend la probabilité de perte de variété quasi nulle à l'échelle de plusieurs générations de paysans. La diversité existante est ainsi maintenue *de facto*, et les processus classificatoires identifiés n'ont aucune conséquence à l'échelle d'une génération d'homme sur des pertes éventuelles de diversité.

III.9.3.2. L'analyse du système de classification

L'analyse de la classification à plusieurs échelles utilisant différentes approches et techniques ethnographiques a permis de déceler que le processus classificatoire est complexe et comprend un ensemble de critères de distinction. Cette analyse a permis de révéler que les paysans intègrent des critères de qualification qui sont reliés ou non à des critères morphologiques: l'usage, l'origine, l'âge, la forme, la taille, le prix de l'olive, le prix de l'huile, la qualité de l'huile, la quantité de l'huile, la maturité, la production, la conservation de l'huile, l'alternance, l'abondance, la préparation des olives et le statut de la variété. Ce sont différents processus classificatoires non équivalents, certains apparaissent dans la nomenclature comme la forme et la taille, d'autres ne sont pas exprimés et sont surtout des critères d'identification et non de nomination. La qualité d'huile par exemple est un savoir partagé localement qui peut être corrélé à différents critères : le temps de récolte, la technique de trituration, le taux d'acidité, ...etc. Les paysans se réfèrent à ces critères quantitatifs et qualitatifs, utilisés dans le discours de façon variable selon le degré d'importance qui est accordé par le paysan à ces critères particuliers. Ces critères permettent de structurer des groupes d'oliviers selon leurs similitudes (usage, qualité de l'huile ; origine de la variété: âge ou ancienneté ; quantité d'huile ; taille des fruits). L'utilisation de l'approche MCA (Figure 28), a permis de constater que dans un même village, des types morphologiques génétiquement identiques (Exemple : *Zeitoun* T53, *Zeitoun* T54, *Zeitoun* T46), sont distingués dans le système de classification sur la base de critères de reconnaissance différents qui sont l'ancienneté, l'usage et l'origine.

Nous avons mis en évidence que la nomenclature paysanne distingue des noms attribués à des morphotypes qui ne présentent pas un lien de biunivocité (c'est-à-dire un morphotype correspondant à un nom). En outre les analyses génétiques ne révèlent pas de liens d'équivalence entre les nomenclatures et les génotypes, ce qui était prévisible. Les nomenclatures paysannes identifiées sur différents espèces multipliées par voie végétative, qu'il s'agisse du figuier ou des plantes à tubercules ne montrent presque jamais d'équivalence avec la génétique (Elias *et al.*, 2001 ; Scarcelli *et al.*, 2006 ; Khadari *et al.*, 2008 ; Achtaq *et al.*, 2010, Hmimsa *et al.*, 2012). De nombreux travaux ont mis en évidence que la diversité du savoir d'une société ne concorde pas avec la classification génétique (Caillon *et al.*, 2006; Barnaud *et al.*, 2007). Cette discordance entre les systèmes de classification paysanne et génétique peut être résumée comme suit. Les paysans pour classer des variétés utilisent des critères qui se fondent sur leurs représentations en liaison avec les

pratiques et principalement l'utilisation de caractères phénotypiques, organoleptiques ou symbolique. Par ailleurs, on peut trouver des variations au sein d'une même société, différents types d'utilisateurs pouvant nommer et classer des espèces ou des variétés par des noms différents. Ce faisceau de critères de classification paysanne diffère des critères de la classification génétique qui s'appuient sur des marqueurs neutres et reproductibles. Nos travaux montrent également que d'une zone à l'autre, les noms peuvent également varier correspondant à des cas de synonymie (plusieurs noms utilisés pour désigner la même variété). La diversité de noms s'explique, dans ces cas étudiés, par la diversité des groupes sociaux qui donnent chacune des variétés cultivées, dans certains cas, un nom différent de celui des autres. Sur le plan génétique, des variations somaclonales résultant de la multiplication végétative, peuvent donner des entités génétiques qui se différencient faiblement mais qui peuvent être perçues localement par les paysans. Ainsi, les classifications paysannes et classifications génétiques peuvent se recouper parfois. Mais en réalité, elles correspondent à des ensembles d'informations mobilisées d'une part par les paysans et d'autre part par les généticiens qui se situent dans des domaines épistémologiques et cognitifs totalement différents. En effet, les variations entre usages pragmatiques (usage pour les paysans), les critères culturels (exemple : différenciation entre le *Beldi* et le Roumi, critère de distinction non pris en compte par les généticiens), géographiques et linguistiques (variation des noms selon la zone géographique et le groupe linguistique, critère peu considéré par les paysans) expliquent cette absence d'équivalence.

Enfin, nous soutenons, dans ce qui suit, le fait que les nomenclatures paysannes obéissent à des critères de classification qui sont peu stables et souvent assez fluides entre différentes catégories et différents niveaux de classification.

III.9.4. Système de classification et critères associés

En dépit de la relative faible diversité génétique de l'olivier cultivé au Maroc, de la dominance de la catégorie *Zeitoun* dans l'ensemble du pays et de façon marquée dans le sud, et des différences écologiques, socioculturelles, historiques et économiques entre le nord et le sud du Maroc, le système de classification dans le sud partage plusieurs critères communs pour différencier les types nommés avec le nord (Figure 27A, 27B). Ces critères communs sont des critères morphologiques (la forme ou la taille des olives), techniques (bouturage ou greffage), agronomiques (précocité, caractère tardif, vigueur, alternance, facilité de récolte), de perception d'origine, d'ancienneté, d'usage, de perception de la qualité ou la quantité

d'huile. Ceci montre que la classification paysanne se fonde sur les caractères qualitatifs et quantitatifs qui sont partagés dans l'ensemble du Maroc, même si ces critères renvoient à des objets (olivier présentant des morphotypes spécifiques) semblables portant des noms différents ou des objets différents portant le même nom, et qui pourraient correspondre à un même génotype. Cependant, au sein du même village ou entre villages proches et pour un même morphotype, il est fréquent que les paysans distinguent différents oliviers selon différents critères non exprimés dans le nom utilisé qui ne varie pas.

Dans l'étude de cas de Demnate (centre-sud), nous montrons que les paysans distinguent les types *Zeitoun lkdim* (ancien) de ceux *Zeitoun jdid* (récent), même si les oliviers correspondent au même morphotype (mêmes caractères morphologiques du fruit). En outre, les deux types nommés correspondent au même génotype. Les paysans considèrent que *Zeitoun lkdim* provient des ancêtres, alors que *Zeitoun jdid* correspond aux oliviers proposés par les services de l'état dans le cadre des projets de développement ou alors issus de pépinières. Selon d'autres paysans, la distinction est basée sur la différence du rendement : « *plus l'arbre est âgé, plus il produit des olives* ». Les anciens oliviers plantés dans les vieux vergers, *Jnan*, sont affiliés aux générations des grands pères « les arbres de nos grands parents, les *Jdoud* ». La technique de multiplication (bouture et plant) est également utilisée pour différencier entre ces deux catégories, montrant que les paysans donnent de l'importance à leur propre itinéraire technique, souvent plus valorisé par rapport à d'autres itinéraires techniques (exemples : pépinières, centres d'agriculture, etc...). Nos résultats montrent que les nomenclatures au Maroc ne donnent pas tant d'importance à une correspondance biunivoque entre deux entités, le signifié (l'objet classé) et le signifiant (ce que signifie son nom), comme il s'agit dans un dictionnaire courant, un objet donné est appelé par un nom. En effet, la nomenclature de l'olivier nous dit que deux objets ayant un même morphotype (par conséquent génétiquement homogène ou très proches, niveau non appréhendé par les paysans), peuvent être nommés pareil ou différemment compte tenu des critères sociaux (origine) ou techniques (mode de multiplication qui les différencie). Il existe des processus classificatoires ou de qualification de différents types d'oliviers qui sont partagés entre le nord et le centre sud. Ces processus peuvent être listés comme suit:

- Un usage commun : les oliviers ont les deux grands usages dans les deux régions.

- Une origine ancienne des variétés présentes localement comme critère de référence par rapport à des apports récents : la majorité des oliviers plantés dans les agro-écosystèmes étudiés sont considérés très anciens.

- Une différenciation entre les oliviers cultivés multipliés par voie végétative par rapport aux oliviers poussant naturellement par semis.

Nos travaux montrent que les processus classificatoires sont éminemment variés faisant appel à des registres de classification qui défient le simple rapport de biunivocité entre un objet et le nom, mais regroupent de grands ensembles d'objets selon leurs usages, leur origine, leur productivité ou leur mode de reproduction. Ce système de classification pose la question sur la transmission aux générations suivantes et de la perpétuation des différentes variétés au cours du temps. En effet comment s'assurer que des objets différents (les variétés ou les clones) portant des noms différents, puissent être transmis sans perte d'une génération à l'autre. La longévité des arbres, leur multiplication par voie clonale, ainsi que la valorisation de ce qui est ancien (*kdim*), local (*Beldi*) ou authentique (*Asli*) par rapport à ce qui est provient de l'extérieur, permet possiblement de limiter les pertes d'une génération d'hommes à l'autre puisque l'olivier de toute façon, traverse facilement une dizaine de génération d'hommes (300 ans) et bien plus. Les classifications soutiennent cette idée car l'ancien ou le local est toujours mieux apprécié. Ensuite la notion de perte de diversité, qui agite le monde scientifique n'est pas forcément le propos des paysans pour qui ces systèmes sont dynamiques puisque des variétés d'ailleurs peuvent aussi être intégrées dans les cortèges de variétés locales (exemple: *Kortobi*).

III.9.5. Des catégories englobantes à contours flous

Cette étude nous a permis d'identifier de grandes catégories classificatoires utilisées par les paysans au Maroc que nous qualifions de « catégories englobantes ». Nous montrons, dans ce qui suit, qu'elles sont définies par des contours permissifs permettant à un même type d'olivier d'être classé dans plusieurs d'entre eux. Nous argumentons en faveur de l'hypothèse selon laquelle ce système classificatoire favorise le maintien de la diversité et constitue un moteur pour la diversification variétale dans un agro-écosystème caractérisé par une faible diversité variétale de l'olivier.

III.9.5.1. Les catégories *Zeitoun* (cloné) versus *Berri* (semis)

Notre analyse dans les agro-écosystèmes du nord basée sur le programme "Netdraw" montre que les oliviers clonés dénommés *Zeitoun* et les arbres issus de semis dénommés *Berri* partagent plusieurs critères communs qui sont : l'exploitation pour l'huile, la bonne qualité d'huile et la conservation de l'huile ainsi que le greffage des oliviers sur l'oléastre (Figure 13 A). Bien que les oliviers issus de semis soient distingués des oliviers cultivés par les paysans, la proximité conduit à des phénomènes de flux de gènes entre les deux compartiments. Nous avons montré dans le (chapitre 3) que les arbres issus de semis *Berri* constituent une source de diversification des oliviers cultivés dénommés *Zeitoun*. Des résultats similaires ont été obtenus chez l'Epazote (*Chenopodium ambrosioides* L.) et la forme sauvage (non domestiquée) soulignant une même gestion avec les mêmes usages malgré les divergences morphologiques et génétiques entre les deux compartiments (Blanckaert *et al.*, 2011). Ces auteurs soutiennent l'idée qu'il s'agit de phases initiales de domestication de l'espèce. Selon des paysans interrogés dans le nord du Maroc (région de Chefchaouen), l'oléastre nommé *Semlal* correspond à des oliviers issus de semis qui sont cultivés et exploités pour l'huile. Ceci montre une étape intermédiaire dans le processus de transformation d'un olivier issu de semis, qui est d'abord nommé et qui est susceptible d'être introduit dans le stock des oliviers cultivés. Malgré ce type d'informations, nous n'avons pas recueilli de données sur cette étape de transformation de *Berri* à *Zeitoun* lors de nos enquêtes. Néanmoins, nous estimons que les oliviers issus de semis contribuent à la diversification du compartiment cultivé car les résultats de génétique démontrent l'existence des variétés dont le nombre d'allèles différencie des génotypes qui ont été sélectionnés au cours d'un temps évolutif assez long à partir de semis (voir chapitre III). Les catégories englobantes fondées principalement sur des critères de morphotypes ou d'usages (exemple : les types Meslala qui ont des olives plutôt grosses et à usage de table) dès lors pourraient constituer une entrée intéressante favorisant l'émergence de toutes nouvelles variétés présentant ces caractéristiques. Cette analyse débouche sur l'idée que l'utilisation des catégories englobantes favoriserait le passage d'oliviers issus de semis présentant des caractères proches du type ainsi nommé vers les compartiments cultivés. L'utilisation de catégories englobantes pourrait ainsi être très favorable à la diversification.

III.9.5.2. Les catégories *Beldi-Roumi*

Nous avons vu que l'analyse des catégories *Beldi* et *Roumi*⁴⁴ illustre une certaine fluidité entre elles. Ces notions de *Beldi* et *Roumi* sont déployées pour des attributs autres que l'origine. L'utilisation et le sens que revêtent cette catégorisation change d'une situation à une autre. Ainsi, ces catégories peuvent indiquer la localité (le local *versus* l'étranger), l'ancienneté (l'ancien *versus* le nouveau), la technique de multiplication (la bouture *versus* le plant ou le greffon) ou la source du matériel végétal (l'agriculteur *versus* les services agricoles de l'état ou les pépinières). Dans le nord, la catégorie *Roumi* peut englober différents types d'oliviers considérés d'origine étrangère. Nous avons constaté aussi dans la région d'Ouazzane que les formes issues de semis peuvent être intégrées dans la catégorie *Beldi*. En revanche, dans les régions du centre-sud, la catégorisation *Beldi* et *Roumi* est liée plus à la technique de multiplication. En effet les habitants considèrent que le bouturage est la technique ancienne et locale par opposition au greffage, technique arrivée avec les plants greffés provenant de pépinières nommés *Roumi*. En examinant cette question avec certains paysans dans la région de Chichawa, la notion de *Roumi* a été associée récemment aux oliviers associée par analogie aux plants greffés d'abricotiers issus des pépinières. Ici la notion de *Roumi* se rapporte au savoir lié à la technique de multiplication par rapport aux oliviers *Beldi* multipliés traditionnellement par bouturage. Enfin, le même usage fait que l'huile extraite à partir des olives est toujours qualifiée de *Beldi* même si elle est extraite à partir des oliviers classés dans la catégorie *Roumi*. Nous mettons en évidence une situation de fluidité où le *Roumi* peut devenir *Beldi* mais pas dans le sens inverse. Certains auteurs considèrent que les variétés modernes, une fois introduites dans une communauté, remplacent toujours les variétés traditionnelles (Frankel et Hawkes 1975; Wood et Lenné 1997; Basilio et Razon 2000). D'autres postulent qu'une variété introduite dans un portefeuille de variétés ne remplace aucune autre si seulement certains de ses caractères sont considérés meilleurs que les autres (Bellon, 1996). Comme il n'y a pas de limites nettes dans la perception entre les oliviers *Roumi* et *Beldi* selon celui qui les identifie dans un contexte donné, les oliviers introduits qui portent le nom *Roumi* peuvent s'intégrer au cours du temps dans les oliviers locaux. Cependant, certaines variétés peuvent conserver l'origine par rapport au nom attribué comme : *Kortobi*, *Nkla Mrrakchia*, *Zeitoun* d'Espagne. Par le biais de ces mécanismes, les villages peuvent intégrer de nouvelles variétés.

III.9.5.3. Les catégories d'usages *Meslala*

Le terme *Meslala* est utilisé pour désigner généralement une catégorie d'usage. Il s'agit de variétés présentant des olives de grande taille utilisées comme olives de table. *Meslala* peut correspondre à différents morphotypes et génotypes avec des différences morphologiques (Figure 20). Dans la région de Taounate, le terme *Meslala* se réfère aux types d'oliviers destinés à l'huile et dont certains ont des caractéristiques morphologiques et génétiques proches des autres types d'oliviers dénommés sous la même catégorie *Meslala*.

III.9.5.4. Catégories englobantes à contours flous comme facteur de diversification variétale

Nous avons montré par l'analyse du système de dénomination et de classification qu'il y a une discordance entre la classification paysanne vernaculaire et la classification génétique. Par ailleurs, ce système intègre des catégories qui se retrouvent à différents niveaux classificatoires, et montrant une grande fluidité entre elles (*Zeitoun, Meslala, Roumi, Beldi* ; Figure 18 et Figure 29), permettant à un même type d'olivier d'être classé dans différentes catégories. En quoi ce système classificatoire peut-il agir sur la diversification variétale dans un agro-écosystème faiblement diversifié?

Chez le figuier, les travaux de Hmimsa *et al.* (2012) montrent une complexité du système de nomenclatures ainsi que sa haute valeur socioculturelle et économique dans le nord du Maroc. D'après ces auteurs, cette espèce n'a fait l'objet d'aucune politique agricole centralisée à l'opposé de l'olivier et donc n'a subi aucune orientation quant à la ou les variétés à favoriser. Cette situation, ainsi que le caractère patrimonial et identitaire très fort associé au figuier, a conduit au maintien d'une diversité variétale localisée pouvant d'une vallée à l'autre et même d'un village à l'autre conduire à un cumul d'un grand nombre de variétés à l'échelle du nord du Maroc.

Chaque variété de figuier est consommée directement en frais, ce qui accroît l'importance donnée à chaque variété prise séparément (Hmimsa *et al.*, 2012) alors que nos travaux montrent que les grands usages de l'olivier (huile et olive de table) ne mettent pas en avant le niveau variétal mais la caractéristique de la variété vis-à-vis de ces deux types d'usage. Hmimsa *et al.* (2012) montrent l'importance du critère visuel comme la couleur des figes sèches dans la classification dans le village Bni Ahmed mais également l'importance de la couleur des figes fraîches comme critère d'identification des variétés.. Toutes les variétés ont des usages alimentaires ou sociaux (sèches ou fraîches) avec des préférences entre

villages, entre familles d'un même village et entre individus au sein des familles selon la couleur des figes, leur goût ou les itinéraires techniques. Bien que toutes les variétés puissent avoir potentiellement le même usage, cette grande variation de niveau de préférence, croisée à la complexité biologique du figuier et au caractère patrimonial et identitaire très fort du figuier dans le Nord du Maroc, explique selon Hmimsa et al (2012) l'intérêt porté à la diversité variétale.

Contrairement au figuier qui connaît une grande diversité d'usages, l'olivier est soit destiné à l'huile soit à l'olive de table ; certaines variétés peuvent être exploitées pour les deux usages comme la variété dominante « *Picholine marocaine* ». L'huile est un produit transformé contrairement aux figes consommées directement ou séchées et il est courant que les paysans apportent au moulin un mélange de variétés. Ainsi c'est la qualité finale de l'huile qui compte et qui dépend autant du mélange variétal que des techniques de transformation, mais non de la variété prise séparément comme c'est le cas du figuier.. Malgré la diversité dans la perception de la qualité d'huile produites par différents types d'olivier, soit en relation à des types connus pour donner une huile qui se conserve mieux, ou reliée à des facteurs environnementaux (par exemple : sol, climat, ...) ou les méthodes d'extraction des olives, les paysans s'attardent rarement sur la variété, l'essentiel visant à produire de l'huile. Ceci explique en grande partie une différenciation dichotomique omniprésente entre olive destinées à l'huile et olives destinées à l'olive de table. Quelque soient les raisons historiques de la dominance de la *Picholine Marocaine*, force est de constater, qu'elle correspond aux yeux des paysans à une seule variété correspondant parfaitement aux deux usages principaux recherchés.

Nos résultats traduisent une situation distincte de celle du figuier où une caractérisation fine permet de relier chaque variété à une entité nommée qui recoupe dans une certaine mesure les entités génétique, même s'il existe des cas d'homonymies et de synonymies (Achtak *et al.*, 2010 ; Hmimsa *et al.*, 2012). Notons, enfin, que les terminologies locales qui chacune a priori regroupent un ensemble d'oliviers présentant des variations mais correspondant à un même usage ou à une même origine, pourrait être considérées comme une définition variétale inclusive d'une grande diversité laissant place à des dynamiques évolutives. Ceci contraste avec la définition de la variété selon l'UPOV qui fixe des caractères selon un système d'obtention correspondant en principe à un ou un groupe de génotypes et qui tendent à fixer le matériel de production sur la base de la stabilité des caractères de la

variété. Cette démarche répond à une logique de marché à une échelle vaste, plus qu'à des logiques socioculturelles, écologiques et économiques locales.

Dans cette étude, nous avons montré que les paysans, par leurs pratiques, maintiennent encore des variétés mineures pour des usages spécifiques même si elles sont classées dans une même catégorie englobante (*Ameslalay, Akouli, Kortobi, Fakhfoukha*). Ces variétés correspondent à des génotypes différents du standard de la *Picholine marocaine*. Selon les paysans et l'âge des arbres, on peut considérer que ces types d'oliviers se sont différenciés anciennement (Khadari et al., 2008 ; El Bakkali et al., 2013). Nous avons montré, par ailleurs, qu'il n'y a pas de différenciation variétale qui soit opérationnelle à une grande échelle géographique. Cette différenciation opère sur des grandes catégories qui renvoient à des entités biologiques très diverses. Mais des fonctions semblables (usages, origine, ancienneté) permettent des dynamiques évolutives. Celles-ci sont en même temps vulnérables car elles posent la question de ce qui est transmis en termes de savoir. Dans le cas de l'olivier, c'est l'arbre connu et reconnu au sein des patrilignages qui fait foi et non son nom. Si un arbre représentant une variété est amené à disparaître du fait par exemple de projets de développement, à l'échelle locale, les membres de cette société auraient des difficultés à le remplacer ou le remplaceraient par un arbre proche.

Un tel système classificatoire basé sur des catégories englobantes nous interroge sur la transmission sociale et l'échange et sur la notion de la variété telle qu'elle est définie par les paysans en présence de ces catégories et comment elle peut se transmettre d'une génération à une autre (Figure 29). Ces mécanismes s'appuient aussi sur des flux de gènes entre plantes sauvages et cultivées, entre variétés modernes introduites et variétés locales. Ce système de classification est fondé sur deux logiques distinctes : (i) une logique basée sur des catégories instables, mais la longévité des arbres et des pratiques héritées des grands parents « *Jdoud* » et qui sont très ancrés dans les liens culturels, permettent leur perpétuation et leur transmissions à travers les générations ; (ii) une autre logique basée sur des catégories peu fixées et très englobantes, ce qui suggère un système très dynamique qui laisserait la place à de nouveaux processus de diversification mais également à une certaine vulnérabilité sur le plan de la transmission (Figure 30).

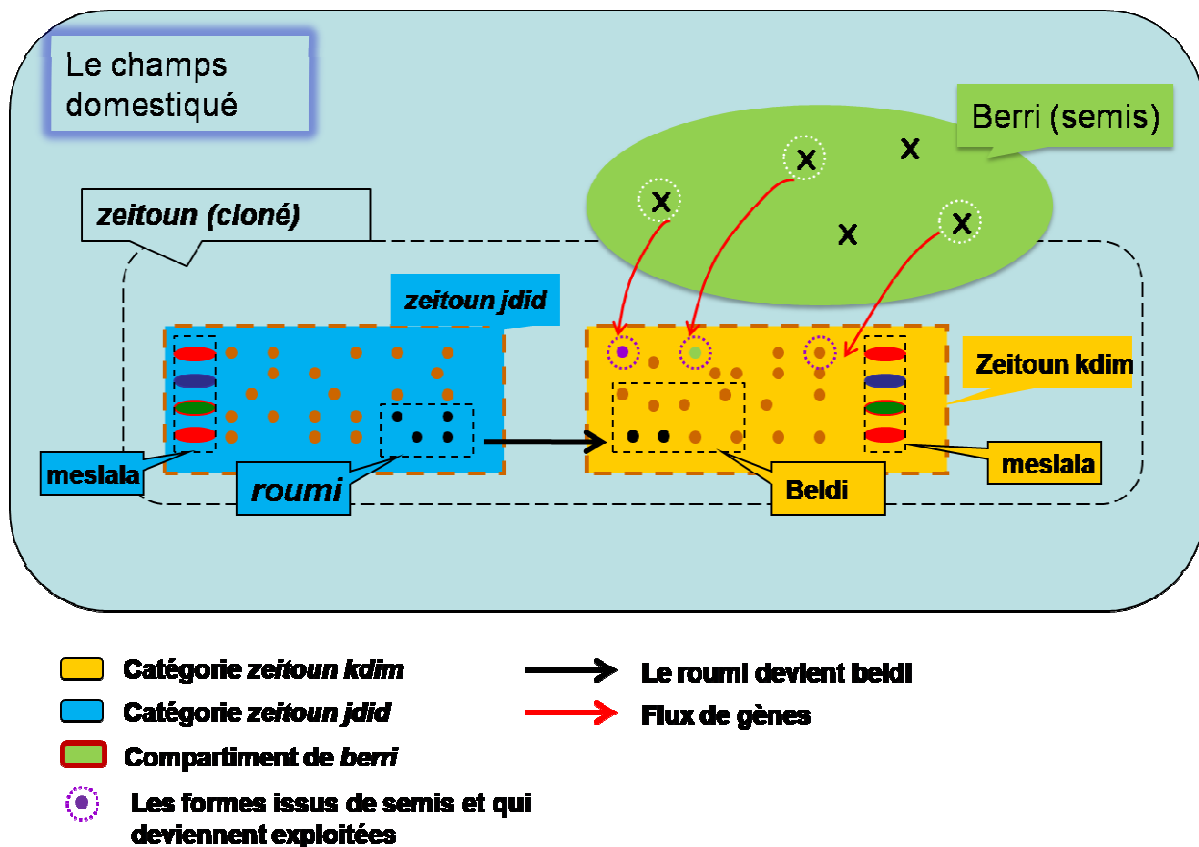


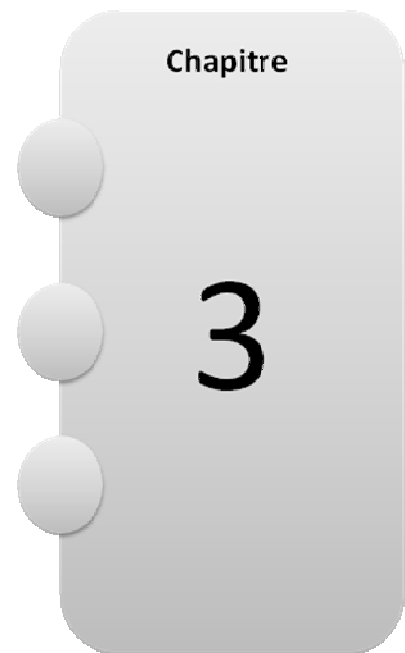
Figure 30. Schéma illustrant la dynamique du système classificatoire basé sur une fluidité entre les catégories englobantes. Dans le champ domestiqué, les oliviers issus de semis (*Berri*) contribuent à l'enrichissement de la diversité des oliviers cultivés par le biais des flux de gènes mais aussi au maintien de la diversité en servant de porte greffe. On distingue, les oliviers cultivés récents *Jdid* ou introduits *Roumi* qui peuvent devenir respectivement des oliviers anciens *Kdim* ou locaux *Beldi*. Les catégories des oliviers *Meslala* intègrent les oliviers anciens et récents et peuvent avoir les deux usages de l'olivier. Ce système permet d'agir sur la diversification variétale de l'olivier au Maroc.

IV. Conclusion

Cette étude nous a permis de documenter et de décrire la façon dont les sociétés marocaines identifient, nomment et classent les types d'oliviers distingués. Un certain nombre de conclusions peuvent être tirées de cette étude. Il existe un système de nomenclature et de classification des variétés d'oliviers qui ne recoupe pas les réalités génétiques, ce qui est une situation fréquemment rencontrée chez d'autres espèces ayant fait l'objet de recherches ethnobiologiques et génétiques. La nomenclature est différente selon le type de caractères utilisés pour identifier et séparer les types d'oliviers. La classification des variétés telles que perçues par les informateurs et exprimée dans les noms utilisés pour l'étiquetage des variétés

se fonde sur des caractères morphologiques, culturels, techniques, ainsi que des critères d'origine. Des considérations biologiques, fonctionnelles, socioculturelles constituent donc la base de la classification locale de l'olivier avec un système de nomenclature qui renvoie à des usages, ou à des origines, mais comprenant des entités biologiques très diverses. Ces grandes catégories ne correspondent pas aux mêmes catégories biologiques (génotypes) selon les régions où l'on se trouve et les groupes socioculturels concernés montrant ici qu'il n'y a pas une classification unifiée à l'échelle du Maroc même si nous en avons dressé les grandes lignes. Notre schéma général reste de ce fait de l'ordre d'un modèle à géométrie variable selon le contexte local dans lequel on se trouve. Certains critères de classification ne sont pas exprimés dans le système de nomenclature locale, ce qui est un phénomène courant dans les schémas classificatoires vernaculaires. La connaissance des noms, des caractéristiques et des propriétés et catégories liées aux variétés d'oliviers sont reconnues et partagées, pour partie, au sein des différents groupes sociaux à travers le Maroc. Cette étude nous a permis de constater que les paysans construisent par leur traitement des catégories (qui englobent différentes entités génétiques) une situation à la fois favorable à des dynamiques de diversification mais qui présente certaines vulnérabilités sur le plan de la transmission des connaissances. Enfin, cette situation nous interroge sur la notion de la variété et comment ces catégories peuvent perpétuer la diversité qu'elles incluent.

Origines des variétés d'olivier et processus de diversification à l'ouest de la Méditerranée



CHAPITRE III: Origines des variétés d'oliviers et processus de diversification à l'ouest de la Méditerranée

I. Introduction

I.1. Contexte scientifique

Les oliviers cultivés et leurs parents sauvages "les oléastres" représentent deux variétés botaniques, respectivement *Olea europaea subsp. europaea* var. *europaea* et var. *sylvestris*. Les études génétiques et archéobotaniques antérieures ont montré l'existence de populations d'oléastres dans l'est et l'ouest méditerranéen avant le Néolithique (Lumaret and Ouazzani, 2001 ; Besnard et al. 2002; Terral et al. 2000; Khadari 2005; Breton et al. 2006). Elles ont, par ailleurs, montré une domestication dans plusieurs zones méditerranéennes avec une diffusion des variétés d'est en ouest. Cette diffusion a vraisemblablement conduit à une modification de la structure génétique des populations locales à l'ouest de la méditerranée. (Khadari, 2005). Ces travaux montrent, par ailleurs, que la majorité des variétés méditerranéennes portent la lignée maternelle de l'est (lignée E1 ; environ 95 % ; Haouane et al., 2011).

Quels sont les processus de domestication et de diversification variétale à l'ouest de la méditerranée ? Telle est la question de recherche centrale de ce chapitre dans lequel j'étudie plus particulièrement les origines des variétés de l'ouest de la Méditerranée avec une lignée maternelle de l'est. Compte tenu des travaux antérieurs, deux hypothèses peuvent être formulées:

- (i) une coexistence entre variétés sélectionnées localement et variétés introduites à partir de l'est de la Méditerranée et maintenues par clonage.
- (ii) une sélection locale à partir des formes de l'est introgressées par le pool génétique local, situation qui peut être qualifiée de domestication secondaire.

I.2. Démarche

Pour examiner ces deux hypothèses et valider l'une d'entre elles, j'ai adopté une démarche basée sur le croisement de deux approches complémentaires: i) une approche de génétique des populations fondée sur les analyses génétiques de l'olivier cultivé et spontané correspondant aux oléastres à l'aide des marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques ; ii) une deuxième approche ethnobiologique basée sur l'analyse des pratiques paysannes dans les agro écosystèmes de montagnes au nord du Maroc. (Les

résultats de cette partie font partie des travaux ethnobiologiques de Aumerrheudy-Thomas et mes travaux présentés dans le chapitre II).

Cette question est abordée et examinée à différents niveaux géographiques : au niveau local au Maroc et au niveau régional à l'échelle de la Méditerranée. Ce chapitre comporte, ainsi, trois parties. La première partie est consacrée à l'étude de la structure de la diversité génétique de l'olivier au Maroc. Dans la deuxième partie qui s'appuie sur l'article en Annexe 1, j'examine la question sur les origines des variétés avec une lignée maternelle de l'est et cultivées à l'ouest de la Méditerranée. Cette étude est basée sur des analyses génétiques de l'olivier cultivé au Maroc en comparaison avec les variétés méditerranéennes à l'aide des marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques. Les résultats obtenus soutiennent l'hypothèse d'un processus de diversification liée à une introduction ancienne du matériel en provenance de l'est et introgressé par les populations locales de l'ouest.

Dans la troisième partie, J'étudie en détails l'hypothèse plausible d'une diversification variétale à l'ouest de la Méditerranée à la lumière d'une étude comparative entre l'olivier cultivé et les oléastres à l'échelle de la Méditerranée. Dans une première étape, j'étudie la structure de la diversité de l'olivier cultivé et de l'oléastre en mettant en évidence une réduction de la diversité génétique liée aux processus de domestication. Dans une deuxième étape, je présente les résultats des analyses ABC (Approximative Bayesian Computation) effectuées relatives à l'estimation du taux d'introgession et de divergence entre les "pools" génétiques en proposant un scénario évolutif de l'olivier qui soutient l'hypothèse d'une diversification variétale. Enfin, Je discute mes résultats en faveur de l'hypothèse selon laquelle la sélection des oliviers issus de la reproduction sexuée est une pratique récurrente et probablement existante de nos jours.

II. Matériel et méthodes

II.1. Matériel végétal, stratégie d'échantillonnage

Les résultats présentés et discutés dans ce chapitre sont basés sur l'analyse de 642 oliviers cultivés et 507 oléastres échantillonnés sur le pourtour méditerranéen. L'olivier cultivé au Maroc comprend 53 géotypes parmi les 60 géotypes identifiés sur la base de 215 arbres analysés par Khadari et al. (2008) et 34 géotypes identifiées parmi 102 oliviers dans le cadre de mes travaux de thèse (Chapitre II). La stratégie d'échantillonnage vise à collecter des oliviers locaux « *in situ* » présents dans des agroecosystèmes traditionnels marocains basés essentiellement sur une agriculture vivrière. Dans chaque site étudié, nous avons collecté des oliviers présentant des variations morphologiques et/ou des variations liés à des critères d'usages mais également des oliviers identifiés par les paysans dans les quatre zones oléicoles traditionnelles. L'étude de la diversité génétique de l'olivier marocain, réalisée par Khadari et al (2008), a permis de déterminer quatre zones géographiques génétiquement différenciées, correspondant au nord-ouest, au nord-centre, à l'Atlas et au sud-ouest. La différenciation génétique révélée par l'utilisation des marqueurs moléculaires (SSR) est liée à la composition en géotypes caractérisant chaque zone et aussi aux conditions écologiques contrastées. Nous avons classé les 19 sites échantillonnés en quatre grandes zones géographiques en vue d'étudier la structure de la diversité des oliviers étudiés. La stratégie d'échantillonnage est largement décrite dans le chapitre (II) de ma thèse et dans l'étude réalisée par Khadari et al., (2008).

L'olivier cultivé en Méditerranée comprend également un total de 553 accessions issues de la collection variétale mondiale de l'olivier implantée au domaine expérimental de Tassaouat, INRA Marrakech (OWGB Marrakech). Celle-ci a fait l'objet d'une étude sur la caractérisation et sur la structure de la diversité génétique en vue de définir une collection noyau ou "core collection" représentant le minimum d'accessions avec le maximum de la diversité génétique de l'olivier méditerranéen. Ce travail a fait récemment l'objet d'une publication (Haouane *et al.*, 2011; Annexe 1).

Le positionnement des oliviers marocains "*in situ*" par rapport à la diversité méditerranéenne "*ex-situ*" représentée par la collection (OWGB Marrakech) à pour but d'examiner le statut de ces oliviers, leur origines et comprendre le processus de domestication de l'olivier.

Enfin, le troisième volet de cette étude a porté également sur 507 oléastres échantillonnés dans plusieurs pays du pourtour méditerranéen. Une partie de cet échantillonnage a été

réalisée préalablement à mes travaux de thèse et a fait l'objet de plusieurs études antérieures (Besnard et al., 2002; Khadari, 2005; Besnard et al., 2011). Cet échantillonnage a été complété par des prospections de populations d'oléastres à l'est de la Méditerranée (Syrie, Turquie et Chypre) mais surtout au nord du Maroc et au sud de l'Espagne. Pour la présente étude, nous avons analysé un total de 507 oléastres correspondant à 24 populations dont la taille varie de 8 à 37 (voir Annexe pour les détails sur la composition et l'origine de ces populations d'oléastres).

II.2. Aperçu sur l'histoire de l'établissement de la collection OWGB Marrakech

La première grande tentative pour conserver les variétés cultivées dans tous les pays oléicoles a conduit à la création de la collection variétale mondiale à Cordoue, Espagne (OWGB de Cordoue). Cette collection a été initiée par la FAO-INIA en 1970 avec la contribution du conseil oléicole international (COI; Caballero et al., 2006). Elle comprend des variétés espagnoles dont une partie a été prospectée par Barranco et Rallo (2000) et correspond à environ 61 % de la collection et des variétés provenant d'autres pays méditerranéens (<http://www.oleadb.it>; Bartolini et al., 2008). Cette collection a servi à de nombreuses études de caractérisation utilisant des descripteurs morphologiques (Caballero et del Rio, 2002) et des marqueurs moléculaires (RAPD et SSR; Belaj et al., 2003 ; 2004).

Dans le cadre du projet ResGen, de nombreux travaux de caractérisation ont été réalisés par chacun des 15 pays suivants : Algérie, Chypre, Croatie, Égypte, Espagne, France, Grèce, Israël, Italie, Maroc, Portugal, Serbie-Monténégro, Slovénie, Syrie, Tunisie (Caballero et al. 2006). Chaque partenaire a réalisé des travaux d'échantillonnage et de collecte des variétés locales en se basant essentiellement sur des caractères morphologiques. Pour certains partenaires, ce travail a été complété par l'utilisation des marqueurs moléculaires, ce qui a permis de détecter des cas d'homonymie et de synonymies habituellement observés par les gestionnaires des collections *ex-situ* (Engels et Visser 2003). Au cours de la dernière décennie, plusieurs équipes ont développé des marqueurs microsatellites (SSR) pour améliorer les travaux sur la caractérisation et l'identification variétale de l'olivier (Sefc et al, 2000; Rallo et al., 2000 ; Carriero et al. 2002 ; Cipriani et al., 2002 ; de La Rosa et al. 2002; Diaz et al., 2006). Après avoir testé 37 loci SSR pour leur reproductibilité et leur pouvoir discriminant dans quatre laboratoires différents, Baldoni et al. (2009) a proposé une liste de 11 marqueurs SSR pour la caractérisation des variétés d'olivier.

Sur la base des travaux de caractérisation menés dans le cadre du projet ResGen et de ceux basés sur l'utilisation des marqueurs moléculaires, une deuxième collection mondiale de l'olivier a été mise en place au domaine expérimental de Tassaout INRA Marrakech (OWGB Marrakech) en 2003. Cette collection a été établie afin d'optimiser l'échantillonnage du matériel génétique de l'olivier dans plusieurs pays méditerranéens en utilisant des descripteurs morphologiques standardisés définis communément par le COI et le système UPOV (Convention UPOV 1991). Pour certains pays partenaires comme l'Espagne, les accessions proposées pour la collection OWGB Marrakech ont été préalablement caractérisées par les descripteurs morphologiques et par les marqueurs moléculaires (Barranco et Rallo 2000). En 2010, la collection de Marrakech comportait 561 accessions provenant de 14 pays méditerranéens et l'introduction de matériel en provenance d'autres pays partenaires est en cours.

Afin d'évaluer la composition et la richesse variétale, nous avons mené un travail de comparaison entre les deux collections OWGB Cordoue et OWGB Marrakech et sur la base de la dénomination de la variété (<http://www.oleadb.it/olivodb.html>; Bartolini et al. 1998 ; Tableau 9). La collection (OWGB Cordoue) comprend principalement des accessions espagnoles (271 accessions soient 61%) et 172 accessions des autres pays méditerranéennes (soient 39 % de la collection). En revanche, la collection OWGB Marrakech comporte 561 accessions appartenant à 14 pays oléicoles qui sont: Algérie (43 accessions), Chypres (28), Croatie (16), Egypte (19), Espagne (89), France (12), Grèce (13), Italie (167), Liban (16), Maroc (40), Portugal (14), Slovénie (9), Syrie (71) et Tunisie (24). De ce fait, elle est plus diversifiée que celle de Cordoue (Tableau 1 ; Annexe 1).

II.3. Protocole et procédure de génotypage

Les méthodes d'extraction d'ADN, la procédure de génotypage et l'obtention des données ont été utilisées selon le protocole décrit par Haouane et al., (2011 ; Annexe1). Dans ce chapitre, l'analyse du polymorphisme nucléaire des variétés et des populations d'oléastres a été réalisée à l'aide de 16 loci SSR (Tableau 10): DCA1, DCA3, DCA4, DCA5, DCA8, DCA9, DCA11, DCA14, DCA15, DCA18 (Sefc et al., 2000), EMO-90 (de la Rosa et al., 2002), UDO36 (Cipriani et al., 2002), GAPU59, GAPU71B, GAPU71A (Carriero et al 2002); et PA(GA)₂ (Saumitou-Laprade et al. 2000). Parmi ces loci, sept font partie de la liste sélectionnée pour la caractérisation des variétés (Baldoni et al., 2009). Les autres marqueurs utilisés dans des études antérieures (Sarri et al., 2006; Breton et al., 2006; Belaj et al., 2010)

ont été choisis pour leur haut degré de polymorphisme et leur capacité de discrimination entre les variétés.

Pour l'ensemble des échantillons étudiés, l'analyse du polymorphisme chloroplastique a été réalisée à l'aide de trois loci de type insertion/délétion *psbK-trnS-polyT-A*, *trnS-Gindel-1* et *trnS-G-indel-2* (Besnard et al., 2003) pour identifier les trois lignées maternelles ancestrales de l'olivier méditerranéen précédemment identifiés par E1, E2 et E3 ; Besnard et al. (2007).

La collection mondiale OWGB a fait l'objet d'une analyse détaillée du polymorphisme chloroplastique selon le protocole proposé récemment par Besnard et al. (2011). L'ADN chloroplastique a été caractérisé en utilisant 37 marqueurs microsatellites et deux sites de restrictions polymorphiques (*CAPS-XapI* et *CAPS-EcoRI*). Six combinaisons (multiplex) de six marqueurs ont été utilisées dans chaque réaction d'amplification dans un volume de 25 µl utilisant un adaptateur M13. Le locus 19 a été amplifié séparément sans l'amorce M13 (Besnard et al., 2011). Les produits amplifiés des six multiplexes ont été mélangés, alors que le locus 19 a été ajouté à une deuxième combinaison avec la réaction des deux sites de restriction. Les produits d'amplification des deux combinaisons ont été révélés en utilisant une électrophorèse capillaire à l'aide du séquenceur ABI Prism 3130XL (Genetic Analyzer Applied Biosystems) et analysés avec le logiciel GENMAPPER 3.7 (Applied Biosystems).

Tableaux 9. Liste des accessions et comparaison des variétés entre les collections variétales mondiales de l'olivier (OWGB Cordoue et OWGB Marrakech).

Country	OWGB Cordoue			OWGB Marrakech		Variétés		
	accessions ¹	accessions ²	variétés	accessions	variétés	nombre ³	nombre ⁴	nombre ⁵
Albanie	10	7	7					7
Algérie	2	2	2	43	41	2	39	
Argentine/Chilie	1	1	1					1
Croatie	7	5	5	16	16	3	13	2
Chypres	5			28	18		18	
Egypte	5	4	4	19	19	4	15	
France	8	10	9	12	12	8	4	1
Grèce	17	19	16	13	11	4	7	12
Iran	5							
Israël	5	3	3					3
Italie	25	32	29	167	148	15	133	14
Lebanon	2	3	2	16	16	1	15	1
Maroc	3	3	3	40	12	3	9	
Mexique	7							
Portugal	6	12	11	14	14	8	6	3
Slovénie		1	1	9	9	1	8	
Espagne	223	271	238	89	85	81	4	157
Syrie	46	36	23	71	66	17	49	6
Tunisie	7	9	9	24	24	6	18	3
Turquie	18	23	19					19
USA	4	2	2					2
Total	406	443	384	561	491	153	338	231

¹accessions listées par Caballero et al. (2006).

²accessions disponibles sur le site-web (<http://www.oleadb.it>; Bartolini et al., 2008).

³Nombre de variétés présentes dans les deux collections (OWGB Cordoue et OWGB Marrakech).

⁴nombre de variétés présentes seulement dans la collection OWGB Marrakech.

⁵nombre de variétés présentes seulement dans la collection OWGB Cordoue.

II.4. Méthodes d'analyses

II.4.1. Calcul des paramètres de diversité génétique

Le nombre de loci polymorphes au seuil de 95% (P), l'hétérozygotie multi-loci observée (H_o) et l'hétérozygotie multiloci attendue (H_e) ont été estimés en utilisant le logiciel GENETIX 3.0 (Belkhir et al. 2004) et FSTAT v2.9.3.2 (Goudet, 1995). L'estimation de l'indice de différenciation génétique (F_{st}) entre populations deux à deux a été calculée puis validée par un test exact de Fisher utilisant le logiciel GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995). Le test de significativité des estimateurs F_{is} a été également calculé à l'aide du programme Genepop v3.4 (Raymond et Rousset, 1995).

L'estimation de la richesse allèlique a été effectuée à l'aide du logiciel ADZE (Rosenberg 2007). Un test non-paramétrique U de Mann-Whitney a été effectué pour vérifier si la différence est significative à l'aide du logiciel PAST. Les valeurs des probabilités (*P-value*) du test sont données pour chaque comparaison entre populations deux à deux.

II.4.2. Analyse de la structure génétique des populations

II.4.2.1. Analyses multivariées

Les relations génétiques entre les variétés et les oléastres ont été étudiées sur la base des données SSR nucléaires et l'analyse factorielle de correspondance (AFC) à l'aide du logiciel Genetix 3.0 (Belkhir et al. 2004) ou l'analyse en coordonnées principales (PCoA) à l'aide du logiciel Genalex v.6 (Peakall and Smouse 2005). Les résultats de ces analyses sont visualisés sur la base des deux premiers axes des coordonnées (AFC) ou (PCoA).

II.4.2.2. Principe de l'AFC

L'analyse factorielle des correspondances [AFC, Escofier et Pagès (1990)] est un type d'analyse canonique qui vise à rassembler en un nombre réduit de dimensions la plus grande partie de l'information initiale en ne s'attachant pas aux valeurs absolues mais aux correspondances entre les variables (valeurs relatives). Elle est particulièrement bien adaptée pour décrire les associations entre deux variables qualitatives (exemple, analyse d'un tableau de contingence croisant les modalités des deux variables).

Tableau 10. Liste des marqueurs microsatellites (SSR) utilisés dans cette étude et leurs caractéristiques

+ Polymorphisme de l'ADN nucléaire						
N°	Locus	Motif microsatellite	T (C°)*	Séquence d'amorces en "Forward"	Séquence d'amorces en "Reverse"	Référence
1	DCA1	(GA) ₂₂	50	CCTCTGAAAATCTACACTCACATCC	ATGAACAGAAAGAAGTGAACAATGC	Sefc et al., (2000)
2	DCA3	(GA) ₁₉	50	CCCAAGCGGAGGTGTATATTGTTAC	TGCTTTTGTTCGTGTTTGAGATGTTG	Sefc et al., (2000)
3	DCA4	(GA) ₁₆	55	CTTAACTTTGTGCTTCTCCATATCC	AGTGACAAAAGCAAAGACTAAAGC	Sefc et al., (2000)
4	DCA5	(GA) ₁₅	50	AACAAATCCCATACGAACTGCC	CGTGTTGCTGTGAAGAAAATCG	Sefc et al., (2000)
5	DCA8	(GA) ₁₈	55	ACAATTCAACCTCACCCCATACCC	TCACGTCAACTGTGCCACTGAACTG	Sefc et al., (2000)
6	DCA9	(GA) ₂₃	55	AATCAAAGTCTTCCTTCTCATTTTCG	GATCCTTCCAAAAGTATAACCTCTC	Sefc et al., (2000)
7	DCA11	(GA) ₂₆ (GGGA) ₄	50	GATCAAACACTGCACGAGAGAG	TTGTCTCAGTGAACCCTTAAACC	Sefc et al., (2000)
8	DCA14	(CA) ₁₈ (A) ₆ (TAA) ₇	50	GATCTTGTCTGTATATCCACAC	TATACCTTTTCCATCTTGACGC	Sefc et al., (2000)
9	DCA15	(CA) ₃ G(AC) ₁₄	50	GATCTTGTCTGTATATCCACAC	TATACCTTTTCCATCTTGACGC	Sefc et al., (2000)
10	DCA18	(CA) ₄ CT(CA) ₃ (GA) ₁₉	50	AAGAAAGAAAAGGCAGAATTAAGC	GTTTTCGTCTCTACATAAGTGAC	Sefc et al., (2000)
11	GAPU71A	(GA) ₁₀	50	GATCATTTAAAATATTAGAGAGAGAGA	TCCATCCATGCTGAACTT	Carriero et al (2002)
12	GAPU71B	GA(AG) ₆ (AAG) ₈	57	GATCAAAGGAAGAAGGGGATAAA	ACAACAAATCCGTACGCTTG	Carriero et al (2002)
13	GAPU59	(CT) ₉	57	CCCTGCCTTGGTCTTGCTAA	CAAAGGTGCACTTTCTCTCG	Carriero et al (2002)
14	EMO90	(CA) ₁₀	55	CATCCGGATTCTTGCTTTT	AGCGAATGTAGCTTTGCATGT	De La Rosa et al (2002)
15	PA(ATT) ₂	(TAA) ₆	60	CACCTCCCGTTAACAAGA	TGACGCGGTTATTTTGTGA	Saumitou-Laprade et al. (2000)
16	UDO36	(GT) ₁₉ (AG) ₅	57	AACACTGTGCCACCTCAACA	GAACCCAACCCCATCTTAC	Cipriani et al (2002)
+ Polymorphisme de l'ADN chloroplastique						
N°	Nom du fragment		T (C°)*	Séquence d'amorces "Forward"	Séquence d'amorces "Reverse"	Référence
1	Psb Ktrn S-polyT/A		53	AAACCTCATTCTTGGTGTC	GTAAGCATTACACAATCTCC	Besnard et al., (2003)
2	Trn S-G-indel-1		55	GATAAAGGAAGGGCTCGAAC	AGGCCATCAGAATAAGAAGG	Besnard et al., (2003)
3	Trn S-G-indel-2		53	CAAATCAGGAATTTCTTTTAG	TAGGCTCGTTTCGAGCCCTTC	Besnard et al., (2003)

* température d'hybridation (°C)

Dans notre cas, les individus analysés sont visualisés comme un nuage de points dans un hyperespace qui a autant de dimensions qu'il y a de modalités (ici les allèles) sur toutes les variables (ici les allèles aux différents locus). L'algorithme cherche les directions indépendantes (orthogonales) dans cet hyperespace le long desquelles le centre de gravité est maximal. Ces directions, qui sont définies par les vecteurs propres de la matrice (c.à.d des combinaisons linéaires des vecteurs variables originaux), déterminent une série d'axes factoriels. Par convention, le premier axe est celui qui a la plus forte contribution à l'inertie totale.

Pour chaque axe déterminé lors de l'analyse, un ensemble de coefficients pour chacun des individus et des allèles sont également calculés, il s'agit :

1. Des contributions absolues : exprimant la part prise par un élément donné (individu ou allèles) dans l'inertie expliquée par un facteur.
2. Des contributions relatives : qui expriment la part prise par l'axe dans la contribution de l'individu ou l'allèle à l'inertie totale (représentant la dispersion du nuage des points).
3. Des coordonnées de tous les points individus et allèles aux différents axes. Ces coordonnées sont utilisées pour représenter des nuages de points en deux ou trois dimensions.

II.4.2.3. Approche bayésienne

L'estimation de la plupart des paramètres génétiques notamment les F-statistiques s'appuie sur la définition préalable de groupes d'individus appartenant à la même population génétique. La délimitation de ces populations n'est pas toujours évidente. Afin d'analyser les données sans *a priori* sur l'origine géographique, nous avons fait appel à une approche bayésienne implémenté dans le programme STRUCTURE V2.3.1 (Pritchard et al., 2000; <http://pritch.bsd.uchicago.edu>) pour chercher l'occurrence de groupes génétiques indépendants (K) à partir des données microsatellites.

II.4.2.4. Principe de l'approche bayésienne

Le programme STRUCTURE implémente une méthode de « *clustering* » pour l'inférence de la structure génétique des populations à partir de données génétiques. L'objectif est de grouper les individus en populations sur la base de leur génotype mais aussi estimer leur degré d'introgession/hybridation, inférer l'origine et en particulier estimer le nombre de populations. En outre, cette analyse permet d'attribuer (assigner) les individus à des

populations ancestrales avec une probabilité d'assignation. Le résultat obtenu est la probabilité a posteriori qu'un individu "i" appartienne à la population.

II.4.2.5. Hypothèses du modèle.

Toutes les populations inférées sont considérées être à l'équilibre de Hardy-Weinberg. On peut faire également l'hypothèse d'équilibre de liaison entre loci au sein des populations. La notion d'équilibre de liaison génétique entre deux loci reflète le fait que les allèles présents à l'un des locus s'associent au hasard aux allèles présents à l'autre locus. Ainsi, la fréquence d'observation au sein d'une population d'une combinaison d'allèles est égale au produit des fréquences d'observations individuelles des allèles.

II.4.2.6. Modèles et paramètres

Pour notre cas d'étude, nous avons utilisé un modèle avec introgression et en considérant que les fréquences alléliques sont corrélées entre elles. Dans ce modèle, les différents gènes d'un individu peuvent être hérités de différentes populations. On s'intéresse alors à la proportion Q des gènes d'un individu provenant de la population K . Le résultat obtenu par STRUCTURE sera alors l'estimation moyenne a posteriori de ces différentes proportions.

Chaque cycle d'analyse (ou *run*) consiste en une phase de chaîne de *Markov Monte Carlo* (MCMC) appelée « *Burning-in period* » de 100 000 et une phase stationnaire de 1,000 000. Les estimations du log de vraisemblance, c'est-à-dire la probabilité d'observer les données sachant le nombre de groupes K [$\ln P(D)$ ou Pr] ont été calculées pour des valeurs de (X / K) allant de 1 à 10 avec 10 répétitions pour chaque valeur de K . Afin de tenir compte des différences entre les 10 répétitions, les matrices résultantes ont été permutées et mise en ordre à l'aide du logiciel CLUMPP (Jakobsson et Rosenberg, 2007). Le niveau d'admixture est examiné par la probabilité d'assignation des individus dans les pools génétiques définis sur la base des fréquences alléliques. L'identification du nombre de pools génétiques (K groupes) a été établie selon deux étapes :

- (1) calcul du paramètre de variation ΔK basé sur le taux de changement dans le *log* probabilité entre des valeurs successives de K (de $K=1$ à $K=10$; Evanno et al., 2005).
- (2) calcul du paramètre de stabilité (H') selon une matrice des valeurs pour différents essais individuels pour chacun des K extraits et analysés par permutation dans CLUMPP 1.1. (Rosenberg, 2007).

II.4.3. Test de scénarii évolutifs par l'approche ABC (Approximate Bayesian Computation).

En vue de retracer les processus de domestication et de diversification variétale chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée, nous avons utilisé l'approche intitulée "Approximative Bayesian Computation" en utilisant le logiciel DIYABC (Curnet et al., 2008) pour tester plusieurs possibilités de scénarii évolutifs et déterminer le plus probable. Ainsi, des scénarii évolutifs et des analyses préliminaires ont été réalisées pour examiner la divergence entre les populations oléastres et cultivées et l'admixture probable entre les variétés de l'est diffusées vers l'ouest et introgressées par les populations locales. Notre objectif est de valider le scénario évolutif permettant de valider l'hypothèse d'une introgression des variétés par les oléastres de l'ouest.

II.4.3.1. Principe de l'approche ABC

L'approche ABC est basée sur la comparaison entre les paramètres génétiques observés chez les populations étudiées et celles obtenues par les simulations parmi les plus proches de ces populations observées. Cette méthode offre une perspective plus historique des flux de gènes (Ross-Ibarra et al., 2009) et permet d'examiner les événements d'introgression (Cornuet et al., 2008). Le principal atout de cette approche est de rendre possible la comparaison entre plusieurs scénarii évolutifs possibles. Dans la pratique, l'approche ABC peut se résumer en trois étapes successives (Excofier et al, 2005): (i) générer des données simulées, (ii) sélectionner des données simulées les plus proche des données observées et (iii) estimer les distributions des paramètres *a posteriori* à l'aide d'une approche de régression linéaire logistique (Cornuet et al., 2008).

III. Domestication et diversification des variétés locales au Maroc**III.1. Contexte de l'étude**

La caractérisation et l'étude de la structure génétique des variétés locales constituent un outil fiable et pertinent pour la collecte des ressources génétiques et pour l'apport de connaissances sur la domestication et l'origine des espèces dont les arbres fruitiers multipliés par voie végétative. En effet, ils peuvent correspondre à des variétés sélectionnées au cours des premières étapes de domestication et leur étude peut contribuer à une meilleure compréhension sur la façon dont les espèces ont été domestiquées (Harris et al., 2002). En raison de sa longue durée de vie, l'olivier est un modèle approprié pour étudier l'origine des arbres centenaires et millénaires à travers le bassin méditerranéen (Díez et al 2011).

Des études antérieures ont permis de caractériser génétiquement des oliviers anciens en Espagne (Díez et al. 2011) et en Italie (Baldoni et al, 2006; Erre et al, 2010). Néanmoins, ces études ont concerné seulement une faible proportion de ces arbres correspondant aux variétés cultivées connues de nos jours. Ces travaux soutiennent l'hypothèse que ces oliviers centenaires correspondent à des variétés traditionnelles inconnues et représentent les premières étapes de domestication de l'olivier (Díez et al. 2011). Compte tenu du manque d'informations sur la généalogie des variétés et de la difficulté d'examiner l'ADN fossile à partir d'olives en raison de la dégradation, cette approche d'étude s'avère particulièrement intéressante pour mieux comprendre ces processus de domestication.

Au cours des deux dernières décennies, la rénovation des vergers a favorisé l'utilisation des variétés les plus connues qui, progressivement, dominent les zones d'oléiculture même parfois les plus traditionnelles. Au regard de ce rythme de rénovation variétale, le patrimoine oléicole peut facilement être remplacé par ces variétés importantes mais également par de nouvelles obtentions suite aux programmes de sélection modernes. Une telle évolution conduirait à un risque d'érosion génétique liée à une réduction de la diversité variétale présente dans les agro-écosystèmes traditionnels. L'étude de ces oliviers locaux et anciens permet d'apporter des connaissances de base pour protéger et mettre en œuvre des stratégies de conservation et d'offrir la possibilité d'une diversification variétale.

III.1.1. Importance de l'olivier au Maroc

Comme pour la plupart des pays méditerranéens, l'olivier est caractéristique des agro-écosystèmes traditionnels et du paysage agricole marocain. Sa culture remonte à la période romaine principalement localisée dans le triangle "Tanger-Volubilis-Salé" (voir chapitre II;

Lenoir et Akeraz, 1984). Actuellement, l'olivier constitue la principale espèce fruitière cultivée au Maroc tant au niveau des superficies cultivées (560.000 ha; Berrichi, 2002; Akesbi, 2003) que par son rôle socio-économique important. Sa répartition géographique fait ressortir quatre grandes zones oléicoles bien distinctes (le nord-ouest, le nord centre, l'Atlas et le sud ouest). La structure des paysages caractérisant chaque zone est détaillée dans le chapitre (II; Figure 12-A ; Figure 12-B ; Figure 13 et Figure 15).

III.1.2. La diversité génétique de l'olivier cultivé au Maroc.

Au regard de la diversité des conditions écologiques (différents étages bioclimatiques; montagnes du nord, Atlas et oasis) et des différentes civilisations successives, le Maroc possède des potentialités pour avoir une importante diversité génétique de l'olivier. Les travaux phylogéographiques antérieurs ont montré l'existence des oléastres avant la domestication à l'ouest de la Méditerranée (Lumaret et al., 2002 ; Besnard et al., 2002 ; Breton et al., 2006). Ils ont montré également que ce matériel génétique local a servi pour la sélection des variétés (Besnard et al. 2002). D'autres travaux suggèrent que les variétés de l'ouest sont issues d'hybridation entre les variétés de l'est et les génotypes locaux (Besnard et al. 2001b). Des données archéologiques (charbon fossilisé) montrent que les oléastres étaient récoltés et consommés par les humains en Espagne et le sud de la France (période néolithique : 6.000-8.000 années; Terral et Arnold-Simard 1996). En plus de ce matériel sélectionné localement à l'ouest de la méditerranée, des variétés originaires de l'est de la Méditerranée ont été progressivement diffusées vers l'ouest de la méditerranée au cours des différentes civilisations (Phéniciens, Carthaginois, Romains; Terral et al., 2004).

Différents travaux génétiques basés sur différents marqueurs (isoenzymatiques; Ouazzani et al., 1996); (RAPD; Khadari & Bervillé 2001), montrent une diversité génétique importante chez l'olivier au Maroc. Ces marqueurs n'ont pas permis d'associer cette diversité à la structure génétique de l'olivier en raison de la limite des marqueurs génétiques utilisés. En effet, les iso-enzymes sont peu polymorphes alors que les RAPDs sont peu informatifs et non reproductibles. En revanche, ces travaux ont montré la dominance d'une seule variété "Picholine marocaine" (dénomination proposée par l'INRA Maroc, voir chapitre II), représentant 98 % des oliviers cultivés (Boulouha et al 1992).

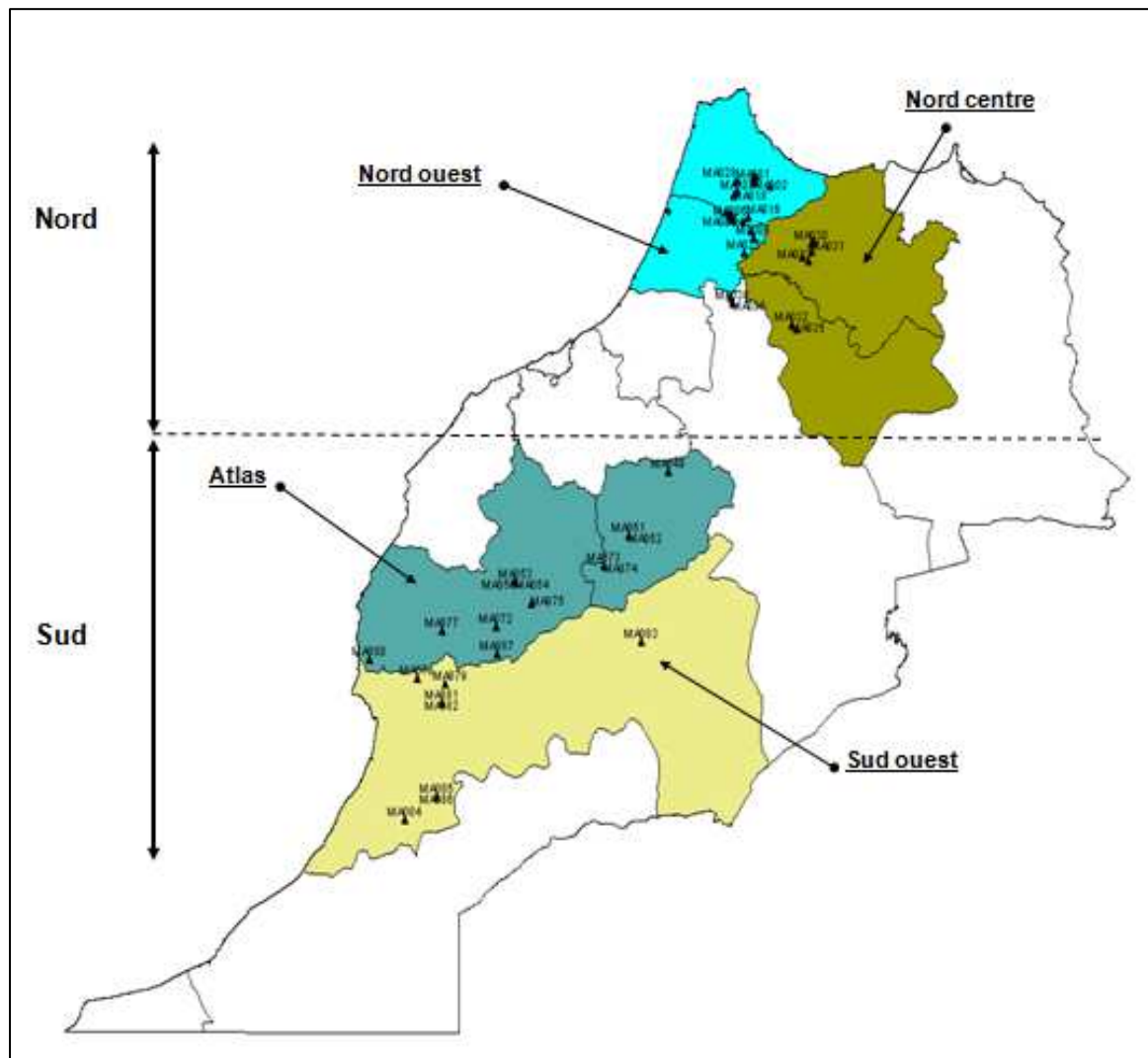


Figure 31. Carte du Maroc représentant les quatre zones géographiques échantillonnées : Nord (nord ouest et nord centre) et le sud (Atlas et le sud ouest). (▲) indique les points GPS de chaque site d'échantillonnage des 89 géotypes identifiées par Khadari et al., (2008) et les travaux ethnobiologiques (Chapitre II).

Récemment, les travaux de Khadari et al. (2008) ont montré une diversité génétique importante sur la base des marqueurs microsatellites (15 SSRs), malgré la dominance de la «Picholine marocaine». Cette diversité est structurée entre les quatre grandes zones oléicoles (le nord-ouest, le nord-centre, l'Atlas et le sud-ouest). Ces travaux montrent, par ailleurs, la localité des variétés à l'échelle du village se référant à des variétés traditionnelles nommées (Bouchouk, Bouchouika, Bouchouk rkik, Bouchouk Laghlid, Meslala, Fakhfoukha, Hamrani) et des arbres présentant des traits spécifiques, mais pour lesquels les paysans n'ont pas donné de dénominations précises à l'exception de la dénomination globale Zeitoun (voir chapitre II).

L'analyse de l'ADN chloroplastique de ces génotypes a permis de mettre en évidence les trois lignées cytoplasmiques identifiées auparavant par Besnard *et al.*, (2007). Cette étude suggère que certaines variétés en particulier celles portant les lignées maternelles caractéristiques de l'ouest de la Méditerranée, sont domestiquées localement. Compte tenu de ces travaux antérieurs et de ceux décrits dans le chapitre II, la structure de la diversité génétique de l'olivier cultivé au Maroc semble être complexe. Aujourd'hui, au regard de cette histoire et des conditions écologiques contrastées, l'olivier au Maroc semble être façonné par les processus de diversification dans les agro-écosystèmes traditionnels.

III.1.3. Question de recherche

Au Maroc, l'olivier est dominé par une seule variété appelée « Picholine marocaine » qui domine les agro-écosystèmes traditionnels avec, néanmoins, une diversité variétale très localisée parfois ne dépassant pas l'échelle du village (Khadari et al., 2008). Le Maroc est une zone extrême de diffusion des variétés en provenance de l'est de la Méditerranée à travers différentes civilisations successives. Notre hypothèse de travail est la suivante : Les variétés cultivées au Maroc sont le résultat d'une sélection ancienne et vraisemblablement locale. Une approche Bayésienne est utilisée pour étudier la structure génétique de l'olivier au Maroc selon les origines géographiques et les conditions écologiques.

III.2. Résultats

III.2.2. Diversité génétique

L'utilisation des 16 locus SSR a permis de classer les 89 oliviers étudiés en 87 profils SSR. Les analyses de la diversité et la structuration génétique ont été basées sur 69 génotypes en éliminant les individus différents par 1 à 3 allèles dissimilaires. L'analyse de la diversité génétique montre une richesse allélique similaire entre les quatre zones avec un nombre total d'allèles de 110 et une moyenne de 6.41 allèles par locus. L'hétérozygotie observée est de 0,71 dans le sud-ouest et de 0,78 dans l'Atlas (Tableau 11). Chaque zone est caractérisée par des allèles spécifiques (12 pour le nord-ouest, 11 pour le nord-centre, 30 pour l'Atlas et 14 pour le sud-ouest). La diversité génétique estimée par l'hétérozygotie attendue (H_e) est élevée affichant 0,70 dans la zone de l'Atlas et le nord-centre (Tableau 11).

La comparaison deux à deux entre les 87 génotypes étudiés montre les génotypes proches qui sont distincts par 1 à 3 allèles dissimilaires et ceux clairement distincts par plus de 3 allèles dissimilaires. Les génotypes les plus éloignés diffèrent par un maximum de 36 allèles dissimilaires. La majorité des génotypes sont différenciés par plus de 8 allèles dissimilaires (Figure 32).

L'association entre la similitude génétique basée sur les marqueurs microsatellites et la similarité morphologique montre que ces individus sont originaires d'un même clone. En effet, ces oliviers présentent des caractères morphologiques identiques et le même profil génétique (ou des profils proches) liée à l'accumulation au cours du temps de la mutation *via* la multiplication végétative (voir chapitre II).

III.2.3. Différenciation génétique

Nous avons classé les 19 sites échantillonnés en quatre grandes zones géographiques en vue d'étudier la structure de la diversité des oliviers étudiés (Figure 31). La différenciation génétique chez l'olivier cultivé est de 3.7 % ($F_{st} = 0,037$). La comparaison des zones deux à deux montre des valeurs de F_{st} contrastées allant de 0,011 à 0,058 (Tableau 12). La différenciation la plus élevée est notée entre les oliviers du nord-centre et les oliviers du sud-ouest et l'Atlas ($F_{st} = 0,0582$). En revanche, les zones de l'Atlas et le sud-ouest sont génétiquement similaires avec la valeur la plus faible ($F_{st} = 0,011$). Ces résultats indiquent une différenciation spatiale faible entre les oliviers au Maroc.

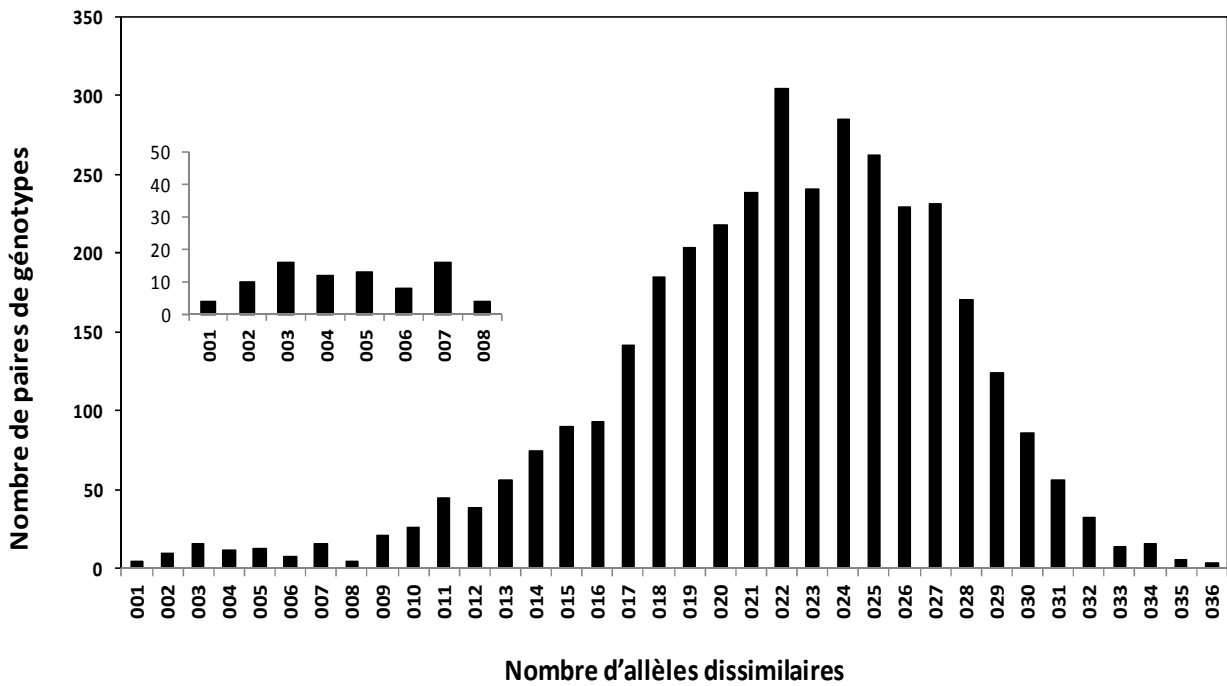


Figure 32. Distribution des relations génétiques (comparaisons des 69 génotypes deux à deux) entre variétés selon la dissimilarité allélique.

Tableaux 11. Paramètres de diversité génétique chez les oliviers cultivés (69 génotypes en éliminant les individus différents par 1 à 3 allèles dissimilaires) en fonction des quatre zones géographiques étudiées à l'aide de 16 microsatellites nucléaires.

	<i>Zone</i>	<i>N</i>	<i>G</i>	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{is}</i>
Nord	<i>Nord-ouest</i>	29	22	6.44±0.55	0,74±0,05	0,68±0,04	-0,0657ns
	<i>Nord-centre</i>	19	15	6.19±0.42	0,72±0,04	0,70±0,03	-0,0000ns
Sud	<i>Atlas</i>	28	23	7.67±0.92	0,78±0,04	0,70±0,03	-0,0909*
	<i>Sud-ouest</i>	11	09	5.31±0.49	0,71±0,48	0,66±0,03	-0,0204ns
	Total	87	69	6,41±0,32	0,74±0,02	0,68±0,01	-0,080ns

N = nombre d'individus, *G* = nombre de génotypes, *N_a* = nombre d'allèles moyen, *H_o* = hétérozygotie observée, *H_e* = hétérozygotie attendue, *F_{is}*=indice de fixation, ns : non significatif, * significatif à P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001

Tableau 12. Différenciation génétique entre les oliviers cultivés selon les quatre zones géographiques, estimée par le paramètre *F_{st}*

	nord-ouest	nord-centre	Atlas
<i>nord-centre</i>	0.0180**		
<i>Atlas</i>	0.0186**	0.0582***	
<i>Sud-ouest</i>	0.0270**	0.0582**	0.0112**

* p<5.10⁻³, ** p<10⁻⁶, *** p<10⁻⁹.

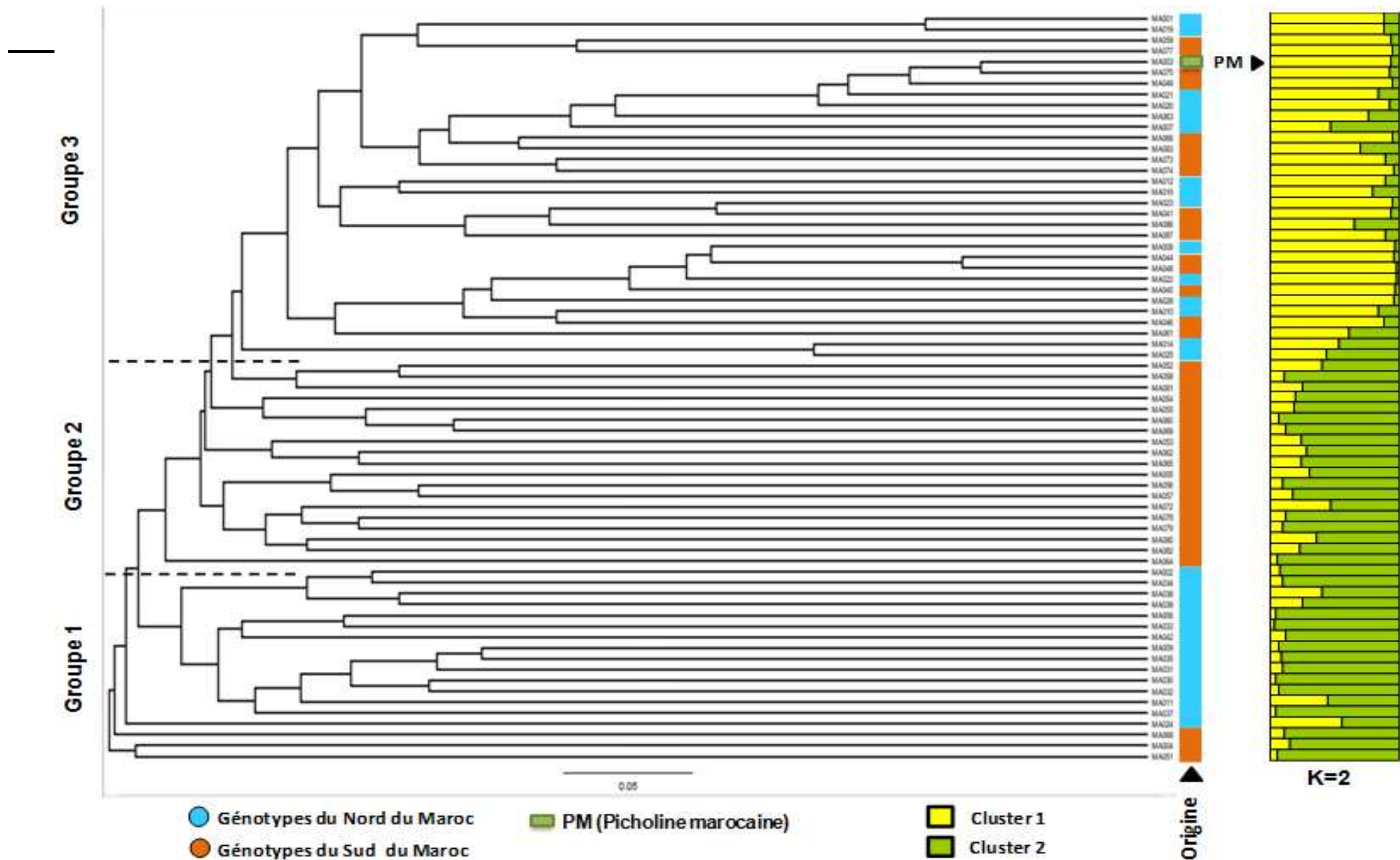


Figure 33. Relations génétiques entre les 69 génotypes d'oliviers à l'aide de 16 SSR loci basées sur l'indice de similarité de Jaccard et sur l'algorithme UPGMA selon leur origine géographique. Les taux d'assignation des génotypes aux deux groupes définis par STRUCTURE à (K=2; Figure 35) sont également présentés. La position de la variété "Picholine Marocaine" prédominante dans la majorité des agro-écosystèmes du Maroc est également indiquée.

III.2.4. Structure génétique des oliviers marocains

III.2.4.1. Analyse multivariée

Le dendrogramme construit sur la base de distance de similarité de Jaccard entre les 69 géotypes étudiés (Figure 29) montre trois principaux groupes. Les deux premiers groupes sont structurés selon l'origine géographique entre le nord et le sud et le troisième groupe comprend le géotype standard de la variété "Picholine marocaine" (PM) et des géotypes génétiquement proches de la PM originaires du nord et du sud du Maroc. Cette hypothèse a été confirmée par l'analyse basée sur la distance de similarité qui montre que les 69 géotypes identifiées sont structurés globalement en trois principaux groupes (Figure 33) : deux groupes structurés entre le nord et le sud du Maroc et un troisième groupe qui contient des individus apparentés à la Picholine Marocaine et appartiennent aux deux zones.

L'analyse factorielle de correspondance (AFC) réalisée sur les 69 géotypes est décrite par la projection de la variabilité sur les deux premiers axes (20 % de la variabilité; Figure 34). Le premier axe (10.41%) permet de distinguer partiellement les géotypes de l'Atlas et du sud-ouest de ceux du nord-centre et nord-ouest. L'axe 2 (9.21%) permet de distinguer partiellement les géotypes du nord-ouest de tous les autres oliviers. En dépit d'une différenciation génétique significative entre les quatre zones géographiques, l'analyse factorielle de correspondance (Figure 33) montre un continuum avec néanmoins une relative séparation entre l'olivier du nord-ouest et l'Atlas.

III.2.4.2. Approche bayésienne

L'analyse de la structuration par l'approche bayésienne a été réalisée à l'aide du logiciel STRUCTURE v3.2 (Pritchard *et al.*, 2000). La Figure 35 montre la distribution des taux d'assignation des 69 géotypes analysés selon leur origine géographique et les modèles examinés ($K= 2$ à $K= 4$). L'analyse statistique basée sur l'estimation des paramètres ΔK (Evanno *et al.*, 2005) et H' (CLUMPP ; Jacobson & Rosenberg, 2007) montre que la structure en 2 groupes génétiques est la plus vraisemblable (Figure 35).

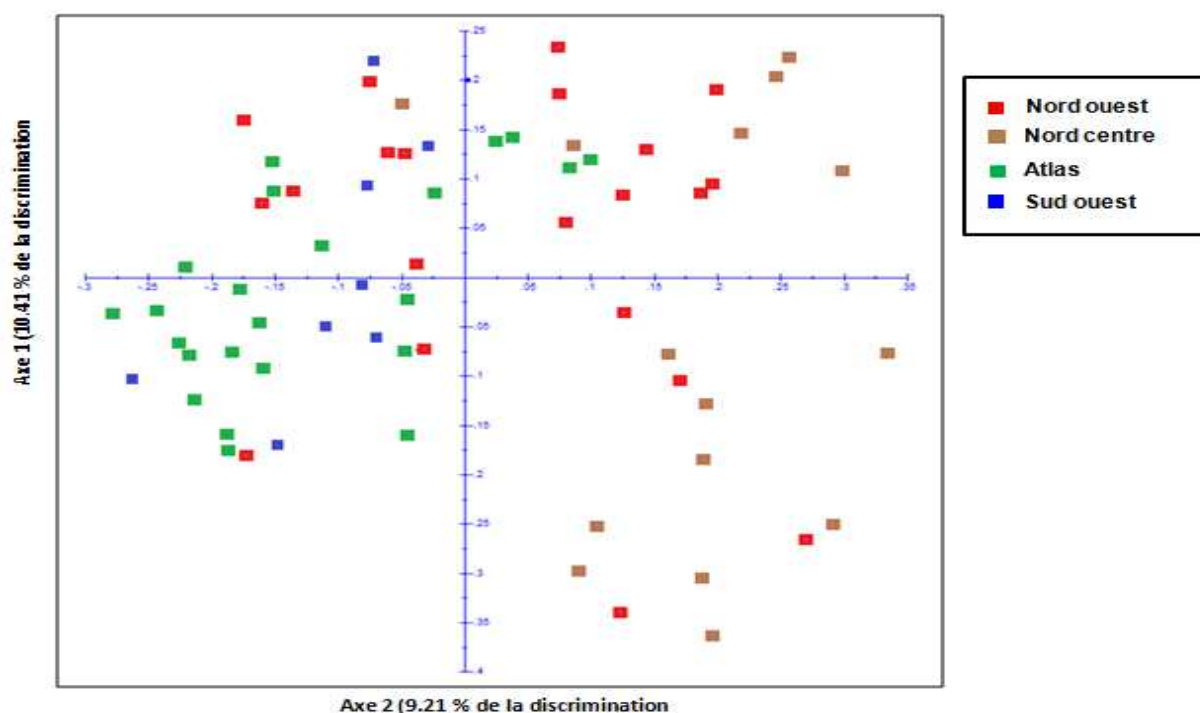


Figure 34. Analyse factorielle de correspondance (AFC) sur les deux premiers axes des 69 génotypes identifiés dans les quatre zones géographiques étudiées (le nord ouest, nord centre, Atlas et le sud ouest).

Tableau 13. Nombre et pourcentage des génotypes identifiés dans les quatre zones géographiques et assignés à 80 % aux deux groupes définis par STRUCTURE à $K=2$ (Figure 2-3).

Zone géographiques	Génotypes	Génotypes assignés	Cluster 1		Cluster 2	
			Nombre	(%)	Nombre	(%)
Nord Ouest	22	16	12	75	4	25
Nord centre	15	13	5	38.5	8	61.53
Atlas	23	15	6	40	10	66.67
Sud Ouest	9	4	2	50	2	50
Total	69	49	25	51	24	49

A $K=2$, l'analyse du taux d'assignation des génotypes à (80%) montrent que les génotypes identifiés sont assignés avec des proportions égales entre les deux groupes génétiques (25 pour le groupe 1 et 24 pour le 2, respectivement; Figure 35 et Tableau 13). Dans le nord ouest, 75 % des génotypes sont assignés au groupe 1, tandis que 61.53 % des génotypes du nord centre et 66.67 % des génotypes de l'Atlas sont assignés au groupe 2. Cette différence d'assignation entre les deux groupes n'est pas observée pour les génotypes de la zone du sud ouest. La variété "Picholine marocaine" est assignée au groupe 1 avec un taux d'assignation de 93 %. L'analyse de comparaison deux à deux de chaque groupe montre que les génotypes qui sont structurés selon l'origine géographiques (groupe 1 et 2; Figure 33) sont les plus distincts (10-36 allèles dissimilaires), alors que les génotypes du groupe 3 sont relativement les plus proches (distincts par 3 à 18 allèles dissimilaires). L'analyse par l'approche Bayésienne montre la présence probable de deux «pools» génétiques non structurés dans l'espace faisant partie d'une base génétique très étroite. Cette signature génétique conduit à nous interroger sur l'importance des lignées maternelles (ouest versus est de la Méditerranée) dans la structuration des variétés en deux pools génétiques.

III.2.5. Polymorphisme chloroplastique chez les oliviers cultivés au Maroc

L'utilisation de la combinaison de trois marqueurs chloroplastiques de type insertion/délétion *psbK-trnS-polyT-A*, *trnS-Gindel-1* et *trnS-G-indel-2* (Besnard et al. 2003; Tableau 10) a permis d'identifier les trois lignées maternelles principales (E1, E2 et E3; Besnard et al. 2007; 2011). La Figure 36 montre la distribution de ces trois lignées au sein des 69 génotypes identifiés dans les quatre zones géographiques. Cette analyse montre une prédominance de la lignée maternelle de l'est méditerranéen E1 (82.5%) par rapport aux lignées maternelles de l'ouest Méditerranéen E2 et E3 (10% et 7.5%, respectivement; Figure 36). L'analyse du polymorphisme chloroplastique montre que toutes les variétés qui portent la lignée maternelle de l'ouest (E2 et E3) se positionnent parmi les variétés qui sont assignées au cluster 2 (couleur jaune; plus de 83 %); sauf trois variétés (avec la lignée maternelle E2) et qui correspondent à des hybrides entre les deux pools génétiques.

Ces résultats montrent également qu'il n'y a pas de concordance entre le polymorphisme chloroplastique et la structure de la diversité génétique révélée par l'utilisation des 16 marqueurs microsatellites nucléaires. En effet, la distribution des lignées maternelles est similaire entre les quatre zones géographiques.

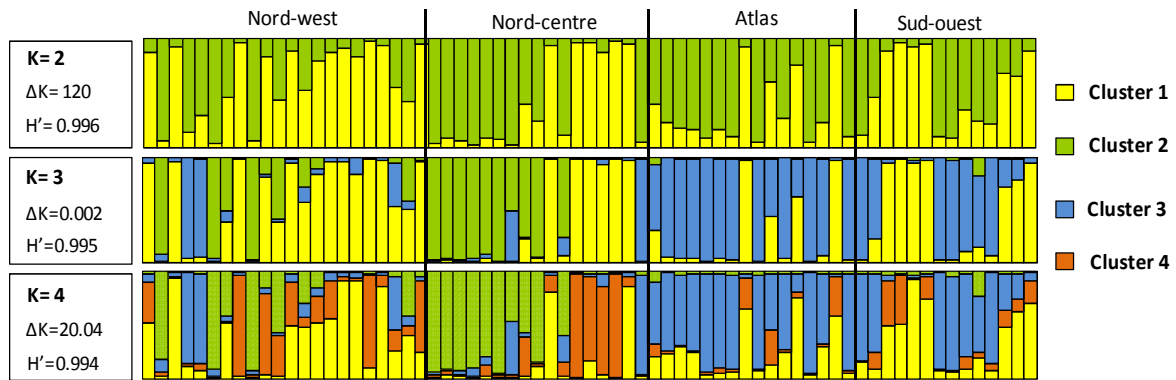


Figure 35. Distribution des taux d'assignation des 69 génotypes selon leur origine géographique et le modèle considéré ($K= 2$ à $K= 4$). Chaque génotype est représenté par une ligne verticale avec une ou plusieurs couleurs selon l'importance d'assignation aux groupes définis.

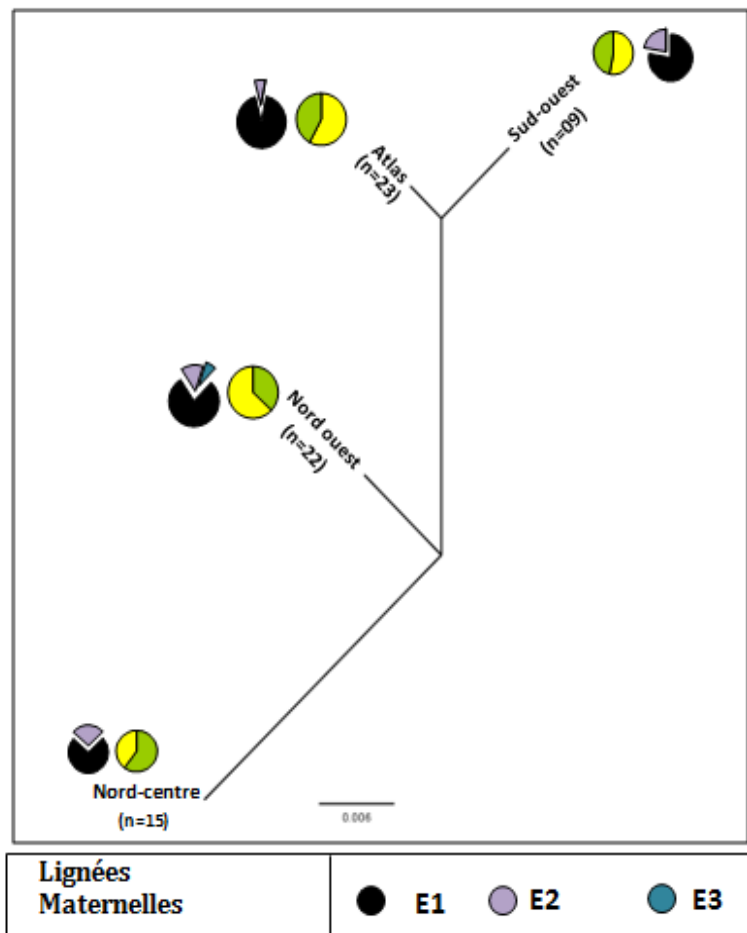


Figure 36. Relations génétiques entre les 4 zones d'oliviers cultivés basées sur les F_{st} calculés deux à deux en utilisant l'algorithme Neighbour-Joining. Les couleurs correspondent aux groupes génétiques définis par l'analyse de STRUCTURE à ($K=2$; Figure 35) et la distribution des trois lignées maternelles (E1, E2, E3) entre les quatre zones géographiques.

III.3. Discussion

Dans cette première partie, j'ai étudié la structuration de la diversité des oliviers échantillonnés dans les agro-écosystèmes marocains. Cette étude montre une diversité génétique importante attestée par le niveau d'hétérozygotie ($H_e = 0.685$) et par le fait que la majorité des génotypes sont distincts par plus de 8 allèles dissimilaires (Figure 32). Ce constat est fait sans pour autant négliger la dominance de la « *Picholine marocaine* », déjà montrée dans ma thèse (voir chapitre II, El Bakkali et al, 2013; Annexe III) et les travaux antérieurs (Ouazzani et al., 1996; Khadari et al., 2008). Cette étude montre également la présence des individus correspondant à des clones avec vraisemblablement des variations somatiques accumulées au cours du temps. Ces variations ont pu conduire à une certaine diversification génotypique et phénotypique suggérant une culture ancienne de ces variétés traditionnelles (Khadari et al., 2008).

Par ailleurs, les travaux de Khadari et al. (2008) ont montré une localité des variétés attestée par une structuration spatiale entre les quatre zones oléicoles. Nos résultats basés sur des approches classiques et bayésienne ont montré une différenciation génétique relativement faible chez les oliviers échantillonnés dans des agro-écosystèmes traditionnels. Une telle signature génétique pourrait être expliquée par la proximité génétique entre des génotypes appartenant à des origines géographiques différentes. Ceci implique des phénomènes de diffusion de certaines variétés ou de ses clones.

Dans les analyses de la structure de la diversité génétique, nous avons éliminé les génotypes proches (distincts par seulement 1 à 3 allèles dissimilaires) qui résultent probablement de la variation somaclonale. Ainsi, nous avons limité l'analyse à 69 génotypes parmi 87 profils SSR préalablement identifiés. La proximité génétique pourrait être expliquée aussi par les flux de gènes dans des agro-écosystèmes traditionnels caractérisés par la prédominance de la « *Picholine marocaine* » dans toutes les zones géographiques étudiées. Ce processus de diversification est attesté par nos observations ethnobiologiques mettent en évidence l'importance de la sélection de génotypes *via* la reproduction sexuée dans les processus de diversification variétale.

L'analyse de la structuration par l'approche bayésienne (Figure 35) indique la présence de deux pools génétiques chez l'olivier au Maroc sans une structuration spatiale évidente. Ces deux « pools » génétiques partagent une base génétique étroite, ce qui conduit à nous interroger sur leurs origines en termes de lignées maternelles. Nous constatons une

distribution similaire des lignées maternelles entre les quatre zones géographiques avec une dominance de la lignée maternelle de l'est E1 (82%). Toutefois, les variétés qui portent les lignées maternelles caractéristiques des oléastres de l'ouest méditerranéen sont assignées à l'un des groupes génétiques définies par STRUCTURE (Cluster 2; Figure 35) à l'exception de trois variétés qui portent la lignée maternelle E2 et qui sont hybrides entre les deux pools génétiques. Ces résultats suggèrent que les variétés appartenant au groupe génétique (cluster 2) sont issues d'une domestication ancienne et locale. Toutefois, on ne peut pas inférer les origines des oliviers échantillonnés dans les agro-écosystèmes traditionnels, en particulier, ceux qui portent la lignée maternelle de l'est (soient 82 %). En effet, nous n'avons pas d'arguments clairs permettant de rejeter l'hypothèse d'une origine allochtone de ces variétés en dépit d'une sélection ancienne présumée (Khadari et al., 2008).

Pour déterminer l'origine des variétés marocaines avec une lignée maternelle de l'est de la Méditerranée, il convient de comparer cette diversité génétique à celle observée chez les variétés méditerranéennes en collection mondiale OWGB Marrakech. Avant de positionner les ressources génétiques marocaines par rapport aux oliviers méditerranéens de la collection OWGB Marrakech, je présente l'étude sur la caractérisation de cette collection en vue d'examiner la structure de la diversité de l'olivier cultivé à l'échelle de la Méditerranée.

IV. Caractérisation génétique de la collection variétale mondiale OWGB Marrakech.

IV.1. Caractérisation des accessions de la collection OWGB Marrakech

Les résultats présentés et discutés dans cette partie s'appuient sur l'article en annexe 1. L'étude a été réalisée sur 561 accessions maintenues dans la collection variétale mondiale de l'olivier installée au domaine expérimental de Tessaout INRA Marrakech (OWGB Marrakech). Ces accessions appartiennent à 14 pays oléicoles qui sont : Algérie (43 accessions), Chypres (28), Croatie (16), Egypte (19), Espagne (89), France (12), Grèce (13), Italie (167), Liban (16), Maroc (40), Portugal (14), Slovénie (9), Syrie (71) et Tunisie (24) (Tableau 1; Annexe 1).

L'étude a été réalisée à l'aide de 12 marqueurs microsatellites nucléaires et 3 marqueurs chloroplastiques. L'analyse à l'aide des 12 marqueurs microsatellites (Tableau 2 ; Annexe 1) a permis d'identifier 505 génotypes (profils SSR) basés sur la détection de 210 allèles. Le

nombre d'allèles détecté par locus varie entre 8 allèles pour le locus DCA15 à 30 pour le locus DCA4. L'hétérozygotie observée (H_o) varie de 0,49 pour le locus DCA05 à 0,93 pour le locus DCA09, avec une moyenne de 0,76. La plus forte valeur de probabilité d'identité (PI qui correspond à la probabilité de tirer aléatoirement un échantillon de deux oliviers ayant le même génotype) est notée pour le locus DCA05 (0,273) et la plus faible est observée pour le locus DCA03 (0,025 ; Tableau 2; Annexe 1). Cette probabilité d'identité devient extrêmement faible en prenant en compte l'ensemble des loci SSR ($PI = 2.55 \cdot 10^{-14}$; annexe 1).

Le nombre de génotypes identifiés par locus varie de 14 à 95, avec une moyenne de 50 génotypes par locus. Nous avons testé plusieurs combinaisons de marqueurs selon leur pouvoir de discrimination en vue de sélectionner les marqueurs pertinents pour l'identification variétale de l'olivier. Parmi les 12 loci utilisés, six marqueurs font partie de la liste consensus des marqueurs les plus pertinents pour l'identification variétale de l'olivier, proposée par Baldoni et al. (2009). Ces six marqueurs permettent de discriminer 90 % des accessions de la collection (Tableau S1; Annexe1).

Parmi les 505 génotypes identifiés, 26 cas de synonymie ont été détectés impliquant 82 accessions (Table 3). Par exemple, des accessions sont classées sous le même profil moléculaire et proviennent du même pays : "PM4 5116", "PM3 5112", "ZDH1", "ZDH3", "ZDH7", "Zsb10" et "ZZ1" au Maroc ; "Humaissi", "Adgam" et "Souri" en Syrie. Ces cas peuvent résulter de variations phénotypiques et/ou linguistiques qui se transmettent à travers les générations. Par ailleurs, nous notons des accessions classées sous le même profil moléculaire mais originaires de différents pays (par exemple : "Zmj1" au Maroc et "Zabarka" en Croatie). Ces cas sont probablement liés aux processus de diffusion du matériel végétal à travers les différentes civilisations méditerranéennes. Ces résultats n'excluent pas la présence de cas d'erreurs de dénominations notées à plusieurs reprises par les gestionnaires des collections *ex-situ*.

La comparaison deux à deux entre les 505 génotypes a permis de détecter seulement 366 paires parmi 127.260 comparaisons (0.28 %) qui correspondent à la proportion des génotypes parmi les plus proches avec 1 à 7 allèles dissimilaires ; alors que le reste des génotypes se distinguent par 8 à 44 allèles dissimilaires.

IV.2. Structure génétique de l'olivier cultivé méditerranéen

La structure des 505 génotypes à l'aide des 12 locus SSR en utilisant une approche bayésienne (Pritchard et al., 2000) a été examinée sous le modèle $K=2$ à $K=6$ (Figure 1; Annexe). L'analyse des paramètres de ΔK (Evanno et al., 2005) et H' (Jacobson et Rosenberg) indique que le modèle $K=3$, permettant de définir 3 pools génétiques chez l'olivier, est le modèle le plus probable (Figure 1; Annexe 1). Ces pools génétiques sont : (i) le "pool" de l'ouest de la Méditerranée ; (ii) le "pool" du centre et (iii) le "pool" de l'est. Ils sont définis sur la base de la structure génétique mise en évidence par le programme STRUCTURE mais également selon les provenances géographiques des variétés. La plupart des génotypes des groupes de l'est et de l'ouest de la Méditerranée (85% et 72% respectivement) sont assignés à leurs "pools" génétiques avec une proportion de plus de ($Q > 80\%$), alors que la majorité des individus du centre sont hybrides entre les variétés de l'ouest et l'est (Figure 2, Tableau 3 : Annexe 1).

L'analyse factorielle par correspondance des variétés de la collection OWGB permet de distinguer les groupes est et ouest de la méditerranée tels qu'ils sont définis par l'approche bayésienne. Le groupe du centre occupe une position intermédiaire, ce qui confirme les résultats de l'analyse à l'aide du programme STRUCTURE et leur statut hybride (Figure 3; Annexe 1).

IV.3. Polymorphisme de l'ADN chloroplastique au sein des oliviers cultivé méditerranéen

Dans une première étude (voir article en Annexe 1), la collection OWGB a été analysée à l'aide de trois marqueurs de l'ADN chloroplastique (*psbK-trnS-polyT-A*, *trnS-Gindel-1* et *trnS-G-indel-2*; Besnard et al., 2003) en vue d'identifier les trois principales lignées cytoplasmiques (E1, E2 et E3 ; Besnard et al., 2007). Dans une deuxième étude (El Bakkali et al., 2013), cette collection a été analysée à l'aide des marqueurs de l'ADN chloroplastique récemment développés par Besnard et al., (2011) en vue d'identifier les variants au sein de chacune des trois principales lignées.

Cette étude a permis de détecter 12 haplotypes (6 haplotypes au sein de la lignée E1, 3 dans E2 et 3 dans E3). L'haplotype E1.1 correspond à l'haplotype le plus dominant au sein de l'olivier cultivé (82.3 % ; Figure 37). Les haplotypes E1.2, E1.3 et E2.1 sont observés avec une fréquence supérieure à 7, 2 et 2%, respectivement. Les autres haplotypes sont considérés

rare car ils ont été détectés trois fois pour E2.2, E3.2 et E3.3 et une seule fois pour E1.10, E1.12, E2.3 et L1.1. Un résultat particulièrement intéressant est noté pour l'accession appelée Doukar originaire de la Tunisie qui est caractérisée par une lignée maternelle non méditerranéenne L1.1 (Besnard et al., 2011; en préparation). Ces résultats confirment les travaux antérieurs en montrant que la majorité des variétés portent la lignée maternelle de l'est méditerranéen E1 (471 accessions soient 93.82 % de la collection OWGB) ; alors que seulement 3.18% et 2.99% de la collection OWGB portent les lignées maternelles de l'ouest méditerranéen E2 et E3, respectivement.

IV.4. Les variétés méditerranéennes en collection OWGB Marrakech représentent-elles la diversité de l'olivier cultivé en Méditerranée ?

La comparaison du niveau de richesse allélique entre la collection WOGB Marrakech et les variétés méditerranéennes étudiées par Sarri et al., (2006) estimée à l'aide du logiciel ADZE (Szpiech et al., 2008) ne montre aucune différence significative (Tableau S2; Annexe 1). Des résultats similaires sont obtenus en comparant la collection OWGB Marrakech et les oléastres méditerranéens (Breton et al., 2006) sur la base de huit locus en commun (Tableau S2; Annexe 1). Par ailleurs, nous avons noté un niveau d'hétérozygotie plus élevée ($H_o=0.76$) par rapport à la diversité des oléastres méditerranéens ($H_o = 0,67$; Breton et al., 2006). Enfin, nous avons montré que l'olivier cultivé méditerranéen est structuré en trois principales "pools" génétiques liées aux trois zones géographiques : l'ouest, le centre et l'est méditerranéens. Baldoni et al., (2009) et Sarri et al., (2006) ont obtenu une structure génétique similaire. Par conséquent, nous pouvons conclure que la diversité génétique observée dans la collection OWGB Marrakech est similaire à la diversité de l'olivier méditerranéen. Sur la base de cette diversité génétique de la collection OWGB Marrakech et de sa structure, nous pouvons positionner les ressources génétiques marocaines par rapport à la diversité cultivée méditerranéenne et déterminer les origines des variétés avec une lignée maternelle de l'est de la Méditerranée.

V. Positionnement des oliviers marocains in situ par rapport à la collection Mondiale OWGB Marrakech

Les résultats présentés dans cette étude s'appuient sur l'analyse de 87 oliviers cultivés échantillonnés dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains et 555 accessions issues de la collection (OWGB Marrakech; Tableau 14) à l'aide de 16 marqueurs microsatellites nucléaires et 3 marqueurs chloroplastiques (Tableau 16).

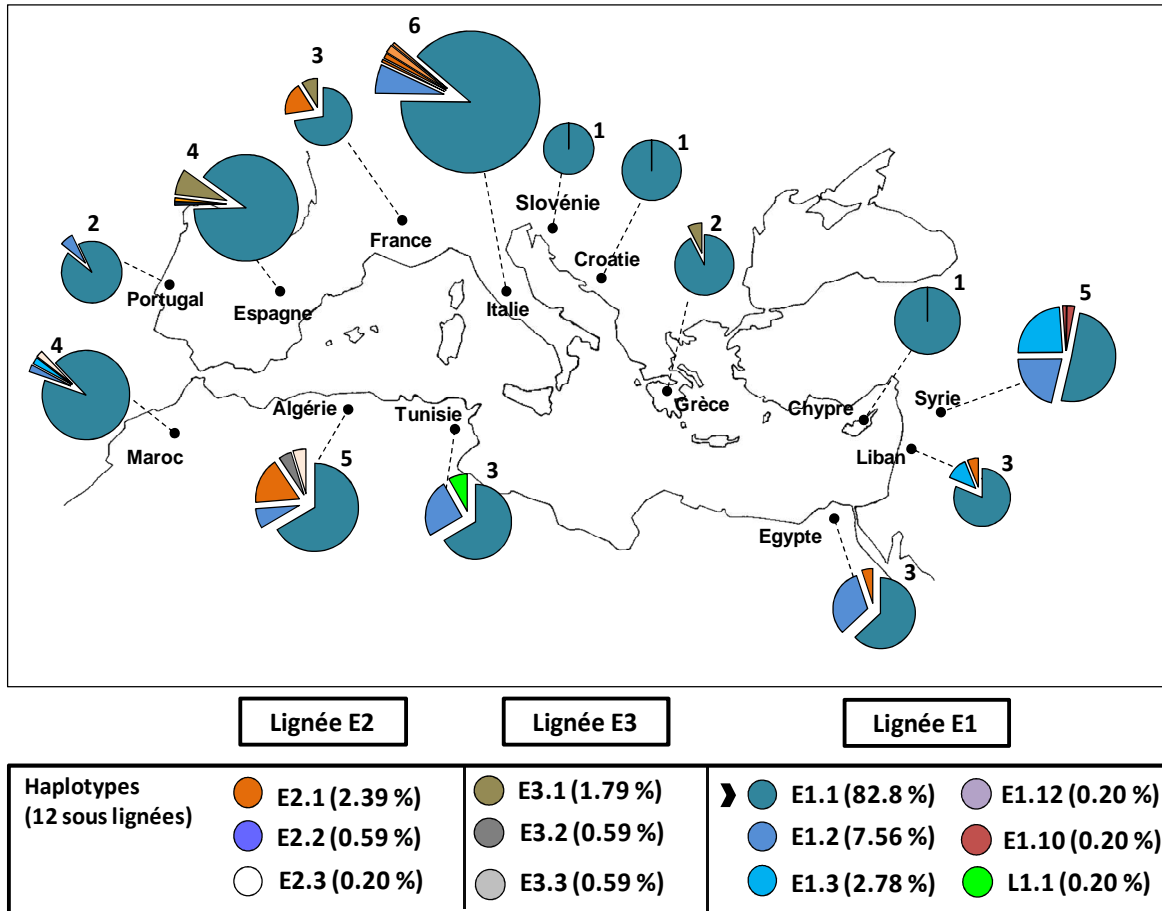


Figure 37. Distribution des haplotypes chloroplastiques au sein des 502 accessions selon leur l'origine géographique. Le nombre des haplotypes identifiés est indiqué pour les accessions de chaque pays. L'analyse du polymorphisme chloroplastique a permis de détecter 12 haplotypes dont un seul E1.1 caractérise 82.8% des variétés en collection OWGB Marrakech.

V.1. Résultats**V.1.1. Diversité génétique**

Sur la base des données de 16 loci microsatellites, l'analyse des 642 oliviers cultivés a permis d'identifier 604 profils SSR distincts. Le nombre total d'allèles détectés est de 179 chez les oliviers marocains et de 251 allèles au sein de la collection OWGB Marrakech. Le nombre d'allèles par locus varie de 5 à 22 avec une moyenne de 11.19 pour les oliviers marocains et de 5 à 33 avec une moyenne de 15.86 pour la collection mondiale OWGB Marrakech.

La comparaison entre les oliviers marocains et les «pools» génétiques de l'olivier méditerranéen ne montre pas de différences significatives concernant les niveaux de diversité génétique attestés par l'estimation de l'hétérozygotie attendue (H_e) et la richesse allélique (A_r ; Tableau 2-8; Tableau 2-9). Cette différence devient significative lorsque les oliviers marocains sont comparés au pool du centre qui est plus diversifié (Figure 30; Tableau 2-8; Tableau 2-10). Ces résultats suggèrent que les oliviers marocains échantillonnés dans les agroécosystèmes traditionnels, représentent une diversité génétique importante qui peut être similaire à la diversité des oliviers des «pools» génétiques ouest et est méditerranéens.

V.1.2. Relations génétiques entre les oliviers marocains et les accessions de la collection

La comparaison deux à deux (Figure 2-7) entre les génotypes identifiés nous a permis de distinguer les génotypes proches distincts par 1 à 3 allèles dissimilaires et les génotypes éloignés (distincts par 4 à 55 allèles dissimilaires). Pour l'ensemble des paires distincts seulement par 1 à 3 allèles dissimilaires, nous avons éliminé un des deux génotypes considérés comme variant somaclonal, en retenant 1 seul individu lorsqu'ils sont issus du même pays ou d'une même origine géographique et en éliminant les deux génotypes proches lorsqu'ils appartiennent à des origines géographiques ou pays différents. Au final, nous avons retenu 541 génotypes clairement distincts (de 4 à 55 allèles dissimilaires) parmi les 604 profils SSR préalablement identifiés. Ensuite, nous avons testé l'effet de la présence des génotypes proches considérés comme variantes somaclonales sur la structure génétique de l'olivier méditerranéen en comparant les résultats d'analyses à l'aide du programme STRUCTURE obtenus d'une part, sur la base de l'ensemble des 604 profils SSR et d'autre part, sur la base des 541 génotypes bien distincts. La structure génétique est la même qu'elle soit basée sur la totalité des génotypes ou seulement sur les 541 génotypes sans les présumés variants somaclonaux (Figure 2-8).

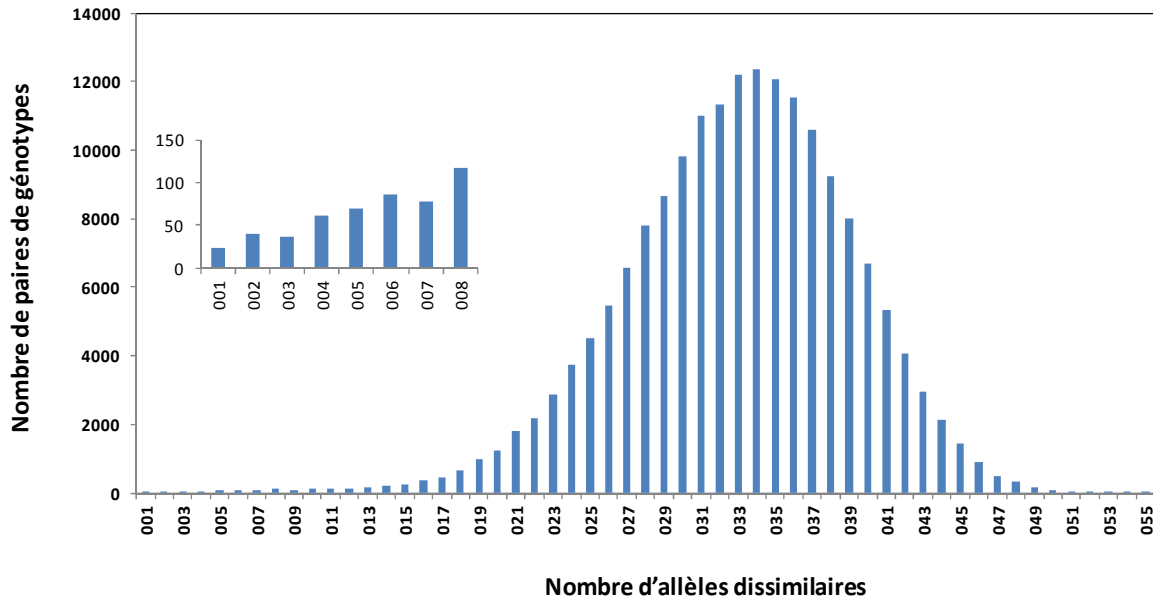


Figure 38. Distribution des fréquences de dissimilarité génétique pour l'ensemble des 604 génotypes pris deux à deux.

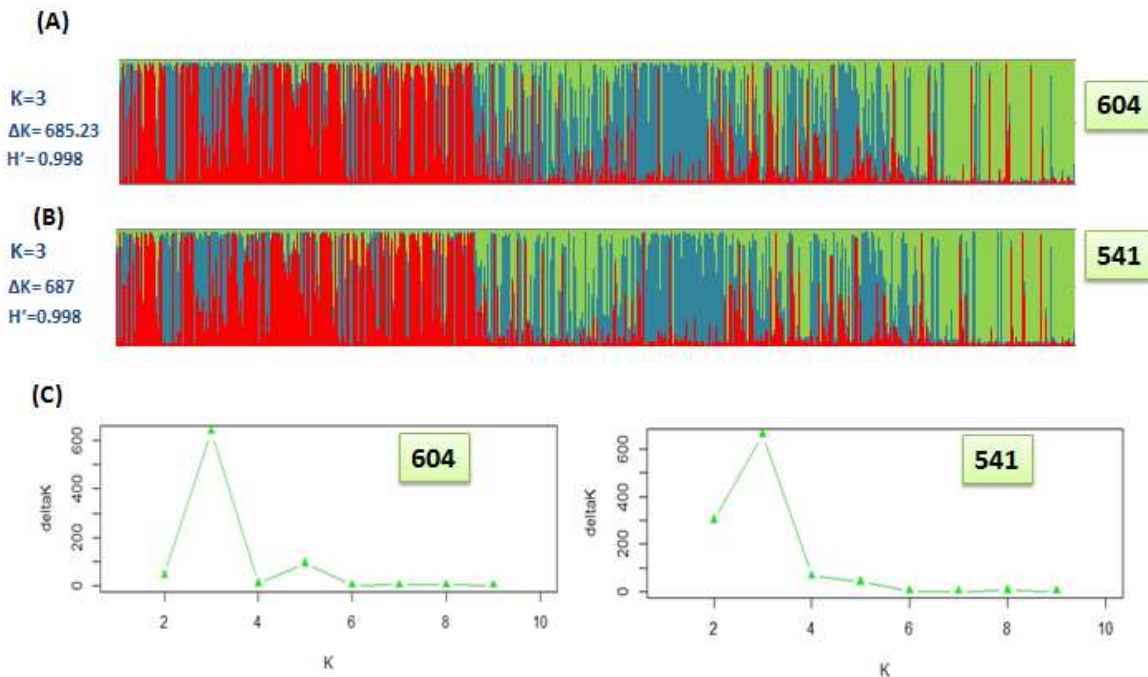


Figure 39. Comparaison de la structuration génétique obtenue par l'approche bayésienne : (A) sur les 604 oliviers, (B) sur les 541 oliviers (après élimination des individus proches ne se distinguant que par 1-3 allèle dissimilaire). (C) stabilité de la structure pour les deux séries de données à l'aide du paramètre ΔK d'Evanno et al. (2005).

Tableau 14. Localité, nombre d'échantillons, profils multi-locus SSR et lignées maternelles détectées au sein des accessions d'oliviers étudiées

Origine géographique	Pays	Arbre ou accessions	Génotypes	Chlorotypes ¹	Localité ou Collection
1. Ouest	Maroc	29	26	17E1, 5 E3, 4 E2	Nord ouest ²
	Maroc	19	13	8E1, 4E3, 1E2	Nord centre
	Maroc	28	25	22E1, 3E2	Atlas
	Maroc	11	6	4E1, 2 E2	Sud ouest
	Maroc	40	38	E1, 1 E2	OWGB
	Portugal	14	14	13 E1	OWGB ³
	Espagne	89	87	80E1, 6 E2, 3 E3	OWGB
2. Centre	Algérie	43	40	32 E1, 8 E3	OWGB
	France	13	13	9E1, 1E2, 2 E3,	OWGB
	Italie	170	160	152E1, 1E3, 2E2	OWGB
	Slovenia	9	9	9 E1	OWGB
	Grèce	13	12	10E1, 1E3, 1E2	OWGB
3. Est	Egypte	19	19	19 E1	OWGB
	Liban	16	13	13 E1	OWGB
	Chypre	28	23	23 E1	OWGB
	Syrie	71	47	47 E1	OWGB

¹Nombre d'individus classés selon les trois lignées maternelles définies par Besnard *et al.*, (2007) : E1 de l'est méditerranéen ; E2 et E3 de l'ouest méditerranéen

² échantillonné *in situ*

³ issu de la collection internationale implantée à l'INRA Marrakech.

Tableau 15. Comparaison des paramètres de diversité entre les oliviers marocains « *in situ* » et les pools génétiques

Origine	N	N_a^*	He	F_{is}^*	A_{r1}	N_{ass}	A_{r2}
Maroc <i>in situ</i>	86	11.19±1.38	0.702±0.032	-0.073***	9.79	41	4.62
Groupe ouest	139	10.438±1.23	0.675±0.038	-0.174***	8.01	89	4.43
Groupe centre	275	13.563±1.563	0.731±0.029	-0.086***	8.73	145	6.39
Groupe est	104	9.875±0.957	0.697±0.038	-0.033***	8.41	62	5.92

*N : nombre d'individus ou accessions, N_a : nombre moyen d'allèles par locus, He : hétérozygotie attendue;

F_{is} : indice de fixation. le paramètre F_{is} a été testé à * $P < 10^{-3}$, ** $P < 10^{-4}$, et *** $P < 10^{-5}$.

N_{ass} : nombre de génotypes assignés parmi les trois pools génétiques (ouest, centre et est).

A_{r1} : richesse allélique estimée pour une valeur ($G = 86$) à l'aide du logiciel ADZE (Szpiech et al. 2008).

A_{r2} : richesse allélique estimée pour une valeur ($G = 41$) pour les génotypes assignés au "pools" génétiques définies par STRUCTURE à $Q = 80\%$ ($K = 2$; Figure 33).

Tableau 16. Résultats du test statistique sur les différences de richesse allélique (deux à deux) entre les oliviers marocains et les trois pools génétiques définies par STRUCTURE (Figure 33). Richesse allélique estimée pour une valeur ($G = 87$).

Groupes	Maroc in situ	Ouest	Centre
Ouest	0.2662		
Centre	0.6109	0.5591	
Est	0.4178	0.5019	0.9249

Tableau 17. Résultats du test statistique sur les différences de richesse allélique (deux à deux) entre les oliviers marocains et les trois « pools » génétiques définies par STRUCTURE (Figure 33) et en se basant sur l'assignation des individus à ($Q = 80\%$). La richesse allélique est estimée pour une valeur ($G = 41$).

Groupes	Maroc in situ	Ouest	Centre
Ouest	0.7203		
Centre	0.0034**	0.0030**	
Est	0.1366	0.1011	0.6376

V.1.3. Structuration de la diversité des oliviers marocains par rapport à la collection Méditerranéenne OWGB Marrakech

V.1.3.1. Analyse factorielle de correspondance (AFC)

L'analyse factorielle de correspondance (AFC) réalisée sur les 604 profils SSR identifiés est décrite par la projection de la variabilité sur les deux premiers axes (4.85 % de la variabilité; Figure 40). Dans cette analyse, nous avons étudié la proximité génétique entre les oliviers cultivés au Maroc et les accessions de la collection OWGB Marrakech selon les trois « pools » génétiques définis préalablement par l'approche bayésienne (Figure 2: Annexe 1). Le premier axe (2.62 %) permet de distinguer les oliviers marocains, les accessions de l'ouest et du centre de celles de l'est méditerranéen. Le deuxième axe (2.23%) permet de distinguer partiellement entre les oliviers marocains et les accessions de l'ouest par rapport à celles du centre et de l'est méditerranéen. Cette analyse montre une structure génétique définie globalement selon l'origine géographique des accessions. A l'exception de quelques oliviers qui sont classés au sein du pool génétique du centre, tous les autres oliviers échantillonnés dans les agro-écosystèmes traditionnels marocains sont apparentés au pool de l'ouest de la Méditerranée (Figure 40). Par ailleurs, malgré la dominance de la lignée maternelle de l'est de la Méditerranée E1 chez les oliviers marocains (82 %; Figure 37), aucun individu n'est apparenté au pool de l'est. Au-delà des ressources génétiques marocaines, nous avons noté que des accessions originaires de l'est (comme : la variété *Souri et Stanbouli originaires de la Syrie*, *Sebhawy* de l'Égypte, *Alethrico* de Chypre, *Baladi-Roumani* du Liban) sont apparentés aux pools génétiques de l'ouest et du centre de la Méditerranée. Ces accessions pourraient résulter d'une diffusion ancienne, d'introductions récentes ou parfois d'erreurs de dénominations; problèmes récurrents dans la gestion des collections *ex-situ* (Banillas et al., 2003).

Nos résultats suggèrent que les oliviers marocains sont d'origine locale appartenant au pool génétique de l'ouest de la Méditerranée. A ce stade des connaissances, l'hypothèse d'une introgression des variétés de l'est par les populations génétiques locales à l'ouest, semble la plus plausible pour expliquer les origines des variétés marocaines et de celles cultivées à l'extrême ouest de la Méditerranée (Espagne, Maroc et Portugal).

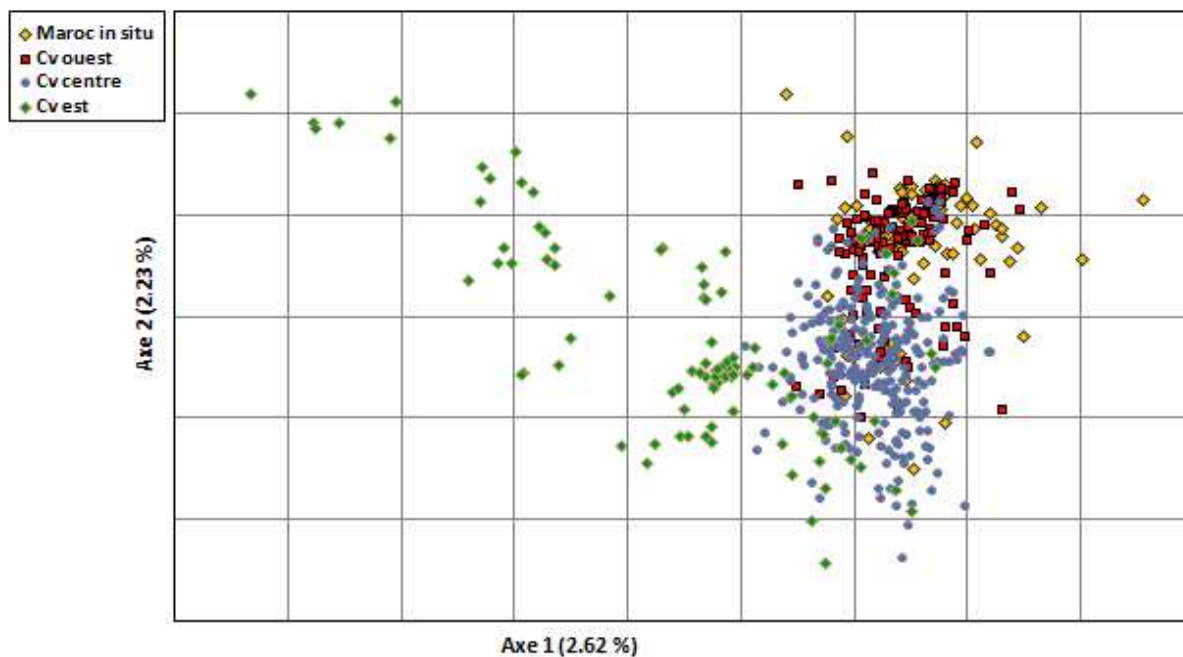


Figure 40. Relations génétiques entre les oliviers marocains et les accessions de la collection OWGB Marrakech (classées en 3 "pools" génétiques : ouest, centre et est de la Méditerranée) en utilisant une analyse factorielle de correspondance à l'aide des 16 loci SSR.

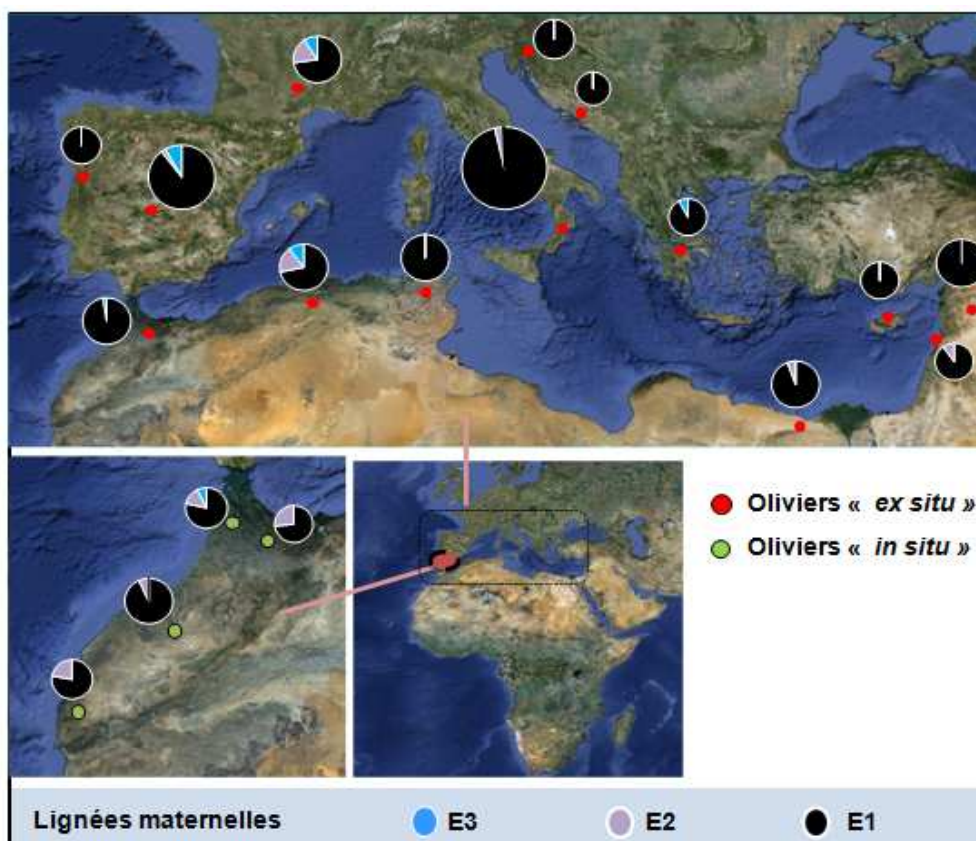


Figure 41. Distribution des lignées maternelles au sein des oliviers cultivés marocains (*in-situ*) par rapport aux accessions méditerranéennes «*ex-situ*». E1 : lignée maternelle de l'est, E2 et E3 : lignées maternelles de l'ouest de la Méditerranée

V.1.3.2. Approche Bayésienne

La structure génétique des 604 oliviers méditerranéens a été examinée sous le modèle de $K=2$ à $K=6$ (Figure 2-10) en utilisant une approche bayésienne (modèle avec introgression) implémentée dans le logiciel STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Sous le modèle $K = 2$, la plupart des oliviers marocains «*in situ*» et «*ex situ*», les accessions du Portugal et celles de l'Espagne se distinguent nettement des autres variétés de la collection OWGB Marrakech. A $K = 3$, les accessions originaires des pays : France, Algérie, Tunisie, Italie, Slovénie, Croatie et Grèce, et certains oliviers marocains sont classés dans le groupe du centre de la Méditerranée qui se distingue de l'est (accessions originaires de l'Égypte, du Chypre, du Liban et de la Syrie). La plupart des accessions de ce groupe centre correspondent à des hybrides entre les "pools" est et ouest de la Méditerranée. A partir du modèle $K=4$ à $K=6$, la structure génétique définie en trois "pools" (est, centre et ouest de la méditerranée) est conservée (Figure 43). En se basant sur les paramètres statistiques ΔK (Evanno et al., 2005) et H' (Rosenberg et al., 2007), $K = 3$ est le modèle le plus probable pour décrire la structure génétique de l'olivier Méditerranéen montrant l'existence des trois "pools" génétiques décrits ci-dessus.

Les variétés classées dans le groupe de l'est sont pour la plupart assignées (à $Q \geq 80\%$) à leur "pools" génétiques (82 parmi 104 accessions soient 78.8%). En revanche, seulement 124 parmi 139 accessions du groupe ouest (soient 55 %) sont assignées (à $Q \geq 80\%$) et seulement 109 parmi 275 accessions du "pool" génétique du centre de la Méditerranée (soient 40 %) sont assignées (à $Q \geq 80\%$). Ces résultats montrent l'importance des origines hybrides dans les variétés de l'ouest et du centre. Les oliviers marocains échantillonnés *in-situ* dans les agro-écosystèmes traditionnels sont classés dans les groupes ouest et centre de la Méditerranée (Figures 42 et 43). Les mêmes résultats ont été obtenus sur la base de l'analyse factorielle de correspondance (AFC; Figure 40), montrant que ces oliviers ne sont pas apparentés aux oliviers du "pool" génétique de l'est. En effet, l'approche bayésienne montre que la proportion du génome nucléaire du "pool" génétique de l'est chez les oliviers marocains, y compris ceux avec la lignée maternelle de l'est E1, ne dépasse pas 20% (Figure 43).

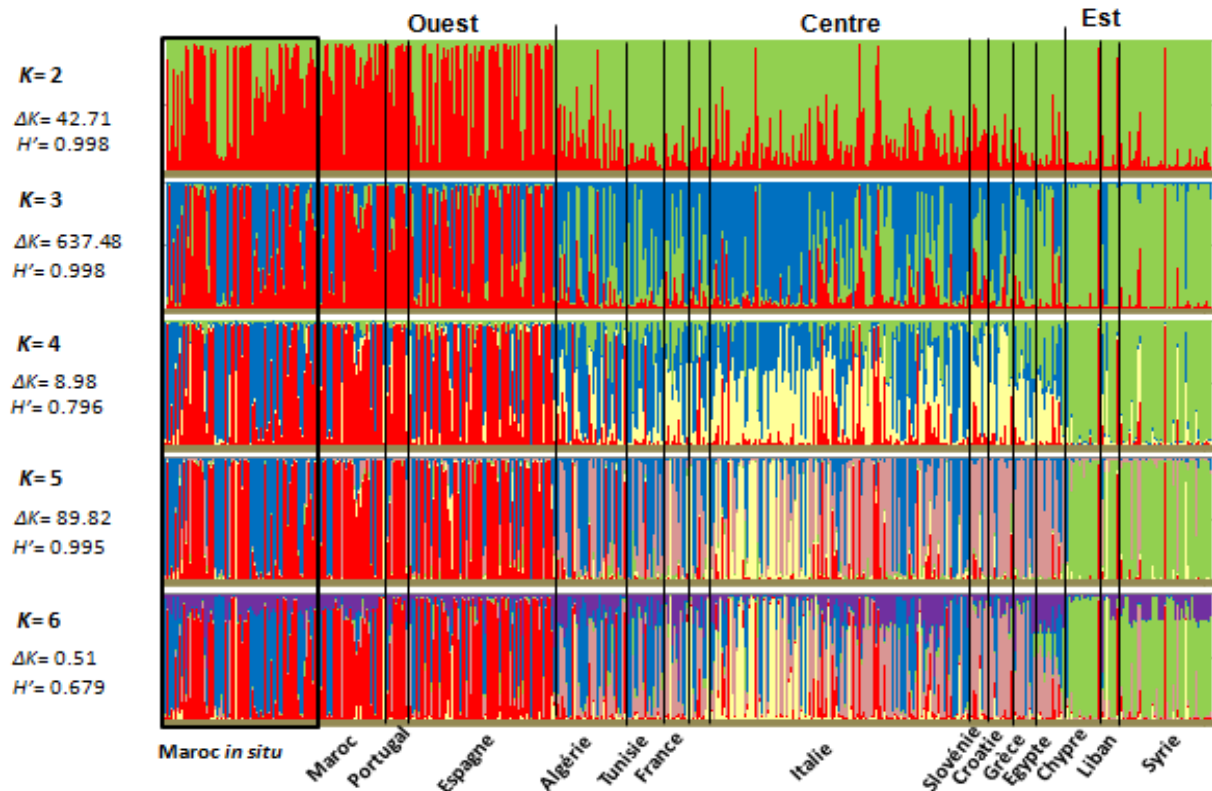


Figure 42. Distribution des taux d'assignation des 604 oliviers méditerranéens selon leur origine géographique parmi les groupes K définis ($K=2$ à $K=6$). Les indices H' CLUMPP (Jacobson et Rosenberg 2007) représente les coefficients de similarité entre les répétitions de chaque valeur de K et ΔK mesure l'indice de stabilité d'Evanno et al., (2005).

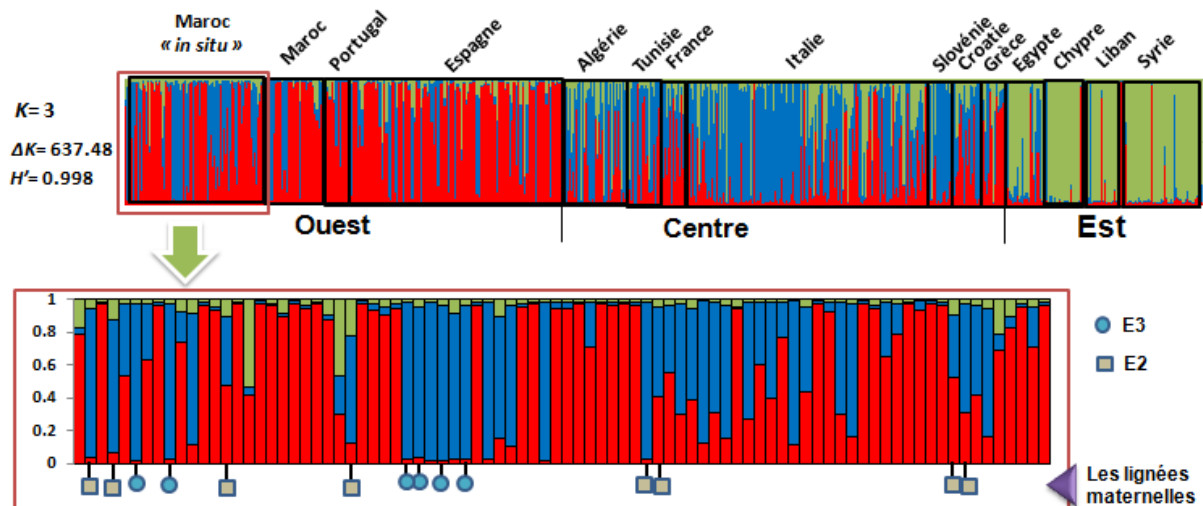


Figure 43. Distribution des taux d'assignation des oliviers marocains (*in situ*) par rapport aux accessions de la collection (OWGB Marrakech). Les trois pools génétiques définis par l'approche bayésienne (Figure 2-10). Les lignées maternelles de l'ouest E2 (carré vert) et E3 (cercles bleu) sont indiqués, le reste des individus portent la lignée maternelle de l'est (E1).

La distribution des lignées maternelles au sein des oliviers marocains est similaire à celle observée au sein des accessions de la collection OWGB classées dans les groupes centre et ouest de la Méditerranée (Figures 42 et 43). En effet, sur la base des 491 variétés, 446 (90.83%) portent la lignée maternelle de l'est E1, alors que seulement 45 accessions portent les lignées maternelles de l'ouest E2 et E3 avec 4.88 % et 4.27%, respectivement. Bien qu'elles aient majoritairement une lignée maternelle de l'est (E1), les variétés de l'ouest et du centre de la Méditerranée sont classées dans leurs pools génétiques relatifs définis sur la base de l'analyse du polymorphisme de l'ADN nucléaire (Figures 42 et 43).

Nos résultats montrent que chez l'olivier cultivé à l'ouest de la Méditerranée (ouest et centre), il y a une discordance entre les lignées maternelles et l'héritage biparental examiné par le polymorphisme microsatellite nucléaire. En effet, ces variétés sont à 95% caractérisées par une lignée maternelle de l'est E1, alors qu'elles sont classées à plus de 80 % dans le pool génétique de l'ouest de la Méditerranée.

Cette signature génétique ne peut être expliquée que par des événements d'introgessions des oliviers diffusés depuis l'est par les populations locales à l'ouest. L'hypothèse d'hybridation entre les pools génétiques est et ouest méditerranéens a été formulée et rendue plausible par les premiers travaux sur la structure génétique de l'olivier méditerranéen (variétés et oléastres) à l'aide du polymorphisme nucléaire (RAPDs) et mitochondrial (RFLPs; Besnard et al., 2001b). En dépit de cette hypothèse plausible, nos résultats ne nous permettent pas de démontrer sa validité et de la confirmer car à ce stade nous n'avons pas analysé les relations génétiques entre les variétés et les oléastres à l'échelle de la Méditerranée. En effet, nos hypothèses de travail s'inscrivent dans le scénario de domestication de l'olivier qui considère que les variétés sont sélectionnées à partir des oléastres (Lumaret et al., 2002; Besnard et al., 2001b; Terral et al., 2004 ; Breton et al., 2006 ; Baldoni et al., 2006, Khadari et al., 2008).

VI. Relations génétiques entre les oléastres et les cultivés méditerranéens

L'analyse de la diversité des oliviers cultivés à l'aide du Polymorphisme nucléaire et chloroplastique montre que nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'olivier cultivé à l'ouest de la Méditerranée est issu d'un processus de diversification par la sélection à partir de matériel issu de l'est et introgressé par les populations locales à l'ouest.



Figure 44. Localisation géographique des populations d'oléastres collectées (24 populations correspondant à 507 individus). Les identifiants et le nombre d'échantillons par population sont indiqués dans le tableau 2.13.

Tableau 40. Nom, origine et nombre d'échantillons par population des 507 individus d'oléastres.

N°	Origine géographique	Nom	Origine	Nombre	Longitude	Latitude
1	Ouest	Nord ouest 01	Maroc	23	-5.36075204	34.810444
2	Ouest	Nord ouest 02	Maroc	24	-5.88562128	-5.88562128
3	Ouest	Nord centre	Maroc	22	-4.69901944	34.36173611
4	Ouest	Khenifra	Maroc	27	-5.58571667	33.10141111
5	Ouest	Bin el ouidane	Maroc	26	-6.46851111	32.10975833
6	Ouest	Marrakech	Maroc	36	-8.01760833	31.61360556
7	Ouest	Taroudant	Maroc	25	-9.55227222	30.69028889
8	Ouest	Agadir	Maroc	23	-9.72803333	30.55051667
9	Ouest	Aznalcazar	Espagne	14	-6.21	37.253
10	Ouest	San José	Espagne	25	-5.998793	36.52426
11	Ouest	Tarifa	Espagne	25	-5.671005	36.063116
12	Center	Mont Boron	France	20	7.297	43.7
13	Center	Minorca	Baléares	20	4.247	39.945
14	Center	Ostricone	Corse	28	9.065	42.648
15	Center	Cyrénaïque	Libye	14	21.565	32.698
16	Center	Ali-Messine	Sicile	28	15.415	38.015
17	Center	Citadella	Italie	15	15.895	39.54
18	Center	Santa Tegla	Italie	17	16.152	41.777
19	Center	Gialova	Grèce	25	21.711	36.964
20	Est	Sisses	Crète	14	24.893	35.388
21	Est	Komos	Crète	10	24.688	35.108
22	Est	Stravovourni	Chypre	20	33.438	34.886
23	Est	Harem	Syrie	13	36.562	36.217
24	Est	Al Asharinah	Syrie	13	36.319	35.268

Pour démontrer cette hypothèse, j'étudie les relations génétique entre les oléastres et les cultivés méditerranéens par une approche de génétique des populations basée sur des paramètres génétiques classiques et sur des méthodologies bayésienne.

VI.1. Analyse des populations d'oléastres

Les résultats présentés et discutés dans cette partie correspondent à 604 oliviers cultivés et 507 oléastres échantillonnés sur le pourtour du bassin méditerranéen (Figure 2-12 et Tableau 2-13). Dans une première partie, j'étudie la structure génétique des oléastres à l'aide du polymorphisme nucléaire et chloroplastique. Dans une deuxième partie, j'examine la structure génétique des oliviers cultivés et des oléastres méditerranéens en utilisant une approche bayésienne. Enfin, je présente les résultats des analyses ABC (Approximative Bayesian computation) qui consiste à tester plusieurs scénarii évolutifs et d'estimer les taux d'introgession des variétés de l'ouest par les populations locales appartenant au "pool" génétique de l'ouest de la Méditerranée. Sur la base des 16 locus SSR utilisés, nous avons identifié 503 génotypes parmi les 507 oléastres analysés.

VI.1.1. Distribution des trois lignées maternelles chez les populations d'oléastres

Les populations d'oléastres ont été analysées à l'aide du polymorphisme chloroplastique révélé par les trois marqueurs (type insertion /délétion; Besnard et al., 2003; Figure 45). La lignée maternelle E1 est exclusivement présente chez les populations de l'est de la Méditerranée (Crète, chypres et Syrie) ; alors que les populations du centre (Baléares, Corse, France, Italie) et de l'ouest de la Méditerranée (Espagne, Maroc, Portugal) sont caractérisées par la présence des trois lignées maternelles E1, E2 et E3 avec une prédominance de la lignée E2. La présence de la lignée E1 à l'ouest de la Méditerranée indique l'existence des formes férales. En effet, les populations concernées se trouvent à proximité des zones oléicoles en particulier au Maroc. Les travaux antérieurs ont fait le même constat (Besnard et al., 2002; Breton et al., 2006 ; Baldoni et al., 2006 ; Belaj et al., 2007). Par ailleurs, nous avons constaté également la présence des trois lignées maternelles chez les populations du Cyrénaïque (Libye) et Gialova (Grèce) qui se trouvent dans des zones géographiques intermédiaires entre l'est et l'ouest de la Méditerranée.

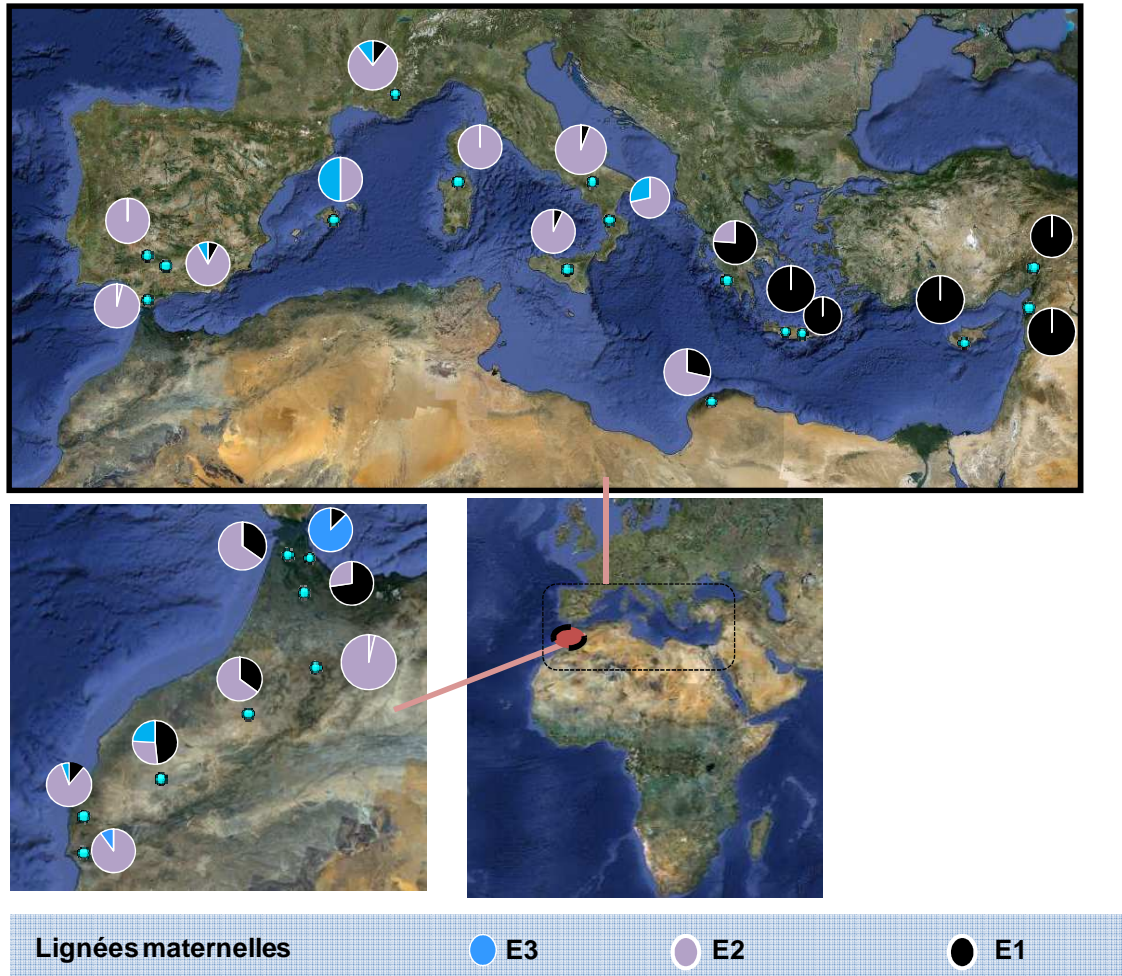


Figure 45. Distribution des trois lignées maternelles au sein des populations d'oléastres. E1 (lignée maternelle de l'est), E2 et E3 (les lignées maternelles de l'ouest).

VI.1.2. Structure génétique des oléastres

VI.1.2.1. Analyse multi-variable (PCoa)

L'analyse en coordonnées principales réalisée sur la base des populations d'oléastres montre une structure génétique entre les populations échantillonnées à l'est par rapport aux populations de l'ouest (Figure 46). Cette analyse montre le statut hybride des individus qui ont été considérés comme des populations férales (populations appartenant à l'ouest avec la lignée maternelle de l'est). La majorité de ces individus forment un groupe intermédiaire entre les oléastres de l'est et l'ouest, alors que certains individus sont apparentés aux populations de l'ouest (Figure 46). Cette analyse montrent également que les individus de Gialova et Cyrénaïque sont classés dans les deux groupes génétiques des oléastres définis par STRUCTURE. Un "pattern" similaire à été récemment obtenu par des travaux basées sur des données microsatellites (Breton et al., 2006 ; Besnard et al., 2007). Les résultats confirment la différenciation significative entre l'est et l'ouest du bassin méditerranéen, résultat probable lié à des barrières géographiques; la mer adriatique au nord et le désert libyen au sud et d'un isolement entre les deux pools durant le Pléistocène (Besnard et al., 2001b; Terral et al., 2004).

Les individus ayant une lignée maternelle (E2 et E3) sont apparentés aux populations de l'ouest alors que les individus ayant la lignée maternelle (E1) sont apparentés aux populations de l'est. Cette analyse nous a permis de mettre en évidence une concordance entre le polymorphisme nucléaire révélé par les 16 marqueurs microsatellites et le polymorphisme chloroplastique. Elle confirme de façon globale la structure génétique obtenue par l'approche bayésienne affichée à ($K=2$; Figure 47 voir ci-dessus), définissant deux groupes (est et ouest) avec la présence des individus présumés hybrides entre les deux pools génétiques.

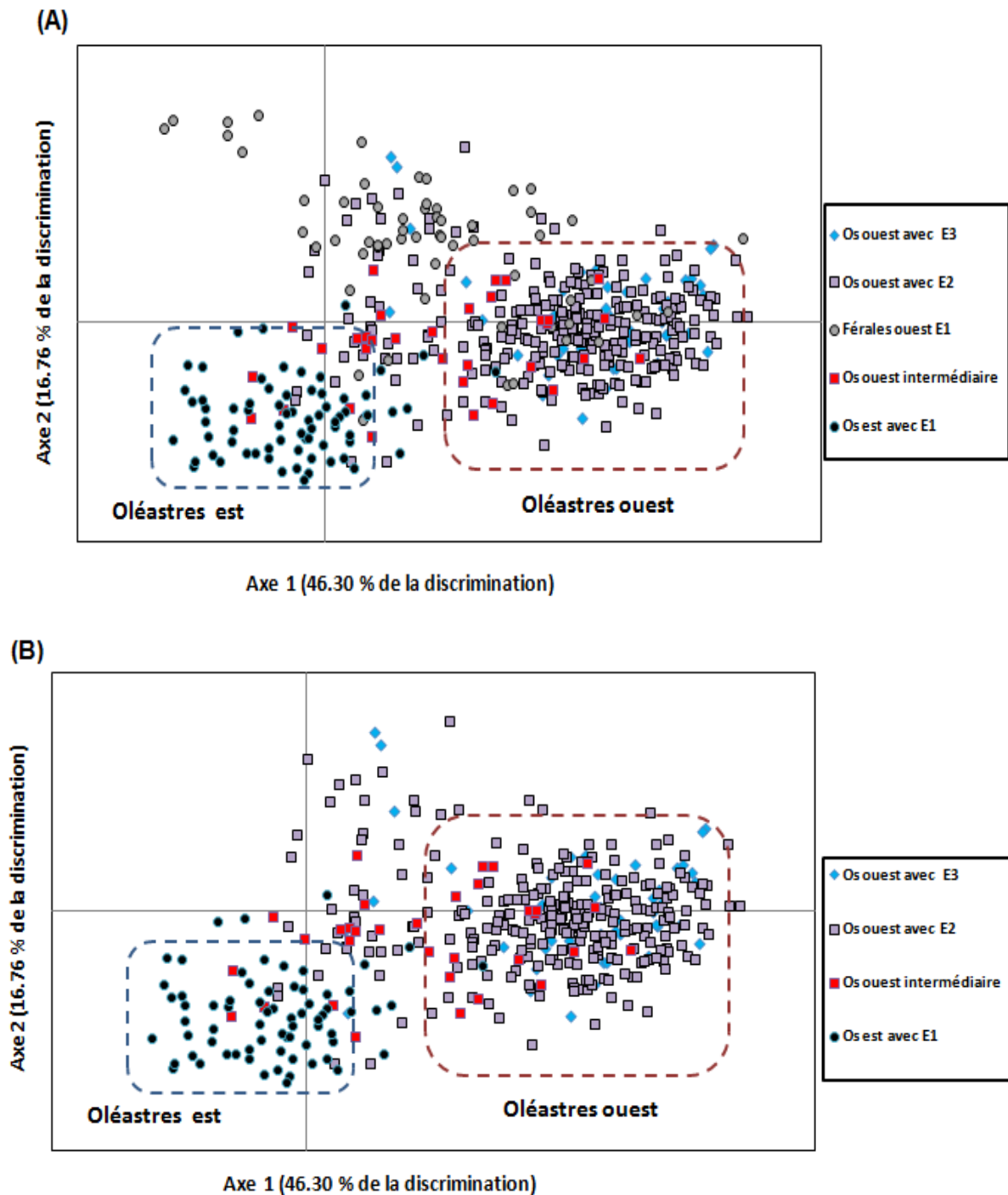


Figure 46. Relations génétiques entre les oléastres à l'aide d'une analyse en coordonnées principales. Les individus sont représentés selon les populations définies par STRUCTURE (Figure 2-13) et selon les lignées maternelles (E1, E2 et E3). (A) l'ensemble des individus oléastres. (B) sans les populations férales (oléastres de l'ouest ayant la lignée maternelle E1). Les populations de Gialova et Cyrénaïque (carré rouge) sont considérées comme des populations intermédiaires qui ont les trois lignées maternelles.

VI.1.2.2. Approche bayésienne

Selon l'approche bayésienne, nous avons étudié la structure génétique des 503 oléastres. Sur la base des paramètres statistiques ΔK (Evanno et al., 2005) et H' de CLUMPP (Jacobson et Rosenberg, 2007), le modèle $K=2$ est le plus probable pour décrire la structure génétique des oléastres selon un "pool" est et un "pool" centre-ouest (Figure 47). L'analyse des taux d'assignation montre que les populations de l'est (Chypre, Crète et Syrie) sont assignées au pool génétique de l'est (91% à $Q_i > 80\%$), alors que les populations d'oléastres de l'ouest (Baléares, Corse, Espagne, France, Italie) sont pour la plupart assignées aux pool génétique de l'ouest (75 %). En revanche, les oléastres marocains sont classés entre les deux "pool" génétiques est et ouest. Par ailleurs, certains oléastres échantillonnés au Maroc (Marrakech, Zerhoun, Khenifra, Agadir, Bin el ouidane et Taroudant), en Libye (Cyreanique) et en Grèce (Gialova) sont vraisemblablement issus d'hybrides entre les deux pools génétiques. Ces oléastres présumées hybrides ont une lignée maternelle E1 et correspondent vraisemblablement à des formes férales.

L'existence de deux pools génétiques chez les oléastres méditerranéens a été montrée sur la base des marqueurs isozymes par Lumaret et Ouazzani (2001). Des patrons génétiques similaires ont été obtenus par Breton et al. (2006) et par Besnard et al. (2007). Une signature génétique similaire a été également mise en évidence chez la vigne sauvage (Arroyo-Garcia et al., 2006).

VI.1.3. Différentiation génétique entre les populations d'oléastres

L'analyse des indices F_{st} par paire montre une différenciation génétique affichant la valeur la plus élevée (0.2304) entre la population de Chefchaouen (Maroc) et Al Asharinah (Syrie) et la valeur la plus faible (0.0034) entre la population de Marrakech et Bin El ouidane (Maroc). La différenciation moyenne entre tous les populations est de l'ordre de 8 % (Tableau S3), suggérant une forte différenciation entre les populations, probablement liée à l'isolement par la distance. Cette nette distinction entre les différentes populations reste importante malgré l'élimination des individus féraux. En dépit de cette forte différenciation, nous constatons que des populations d'oléastres qui sont relativement éloignées (exemple : Ostricone en Corse et Chefchaouen au Maroc) sont non significativement différenciées alors que des populations très proches géographiquement (Tarifa en Espagne et Zoumi au nord du Maroc) sont nettement différenciées. Des résultats similaires basés sur des marqueurs RAPD ont été obtenus par Besnard et al., (2001b).

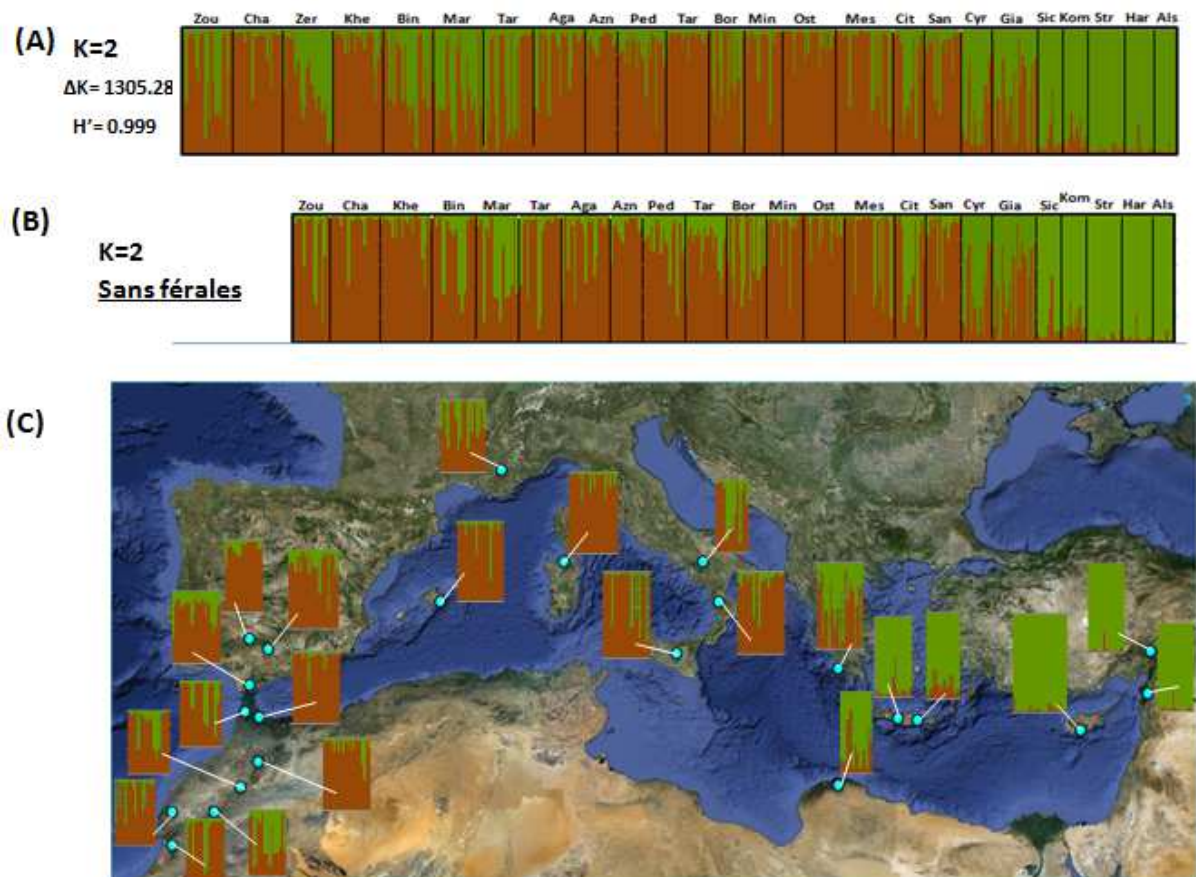


Figure 47. Structure génétique des populations d'oléastres définie par STRUCTURE à $K=2$. (A) L'ensemble des échantillons ($N=503$). (B) L'ensemble des échantillons sans les individus féraux (populations appartenant à l'ouest et ayant une lignée maternelle de l'est) ($N=442$). Les individus féraux sont les individus échantillonnés à l'ouest et qui portent la lignée maternelle de l'est E1. (C) Distribution des 24 populations d'oléastres selon l'origine géographique.

Le dendrogramme, illustrant les relations génétiques entre les 24 populations d'oléastres et construit sur la base des F_{st} calculés deux à deux et sur l'algorithme Neighbour-Joining (Figure 48), permet de mettre en évidence trois groupes. Les deux groupes A et C contiennent les populations appartenant aux deux pools génétiques définies par Structure ($K=2$; Figure 47). Cette analyse montre que les 6 populations marocaines (Groupe B ; Marrakech, Zerhoun, Khenifra, Agadir, Bin el ouidane et Taroudant) sont classées en un groupe intermédiaire entre les deux groupes A et C. Les analyses effectuées basées sur l'approche bayésienne montrent que ces populations contiennent des individus présumés féraux (caractérisés par la lignée E1).

L'estimation des F_{st} peut être parfois influencée par la présence de populations férales liées aux flux de gènes conduisant à un partage des allèles entre les populations comparées. En effet, le déplacement des formes cultivées par l'homme peut perturber la structure génétique attendue entre des populations d'oléastres isolées. Ces déplacements ont été révélés par l'analyse du polymorphisme chloroplastique montrant des oléastres de l'ouest portant la lignée maternelle de l'Est E1. En effet, les variétés portant majoritairement la lignée maternelle de l'est E1 peuvent transférer ce cytoplasme chez des populations oléastres. Les populations de Zerhoun et de Marrakech (Maroc) illustrent bien ce phénomène. L'importance de l'impact anthropique dans le bassin méditerranéen et la modification de la structure génétique qui peut être engendrée, rend l'interprétation de ce genre de résultats très difficile (Besnard et al., 2002).

L'analyse (AFC) des 504 oléastres définies en 24 populations à l'aide des 16 marqueurs SSR monte une structure génétique est-ouest avec un groupe intermédiaire contenant des individus féraux et les populations de Gialova et Cyrénaïque considérées comme des populations hybrides entre les deux pools génétiques. Les résultats confirment la différenciation significative entre l'est et l'ouest du bassin méditerranéen, résultat lié à des barrières géographiques ; la mer adriatique au nord et le désert libyen au sud et d'un isolement des deux pools durant le Pléistocène (Besnard et al., 2001b; Terral et al., 2004).

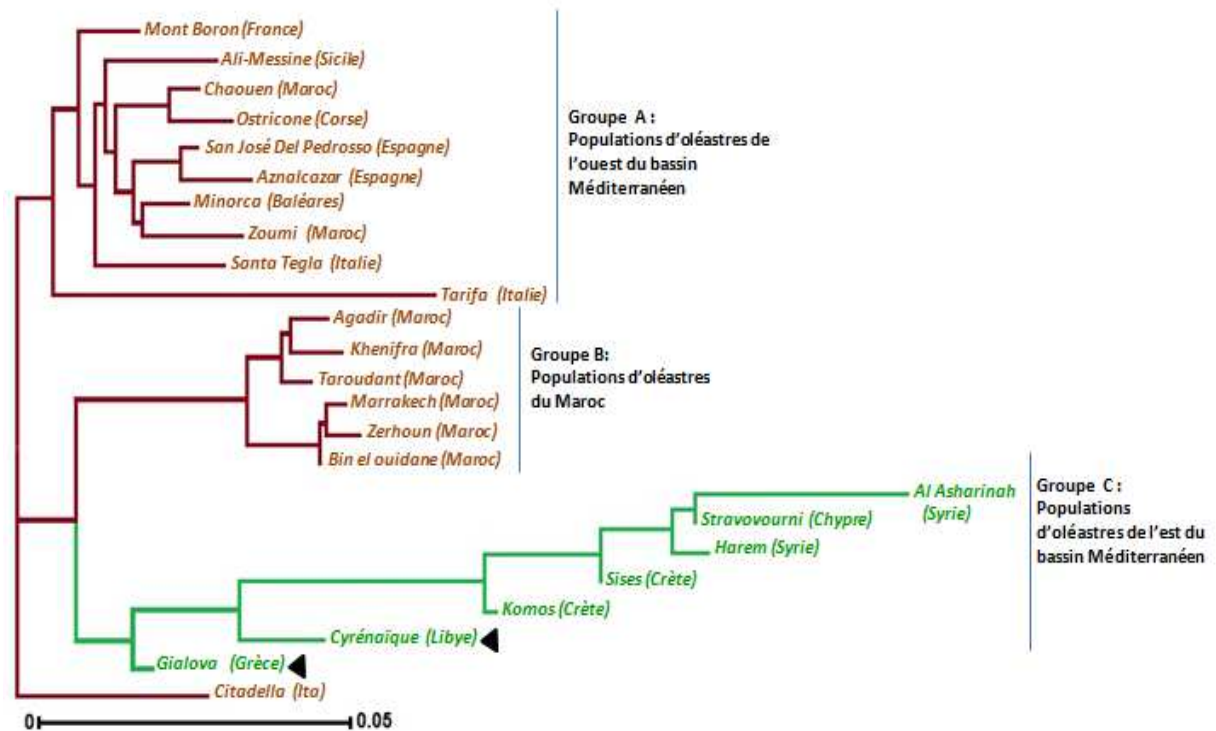


Figure 48. Dendrogramme représentant les relations génétiques entre les 24 populations d'oléastres basées sur les F_{st} calculés à partir des 16 microsatellites nucléaires à l'aide de l'algorithme Neighbour-Joining. Les couleurs indiquent l'appartenance des populations aux deux pools génétiques définis par STRUCTURE ($K = 2$; Figure 47). Les deux populations de Gialova et Cyrénaïque ont été considérées comme des populations hybrides entre les deux « pools » génétiques.

VI.2. Etudes des relations génétiques entre les oléastres et les oliviers cultivés

Les résultats de cette partie s'appuient sur l'étude des 604 génotypes d'oliviers cultivés et 503 génotypes d'oléastres identifiés à l'aide du 16 locus SSR. Cette partie a pour but d'étudier la diversité et la structure génétique spatiale au sein des oléastres en comparaison avec les oliviers cultivés.

VI.2.1. Diversité entre les oléastres et les oliviers cultivés

La comparaison des génotypes deux à deux en excluant les génotypes redondants (Figure 49-A et 49-B), montre des « patrons » de diversité génétique différents entre les oliviers cultivés et les oléastres. Pour les populations d'oléastres, la majorité des individus se distinguent par plus de 8 allèles dissimilaires. Néanmoins, nous avons noté des individus qui sont proches par 1 à 5 allèles dissimilaires. Ces individus ont été observés seulement chez les populations d'oléastres marocains qui se trouvent à proximité des cultivars. Les analyses

antérieures basées sur l'approche bayésienne et l'analyse du polymorphisme chloroplastique montre que ces individus correspondent à des individus féraux qui portent la lignée maternelle de l'est E1 (Figure 2-13 et Figure 2-14). L'étude de la proximité génétique montre également que ces individus sont apparentés aux génotypes cultivés par (1 à 5 allèles dissimilaires). Ils sont apparentés au génotype standard de la variété dominante « Picholine marocaine » et ses clones. En revanche, chez les oliviers cultivés, les génotypes les plus proches ne sont distincts que par 1 à 3 allèles dissimilaires. Cette différenciation est liée au système de reproduction ; exclusivement basé sur l'inter-fécondation (allogamie) et la reproduction sexuée chez les oléastres, alors que l'olivier cultivé est principalement multiplié par voie végétative (voir chapitre I). En outre, la présence des clones est assez remarquable chez les oliviers cultivés liée à l'accumulation des mutations somaclonales via la multiplication végétative, hypothèse soutenue par les travaux antérieurs (khadari et al., 2008; Charafi et al., 2008 ; Baali-Cherif et Besnard, 2005; El Bakkali et al., 2013, Annexe 3).

VI.2.2. Etude de la structure génétique des variétés et des oléastres

VI.2.2.1. Analyses multivariées

L'analyse factorielle de correspondances des variétés et des oléastres montre une structure génétique est-ouest entre les populations d'oléastres, d'une part, et une nette différenciation entre les variétés et les oléastres, d'autre part. Cette analyse met en évidence l'étendue de la diversité génétique des populations d'oléastres par rapport aux variétés avec une plus grande différenciation génétique entre ces populations d'oléastres (est-ouest) qu'entre les groupes génétiques définis au sein des variétés (ouest, centre et est). Néanmoins, Nous pouvons noter une relative proximité génétique entre les oléastres et les variétés en particulier à l'ouest (Figure 2-18). Nous avons montré grâce à l'analyse du polymorphisme chloroplastique qu'il s'agit d'individus féraux qui sont impactés par les flux de gènes des oliviers cultivés. Ces résultats sont confirmés par l'approche bayésienne montrant des individus d'oléastres du Maroc qui sont assignés aux « pool » génétique cultivé de l'ouest (voir ci-dessous Figure 2-18).

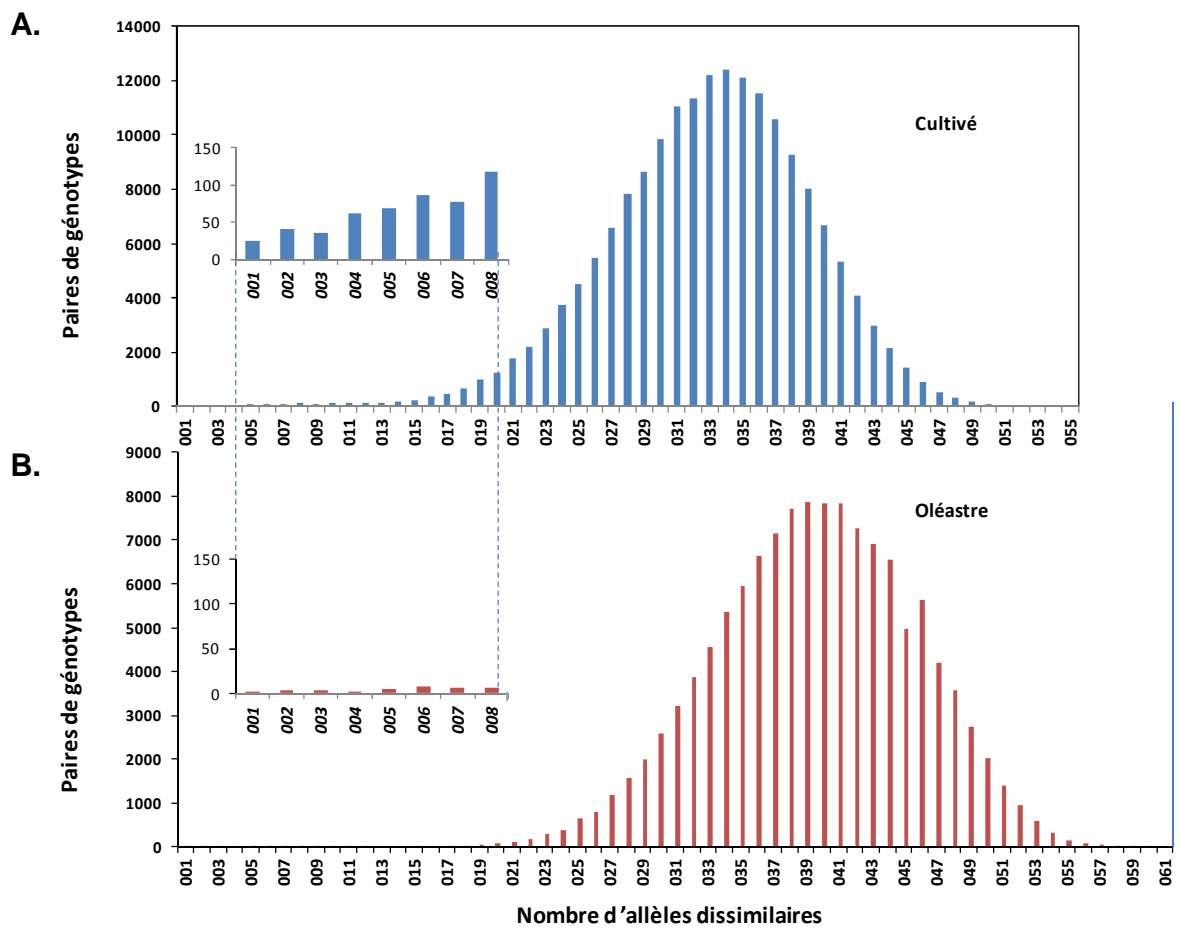


Figure 49. Distributions des fréquences de similarité génétique pour toutes les comparaisons par paires entre les génotypes d'olivier. (A) entre les 604 génotypes cultivés. (B) entre les 501 génotypes d'oléastes.

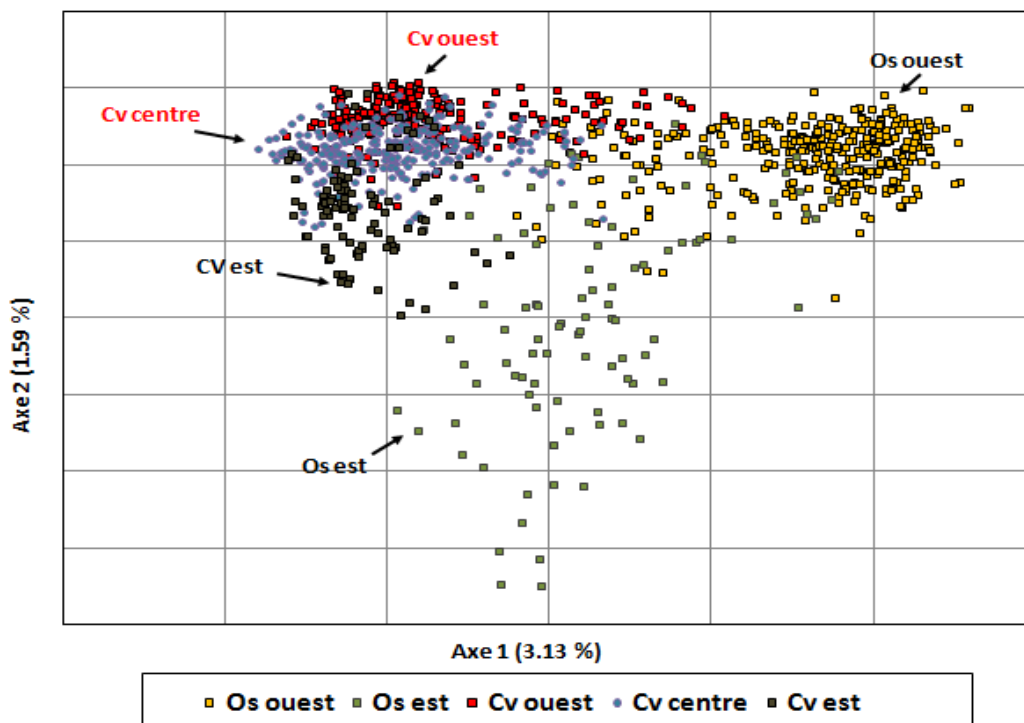


Figure 50. Relations génétiques entre les variétés et les oléastes méditerranéens examinées à l'aide d'une analyse factorielle de correspondances (AFC). Les couleurs indiquent les «pools» génétiques définis par l'approche bayésienne (voir Figure 51).

VI.2.2.2. Approche Bayésienne

La structure génétique des oléastres et des oliviers cultivés méditerranéens a été examinée sous le modèle ($K=2$ à $K=5$; Figure 2-19) en utilisant une approche bayésienne implémentée dans le logiciel STRUCTURE V2.3 (Pritchard et al., 2000).

Selon le modèle $K=2$, les variétés se distinguent nettement des oléastres. Néanmoins, les oléastres de l'est sont partiellement "admixés" par le "pool" génétique cultivé. A $K=3$, les variétés du Maroc, du Portugal et de l'Espagne sont classées dans un troisième groupe (Cv ouest). Nous pouvons noter également une proximité génétique entre certains oléastres marocains et le groupe cultivé de l'ouest (Cv ouest en rouge, Figure 2-19). A $K=4$, les accessions originaires des pays : France, Algérie, Tunisie, Italie, Slovénie, Croatie et Grèce sont assignées à un quatrième groupe (Cv Centre) qui se distingue des accessions de l'est (Egypte, Chypre, Liban et Syrie). Ces variétés de l'est sont classées au sein du même groupe génétique que celui des oléastres de l'est. A $K=5$, la structure génétique en quatre groupes, précédemment définie reste inchangée. En effet, les paramètres statistiques ΔK (Evanno et al., 2005) et H' (Jacobson et Rosenberg., 2007) montrent que le modèle $K=4$ est le plus probable permettant de définir quatre groupes génétiques dont un est commun aux variétés et oléastres de l'est de la Méditerranée.

L'analyse (AFC) montre que malgré leur appartenance à un même pool génétique, les oléastres et les oliviers cultivés de l'est sont génétiquement différenciés (Figure 50). Cette signature génétique peut être expliquée par le processus de domestication des variétés à partir des oléastres de l'est impliquant des variations de taille efficace dans les populations domestiquées sous l'effet de la sélection humaine et des phénomènes de dérive génétique plus ou moins accentués (Glémin et Bataillon, 2009). Par ailleurs, malgré le continuum entre les oléastres et les variétés cultivés marocains montré par l'analyse (AFC; Figure 50), les oléastres et les variétés à l'ouest et le centre de la Méditerranée constituent des « pools » génétiques complètement différents.

Nos résultats montrent que les oléastres et les oliviers cultivés à l'est de la Méditerranée partagent une même lignée maternelle et un même pool génétique nucléaire. En revanche, nous mettons en évidence une discordance dans les partons génétiques (lignées maternelles et polymorphisme nucléaire) entre les oléastres du centre-ouest et les oliviers cultivés au centre et à l'ouest. Comme dans le cas de la discordance que nous avons mise en évidence

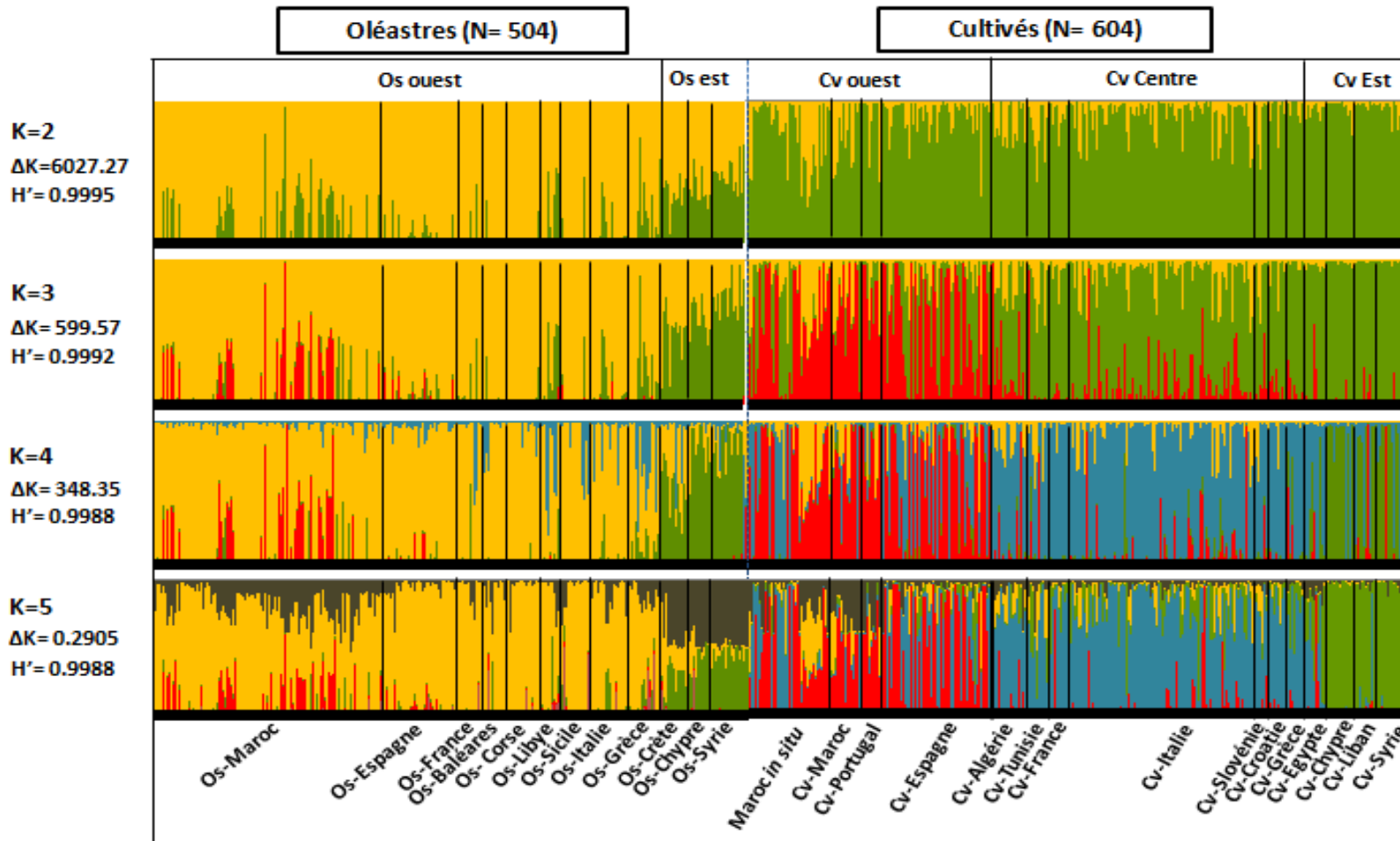


Figure 51. Relations génétiques entre les oléastres (504) et les cultivés (604) basées sur l'approche bayésienne ($K=2$ à $K=5$). ΔK et H' représentent respectivement l'indice d'Evanno et al., (2005) et CLUMPP (Jacobson et Rosenberg 2007).

entre les lignées maternelles et l'héritage nucléaire chez les oliviers cultivés à l'ouest de la Méditerranée. Nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle les variétés du centre et de l'ouest sont issues d'une introgression des oliviers de l'est par les populations locales du centre et de l'ouest de la Méditerranée. A ce stade de connaissances, nous ne sommes pas en mesure de démontrer cette hypothèse. Pour cela, il convient de tester la validité d'un scénario avec introgression *versus* un scénario sans introgression par l'approche ABC.

VI.3. Une réduction de la diversité génétique entre les populations d'oléastres et les variétés cultivées

Le processus de domestication conduisant à une réduction de la diversité génétique dû au goulot d'étranglement et à la dérive génétique a été démontré chez nombreuses espèces cultivées (Hyten et al., 2006; Haudry et al., 2007). Ce processus réduit le nombre d'allèles et la diversité génétique, ce qui entraîne une réduction de la base génétique des plantes domestiquées (Diamond et al., 2002 ; Guo et al., 2010). Par ailleurs, l'estimation de la réduction de la diversité génétique liée à un goulot d'étranglement peut être biaisée par l'effet de la sélection humaine (Tranksley & McCouch 1997) et la structure génétique entre les populations (Excoffier et al., 2009). Par conséquent, l'estimation de la diversité génétique devrait prendre en considération à la fois l'effet de la sélection et la structure génétique. Dans notre étude, seul l'effet de la structure génétique a été pris en compte. Les comparaisons des paramètres de diversité ont été estimés selon la géographie et la structure définie par l'approche bayésienne (Figure 51; $K=4$), en considérant chez les oléastres deux pools génétiques : le pool génétique de l'est (Os est) et celui du centre-ouest (Os ouest) et chez les cultivées trois pools génétiques : le pool génétique de l'est (Cv est), celui du centre (Cv centre) et celui de l'ouest (Cv ouest ; Tableau 41). Ensuite, les mêmes comparaisons ont été effectuées selon les taux d'assignations des individus (à $Q \geq 80$ %) dans leurs pools génétiques relatifs.

Tableau 41. Paramètres de diversité génétique au sein des «pools» génétiques oléastres et cultivés définis selon l'origine géographique.

Groupes	N	Na	H _o	H _e	F _{IS}	A _{r1}	A _{r2}
Os-est (1)	70	15.6±1.63	0.78±0.03	0.80±0.03	0.015±0.02	13.37±1.26 ^c	13.37±1.04 ^d
Os-ouest (2)	433	20.62±2.00	0.73±0.04	0.78±0.03	0.076±0.04	12.25±1.04 ^c	12.29±1.08 ^d
Oléastres	503	22.69±2.09	0.74±0.04	0.80±0.02	0.091±0.03	20.95±1.82^a	20.49±1.80^b
Cv-est (3)	86	8.69±0.79	0.71±0.04	0.68±0.04	-0.059±0.04	7.37±0.65 ^c	7.37±0.65 ^b
Cv-Centre (4)	293	14.06±1.67	0.78±0.03	0.73±0.03	-0.078±0.03	8.40±0.74 ^c	8.40±0.74 ^d
Cv-ouest (5)	225	13.12±1.57	0.78±0.04	0.69±0.03	-0.128±0.03	8.54±0.79 ^c	8.54±0.79 ^d
Cultivés	604	16.56±1.83	0.77±0.03	0.73±0.03	-0.063±0.03	15.07±1.61^a	14.74±1.57^b
P (Oléastres vs. Cultivés)[‡]			-0.04	0.08^{\$\$}	---	0.28^{\$}	0.28^{\$}
P (Os est vs. Cv est)[‡]			0.089	0.15^{\$}	---	0.40^{\$\$}	0.45^{\$\$}
P (Os ouest vs. Cv ouest)[‡]			-0.06	0.11^{\$}	---	0.30^{\$\$}	0.30^{\$\$}
P (Os ouest vs. Cv centre 5)[‡]			-0.06	0.06	---	0.31^{\$\$}	0.31^{\$\$}

N : nombre d'individus ou accessions. Na : nombre total d'allèles par groupe. Ho : hétérozygotie observée. He : Hétérozygotie attendue (non biaisé). F_{IS} indice de fixation. Test de Fis à *P<0.001, **P<0.0001, et ***P<10⁻⁵.

A_{r1} : richesses alléliques estimée sur l'ensemble des oléastres.

A_{r2} : richesse alléliques estimée sur l'ensemble des oléastres sans les individus féraux (individus échantillonnés à l'ouest et ayant la lignée E1).

^a estimation à une valeur standard (G=503 individus) par groupe entre les oléastres avec les féraux et les oliviers cultivés.

^b estimation à une valeur standard (G= 446 individus) par groupe entre les oléastres sans les féraux et les cultivés.

^c estimation à une valeur standard (G=70 individus) par groupe entre les 5 pools génétiques (avec les féraux).

^d estimation à une valeur standard (G=70 individus) par groupe entre les 5 pools génétiques (sans les féraux).

^{\$} Test statistique sur la différence de la richesse allélique ^{\$}P<0.001, ^{\$\$}P<0.0001, et ^{\$\$\$}P<10⁻⁵.

[‡] Pour chaque estimateur, la réduction relative de la diversité a été estimée par le calcul du rapport (1-DIV2/DIV1), ou DIV1est l'estimateur du « pool » génétique d'origine et DIV2 est l'estimateur du pool génétique dérivé (provient de DIV1).

VI.3.1. Réduction de la diversité en se basant sur la structure génétique et la géographie

Les niveaux de diversité génétique ont été étudiés selon quatre niveaux :

Niveau 1 : Les oléastres vs. Les cultivées

La comparaison des paramètres de diversité génétique (N_a , H_o , H_e , F_{is} ; Tableau 2-14) à été effectuée en premier lieu entre tous les oléastres et tous les oliviers cultivés. Cette comparaison montre une différence significative des paramètres de diversité (N_a , H_e) entre les deux compartiments. Nous avons constaté également une réduction de la diversité estimée par le paramètre de richesse allélique (A_{r1}) entre les oléastres et les oliviers cultivés d'environ 28 %. Cette réduction reflète un goulot d'étranglement associé vraisemblablement au processus de domestication. La même réduction significative d'environ 28% a été obtenue en éliminant les individus féraux de l'ouest de la Méditerranée (A_{r2}).

Niveau 2. Oléastres de l'est vs Oléastres de l'ouest.

La comparaison des paramètres génétiques (N_a , H_e et A_r) ne met pas en évidence de différences significatives entre les oléastres de l'est et les oléastres de l'ouest. Ce résultat indique qu'il y a autant de diversité dans les deux « pools » génétiques (avec ou sans individus féraux). Des résultats similaires basés sur des marqueurs SSR nucléaires ont été obtenus mais sans tests statistiques par les travaux de Breton (2006).

Niveau 3. Les oléastres et les oliviers cultivés dans les pools génétiques définis par STRUCTURE.

Pour ce niveau, nous avons comparé les paramètres de diversité entre les oléastres et les oliviers cultivés de chaque « pool » génétique (Tableau 41). Toutes les comparaisons montrent une réduction de la diversité estimée par la richesse allélique des pools génétiques cultivés par rapport aux pools génétiques des oléastres en tenant compte des individus féraux (A_{r1}) ou en les éliminant (A_{r2} ; Tableau 41). Cette réduction de la diversité génétique est estimée à environ 40 % entre les oléastres de l'est et les oliviers cultivés de l'est et à environ 30 et 31 % entre les oléastres de l'ouest et les oliviers cultivés de l'ouest et du centre, respectivement (Tableau 41).

Niveaux 4. Les pools cultivés (est, centre et ouest)

La comparaison des niveaux de diversité a été effectuée entre les trois pools génétiques cultivés cités ci-dessus. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de différences significatives entre les trois paires de comparaisons.

Tableau 42. Paramètres de diversité génétique au sein des groupes génétiques d'oléastres et cultivés définis par Structure ($K=4$; voir Figure 2-19) et les taux d'assignation d'individus à (80 %).

Groupes	N	Na	H _o	H _e	F _{IS}	A _r	A _{pr}
Os-est (1)	70	15.6±1.63	0.78±0.03	0.80±0.03	0.015±0.02**	12.57±1.21 ^b	2.87±0.42 ^b
Os-ouest (2)	259	17.5±2.09	0.78±0.05	0.75±0.03	0.097±0.05**	10.80±1.17 ^b	2.53±0.64 ^b
Oléastres	326	21.12±2.01	0.71±0.04	0.8±0.024	0.122±0.03***	19.83±1.84^a	8.09±1.11^a
Cv-est (5)	63	7.31±0.79	0.71±0.04	0.67±0.04	-0.072±0.03*	6.44±0.64 ^b	0.50±0.15 ^b
Cv-Centre (4)	153	9.75±0.95	0.77±0.03	0.71±0.03	-0.095±0.03**	7.226±0.53 ^b	0.68±0.21 ^b
Cv-ouest (3)	130	7.31±0.82	0.69±0.06	0.62±0.05	-0.249±0.04**	5.029±0.80 ^b	0.41±0.15 ^b
Cultivés	346	12.56±1.30	0.76±0.04	0.71±0.04	-0.077±0.03***	14.29±1.57^a	2.54±0.61^a
P (Oléastres vs. Cultivés)[‡]			0.06	0.11^{\$\$}	---	0.279 ^{\$\$\$}	0.68 ^{\$\$\$}
P (Os est vs. Cv est)[‡]			0.08	0.053^{\$}	---	0.48 ^{\$\$}	0.83 ^{\$\$}
P (Os ouest vs. Cv ouest)[‡]			0.01	0.173^{\$}	---	0.53 ^{\$\$}	0.73 ^{\$\$}
P (Os ouest vs. Cv centre 5)[‡]			0.11	0.17	---	0.33 ^{\$\$}	0.82 ^{\$\$}

N : nombre d'individus ou accessions. Na : nombre total d'allèles par groupe. H_o : hétérozygotie observée. H_e : Hétérozygotie attendue (non biaisé). F_{IS} indice de fixation. Test de Fis à *P<0.001, **P<0.0001, et ***P<10⁻⁵.

A_r : la richesse allélique ; A_{pr} : la richesse en allèles privés.

^a estimation à une valeur standard (G= 446) individus par groupe sans férales.

^b estimation à une valeur standard (G=63) individus par groupe.

^{\$} Significativité du test de différence des richesses alléliques ^{\$}P<0.001, ^{\$\$}P<0.0001, et ^{\$\$\$}P<10⁻⁵.

[‡] Pour chaque estimateur, la réduction relative de la diversité a été estimée par le calcul du rapport (1-DIV2/DIV1), ou DIV1est l'estimateur du pool génétique d'origine et DIV2 est l'estimateur du pool génétique dérivé.

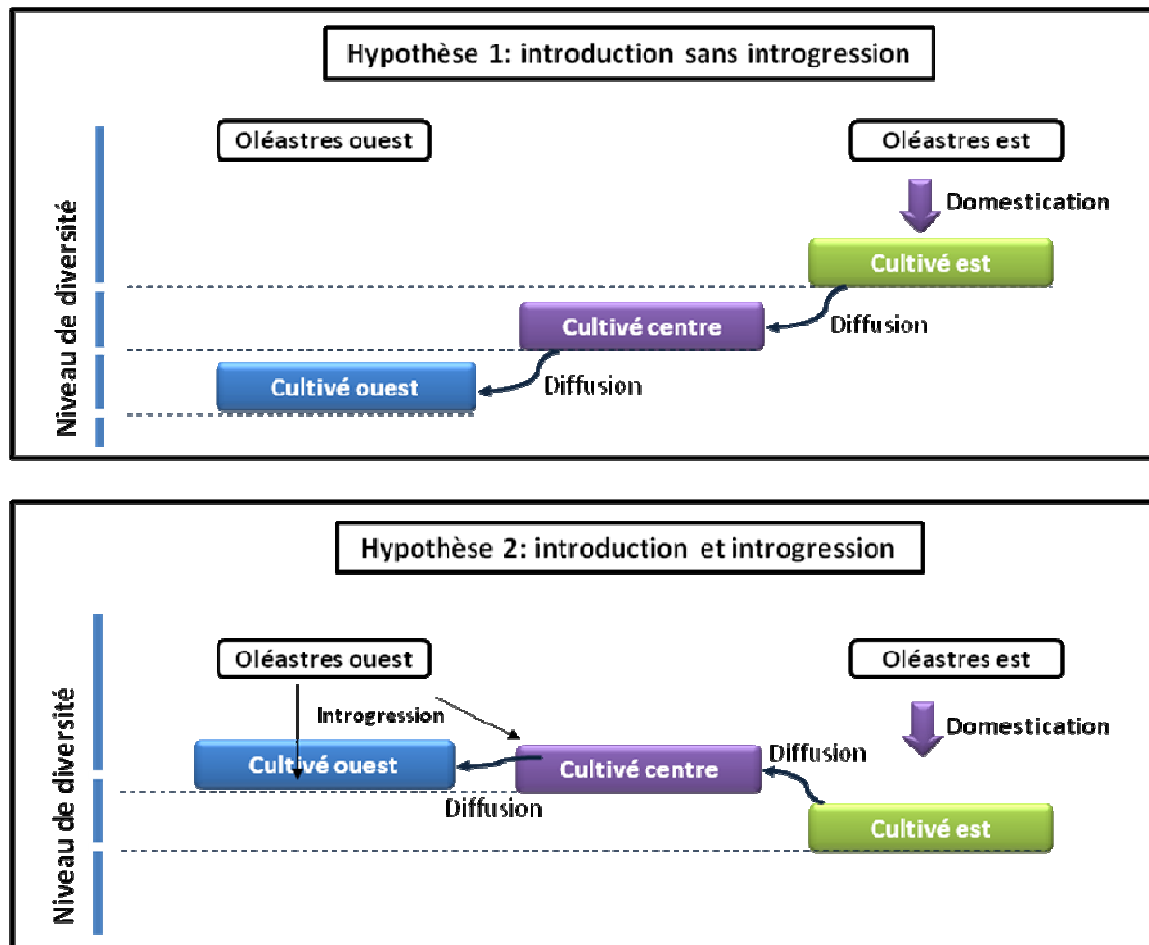


Figure 52. Scénario décrivant le niveau de diversité attendu au sein des "pools" génétiques oléastres et cultivés selon les deux hypothèses proposées : sans introgression *versus* avec introgression.

VI.3.2. Comparaison de la réduction de la diversité en se basant sur les taux d'assignation estimée par STRUCTURE (K=4 ; Figure 51).

Les comparaisons des niveaux de diversité entre les différents pools génétiques ont été effectuées selon les quatre niveaux préalablement définis (voir ci-dessous; Tableau 42). Sur la base de l'assignation des individus à 80 % dans leurs pools génétiques relatifs, nous obtenons des résultats similaires à ceux basés sur l'ensemble des individus. Par ailleurs, la comparaison par paires entre les trois pools génétiques cultivés montre que le pool du centre est le plus diversifié. En effet, nous avons constaté qu'il n'y a pas de différence significative dans la diversité estimée par la richesse allélique entre les pools cultivés de l'est et l'ouest. En revanche, la différence est significative entre le pool du centre et les pools de l'est et de l'ouest. Ces résultats sont soutenus par le polymorphisme en haplotypes chloroplastiques élevé dans le pool cultivé du centre (9 haplotypes), alors que nous avons identifié seulement 7 et 6 à l'ouest et à l'est, respectivement. .

Nos résultats montrent clairement qu'il y a une réduction de la diversité génétique non négligeable des pools génétiques cultivés comparés aux oléastres. Cette réduction est vraisemblablement associé au processus de domestication du moins pour les oliviers cultivés de l'est de la Méditerranée qui partagent une même lignée maternelle et une même base génétique que les oléastres de l'est. En revanche, nos résultats ne montrent aucune différence significative dans le niveau de diversité génétique entre les trois pools génétiques cultivés, ce qui est à l'encontre d'un processus de diffusion de formes domestiquées à l'est vers l'ouest qui se traduirait par un gradient est-ouest de réduction de la diversité génétique, tel qu'il a été montré chez une espèce introduite dans la Méditerranée, l'abricotier, *Prunus armeniaca* (Bourguiba et al., 2012). Nos résultats montrent, au contraire, que la diversité génétique est significativement élevée dans le pool génétique du centre, alors que les pools génétiques de l'est et de l'ouest ont un niveau de la diversité comparable. Ces résultats correspondant à une signature génétique qui soutient fortement l'hypothèse d'une introgression des variétés du centre et de l'ouest par les oléastres du centre-ouest de la Méditerranée (Figure 52).

Dans la partie suivante, je teste le scénario avec introgression versus sans introgression comme indiqué dans la Figure 2-20 et proposé dans ce qui précède en adoptant l'approche ABC.

VI.4. Test de scénarii évolutifs chez l'olivier méditerranéen par l'approche ABC

Compte tenu de la structure génétique de l'olivier méditerranéen observée et en particulier de la différenciation entre les variétés et les oléastres, la question sur les origines des variétés de l'ouest de la Méditerranée demeure ouverte. Ces variétés peuvent être issues de simples déplacements d'oliviers de l'est vers l'ouest de la Méditerranée. Un tel scénario n'implique aucun processus d'introgession de ce matériel en provenance de l'est par les populations de l'ouest. En dépit des résultats sur la structure génétique obtenue par l'approche bayésienne (Figure 51) et en particulier le classement des variétés de l'ouest et du centre dans des groupes génétiquement distincts des autres, nous ne pouvons pas exclure ce scénario sans introgession pour expliquer les origines de ces variétés, même s'il semble, à ce stade des connaissances, très peu probable. Par ailleurs, nous pouvons envisager un scénario alternatif qui s'appuie sur l'introgession de matériel en provenance de l'est par les populations de l'ouest (variétés sélectionnées localement et oléastres). Pour tester et pouvoir valider l'un de ces deux scénarii, nous avons adopté l'approche ABC (Approximative Bayesian Computation) qui permet de générer des données par simulation sur la base d'un scénario évolutif que nous construisons en s'appuyant sur les paramètres génétiques observés chez les populations étudiées. Notre objectif est de valider dans un premier lieu le scénario évolutif le plus probable et par la suite estimer le taux d'introgession de ces variétés si le scénario avec introgession est retenu.

VI.4.1. Constructions des scénarii possibles et sélection du scénario le plus probable.

Les résultats présentés dans cette partie correspondent à l'analyse de 1050 individus oléastres et cultivés en éliminant les individus féraux (les individus échantillonnés à l'ouest et ayant la lignée maternelle E1). Trois scénarii possibles ont été testés par l'approche ABC. Selon le scénario (a), la divergence entre les oléastres est (Os est) et ouest (Os ouest) de la Méditerranée aurait eu lieu avant le Néolithique (temps t_1). Pendant le Néolithique, les variétés de l'est et de l'ouest auraient été sélectionnées à partir des oléastres de l'est et de l'ouest à des temps de divergences plus ou moins équivalents t_2 et t_3 , respectivement. Selon le scénario (b), les variétés de l'ouest méditerranéen auraient été le résultat d'introgession entre les variétés diffusées depuis l'est et les oléastres du centre à (ta_2) et les oléastres de l'ouest à (ta_3) avec des taux d'introgession (ra_2 et ra_1 , respectivement). De même, le scénario (c) propose un modèle d'introgession des variétés diffusées depuis l'est mais à des temps de divergences égaux (tb_3 ; Figure 53).

VI.4.2. Démarche de l'approche ABC à l'aide du programme DIYABC

Nous avons utilisé l'approche bayésienne implémentée dans le logiciel DIYABC (Cornuet et al., 2008) pour comparer entre trois modèles permettant de valider un scénario d'introgession des variétés de l'est par les "pools" génétiques du centre et de l'ouest et ainsi estimer leur taux d'introgession respectives (Figure 53).

Selon le scénario (a), la divergence entre les oléastres est (Os est) et ouest (Os ouest) de la Méditerranée aurait eu lieu avant le Néolithique (temps t_1). Pendant le Néolithique, les variétés de l'est et de l'ouest seraient sélectionnées à partir des oléastres de l'est et de l'ouest à des temps de divergences plus ou moins équivalents t_2 et t_3 , respectivement. Selon le scénario (b), les variétés de l'ouest méditerranéen seraient le résultat d'introgession entre les variétés déplacées de l'est et les oléastres du centre à (ta_2) avec un taux d'introgession (ra_2) et les oléastres de l'ouest à (ta_3) avec un taux d'introgession (ra_1). De même, le scénario (c) propose un modèle d'introgession des variétés déplacées de l'est mais à des temps de divergences égaux ($tb=t_3$) (Voir Figure 53). Selon le scénario (a), les variétés sont sélectionnées dans chacun des pools génétiques d'oléastres sans introgession, alors que dans les scénarii (b) et (c), les variétés du centre et de l'ouest sont issues d'une introgession de variétés de l'est par les populations d'oléastres du centre-ouest de la Méditerranée.

VI.4.3. Paramètres génétiques utilisés

Sur la base des 16 marqueurs microsatellites (Tableaux 10), nous avons généré deux millions de données simulées pour chaque modèle à l'aide de l'approche bayésienne (ABC ; Cornuet et al., 2008). Nous avons utilisé le modèle (GSM) comme modèle mutationnelle définissant les deux paramètres suivants : le taux de mutation moyen ($\mu=10^{-4}$ - 10^{-2}) et le paramètre moyen qui régit la variation de la longueur du motif microsatellite lors de la mutation ($p=0.001$ - 0.003). Le taux de mutation pour chaque locus a été choisie indépendante du paramètre de distribution Gamma (moyen= μ ; Shape=2). Le paramètre P varie de 0.1 à 0.3. Les autres paramètres tels que les tailles efficaces, les temps de divergences et les taux d'introgession sont résumés pour chaque scénario dans le tableau (43).

Tableau 43. Résumé des paramètres utilisés pour les trois scénarios testés par l’approche bayésienne (ABC) pour valider un scénario d’introggression. Les scénarios sont schématisés dans la figure (Figure 53).

Paramètres	Scénario 1			Scénario 2			Scénario 3		
		min	max		min	max		min	max
tailles efficaces	N12345	10	100000	N123	10	100000	N123	10	100000
	N1	10	100000	N1	10	100000	N1	10	100000
	N2	10	100000	N2	10	100000	N2	10	100000
	N3	10	20000	N3	10	20000	N3	10	20000
	N4	10	20000	N4	10	20000	N4	10	20000
	N5	10	20000	N5	10	20000	N5	10	20000
temps de divergences [§]	t4	1	10000	ta4	1	10000	-	-	-
	t3	1	10000	ta3	1	10000	tb3	1	10000
	t2	1	10000	ta2	1	10000	tb2	1	10000
	t1	1	10000	ta1	1	10000	tb1	1	10000
taux d’introggression	--	--	--	ra2	0.001	0.999	ra2	0.001	0.999
	--	--	--	ra1	0.001	0.999	ra1	0.001	0.999

[§]t1> t2>t3>t4 ; ta1> ta2>ta3>ta4 ; tb1> tb2>tb3

Les simulations par l’approche ABC et la comparaison des probabilités relatives postérieures calculées pour chaque modèle (Figure 54) montre que le modèle (c) est celui qui est statistiquement le plus probable (Tableau 44A; Figure 54A $p= 0.63$, 95% intervalle de confiance [0.60; 0.68]). Le scénario (b) peut également être retenu compte tenu de sa probabilité postérieure relative (0.34). En revanche, le modèle sans introggression (a) est le modèle qui a eu la plus faible probabilité postérieure relative (Tableau 44A; Figure 54A; $p=0.02$, 95% intervalle de confiance [0.01; 0.02]). Ce résultat indique que le scénario le plus probable est celui selon lequel les variétés de l’est introggressées avec les oléastres du centre et de l’ouest ont donné les variétés cultivées au centre et à l’ouest de la Méditerranée.

Selon ces résultats, nous avons procédé à une comparaison entre les deux scénarii les plus probables (b) et (c). La simulation par l’approche (ABC) montre toujours que le modèle (c) est statistiquement le plus probable présentant la plus grande probabilité postérieure (Tableau 44B; Figure 54B; $p=0.63$ 95% intervalle de confiance [0.62-0.65]). Selon ce modèle, le déplacement et l’introggression des variétés de l’est suit le modèle dans le temps ce qui est en accord avec les travaux antérieurs montrant que la domestication primaire a eu lieu principalement à l’est de la Méditerranée (5700 BP ; Zohary et al., 1975) puis il y a eu des foyers de domestication secondaires en Grèce (4500 BP; Terral et al., 2004), en Italie (3200 BP; Terral et al., 2004) puis en Espagne et dans le nord d’Afrique (3000 BP; Terral et al., 2004). Étant donné que le modèle (c) est le modèle le plus probable (Tableau 44B), les estimations des paramètres sont indiquées uniquement pour ce modèle (Tableaux 45).

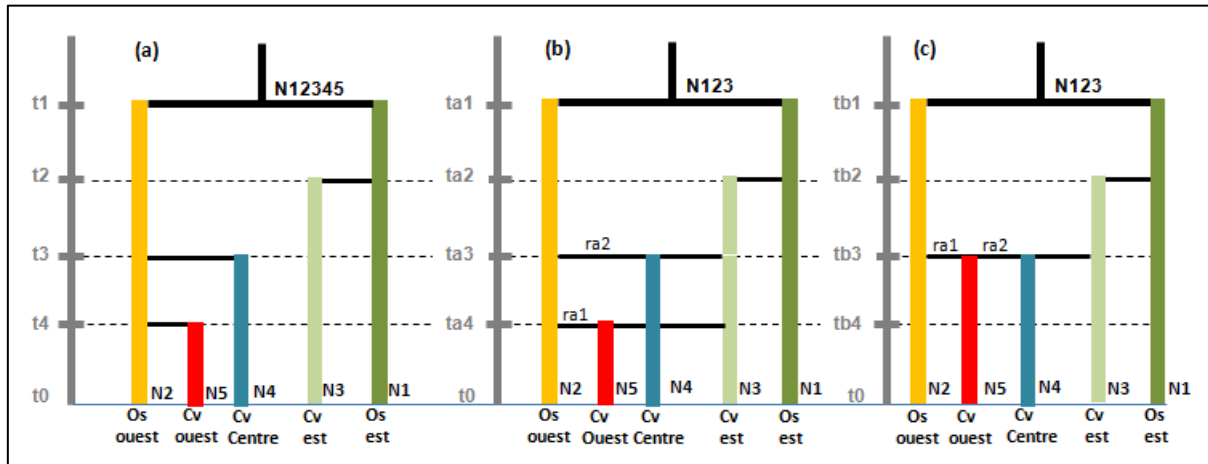


Figure 53. Schéma de comparaison des trois scénarii évolutifs proposés pour l'approche (ABC). (t_i) correspondent aux temps de divergences entre les oléastres et les cultivés pour chaque scénario. (ra_i) correspondent au taux d'introgression des cultivés de l'est. Le modèle (a) n'implique aucune introgression entre les différents "pools" génétiques. Le modèle (b) est un modèle séquentiel dans le temps qui implique une introgression des oliviers, domestiqués et diffusés depuis l'est, par les populations locales de l'ouest donnant d'abord les variétés du centre à (ta_3) avec un taux d'introgression (ra_2) puis les variétés de l'ouest à (ta_4) avec un taux d'introgression (ra_1). Le scénario (c) suppose l'introgression des cultivés de l'est donnant les variétés du centre et de l'ouest à (tb_3) avec des taux de divergences respectives (ra_2 et ra_1).

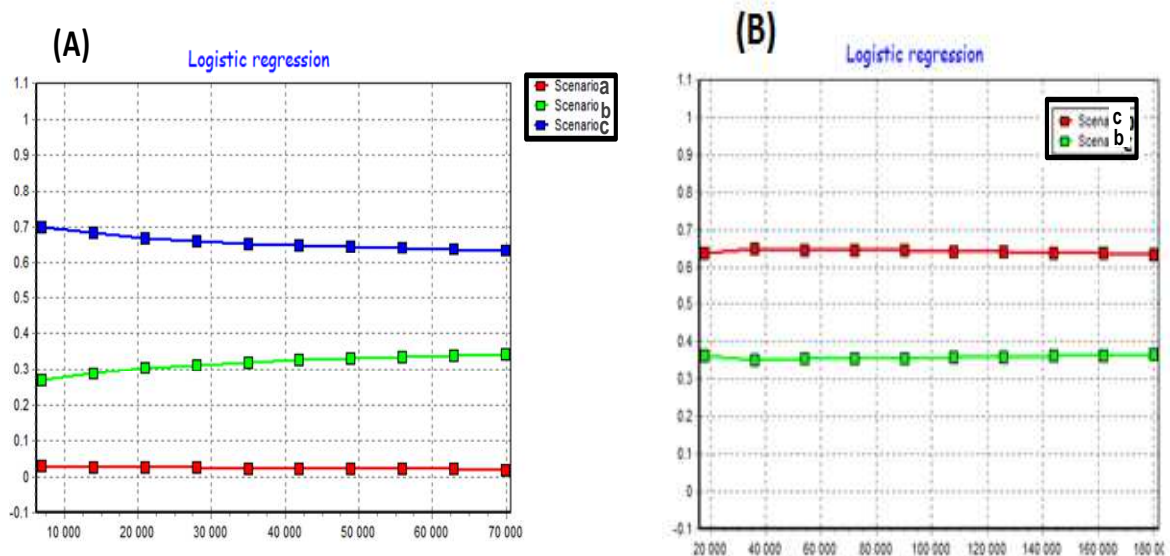


Figure 54. Les probabilités relatives *a posteriori* des scénarii estimées par l'approche de régression logistique (ABC; Cornuet et al., 2008). (A) comparaison entre les trois scénarii. (B) comparaison entre les deux scénarii les plus probables.

Tableau 44A. Probabilité relative postérieure (p) pour les trois modèles comparés utilisant l'approche bayésienne ABC.

Model	p	CI2.5*	CI97.5*
a	0.02	0.01	0.02
b	0.34	0.31	0.38
c	0.63	0.60	0.68

Tableau 44B. Probabilité relative postérieure (p) pour les deux modèles comparés utilisant l'approche Bayésienne ABC.

Model	p	CI2.5*	CI97.5*
b	0.36	0.34	0.38
c	0.63	0.62	0.65

* CI 2.5 et CI97.5 sont les limites de l'intervalle de confiance à 95 %.

VI.4.3. Validation du scénario proposé

Selon ce scénario (c), la taille efficace des oléastres de l'est et de l'ouest est nettement supérieure à celle des variétés ($N_1 = 46\ 100$ pour les oléastres est ; 7430 pour les variétés de l'est ; $N_2 = 23\,700$ pour les oléastres de l'ouest et 14,700 et 12,000 pour les variétés du centre et de l'ouest, respectivement). Ce résultat est en accord avec un modèle de goulot d'étranglement lié aux processus de domestication tel que nous l'avons montré par la réduction de la diversité génétique (voir partie VI.3.1.). En dépit de la difficulté d'estimer le temps de génération chez l'olivier compte tenu de sa longévité et du chevauchement des générations, le temps de divergence entre les oléastres de l'est et de l'ouest (6540 générations) est nettement antérieur aux temps de divergence entre les variétés et les oléastres (3470 et 994 générations pour t_2 et t_3 , respectivement), ce qui semble cohérent avec une histoire évolutive selon laquelle les oléastres auraient divergé avant le néolithique.

Enfin, le taux d'admixture estimé à 0.57 (en moyenne par génération) est suffisant pour que les variétés de l'est diffusées soient suffisamment introgressées par le pool génétique de l'ouest. Un tel scénario traduit une image selon laquelle les variétés de l'ouest ont une lignée maternelle de l'est mais un génome nucléaire « admixés » avec le pool génétique de l'ouest (Haouane et Khadari, 2011 ; annexe 2). Ce scénario qui permet d'inférer l'histoire évolutive et le processus de domestication de l'olivier peut être soutenu par les travaux d'ethnobiologie présentés dans le chapitre II qui en examinant la période actuelle et à une échelle locale qui est le Maroc, montrent que l'oléastre fait partie intégrante des agro-écosystèmes traditionnels.

Tableau 45. Les paramètres démographiques et génétiques estimés pour le modèle (b) utilisant l'approche ABC.

Paramètres	Moyenne	Mode	CI2.5	CI97.5
N1 (Os est)	46 100	26 700	10 700	95 200
N2 (Os ouest)	23700	10 700	3630	80 700
N3 (Cv est)	7430	4060	1640	17 900
N4 (Cv centre)	14 700	16 600	6340	19 800
N5 (Cv ouest)	12 000	12 600	3980	19 300
tb1	6540	8990	2210	9840
tb2	3470	2120	769	7940
tb3	994	405	126	3400
ra1	0.573	0.662	0.575	0.978
ra2	0.655	0.713	0.117	0.975
μ	$4.77 \cdot 10^{-4}$	$1,87 \cdot 10^{-4}$	$1.14 \cdot 10^{-4}$	$9.63 \cdot 10^{-4}$

Les distributions *a posteriori* représentées par la moyenne, le mode et les limites de l'intervalle de confiance (CI2.5 et CI97.5). La distribution des paramètres (N1, N2, N3, N4, N5, t1, t2, t3, ra1, ra2) est indiquée dans la Figure 53.

N1, N2, N3, N4 : tailles efficaces des populations (Figure 53)

t1, t2, t3 : temps de divergence entre les populations

ra1. Taux d'introgression des variétés de l'est par les populations locales du centre de la Méditerranée.

ra2. Taux d'introgression des variétés de l'est par les populations de l'ouest de la Méditerranée.

μ : taux de mutation moyen.

VII. Discussion

VII.1. processus de domestication à l'ouest de la Méditerranée: une question centrale pour comprendre les origines des oliviers cultivés.

La synthèse de nombreux travaux antérieurs archéobiologiques (Badal et al, 1994; Figueiral et Terral, 2002; Terral et al, 2004a; Carrión et al, 2010) et génétiques (Besnard et al., 2000 ; Besnard et al., 2001b; Baldoni et al., 2006; Breton et al., 2006; 2008), archéologiques (Zohary et al., 1975; Terral et al., 2004) permet de proposer une image globale sur l'histoire de la domestication et les origines des variétés cultivées chez cette espèce emblématique. Ces travaux ont montré que la domestication de l'olivier s'est réalisée à partir de l'oléastre non seulement à l'est, mais aussi à l'ouest de la Méditerranée traduisant l'existence d'au moins deux foyers de domestication chez l'olivier (Besnard et al, 2001b, 2002a; Lumaret et al, 2004; Breton et al., 2006). Ces populations sont caractérisées par trois principales lignées maternelles ancestrales qui ont divergé bien avant le Néolithique (Besnard et al., 2011 ; soumis). Toutefois, la diversité génétique des populations cultivées montre un schéma asymétrique plus complexe (Besnard et al, 2001b; Owen et al, 2005). La dominance de la lignée maternelle de l'est de la Méditerranée chez les variétés cultivées traduit un processus de domestication à l'est et une diffusion progressive jusqu'à l'ouest de la Méditerranée. Une telle signature génétique illustre les migrations et les échanges humaines à travers plusieurs civilisations qui se sont succédé au cours de l'histoire de la Méditerranée. En effet, les Phéniciens, les Etrusques, les Grecques et les Romains ont eu une grande influence sur la dissémination des oliviers cultivés dans tout le bassin méditerranéen, en particulier d'est en ouest (Van Zeist, 1980; Besnard et al. 2001b, Terral et al. 2004).

La discordance entre la répartition des populations cultivées et oléastres a alimenté le débat sur l'origine des formes cultivées à l'échelle locale. Ainsi de nombreux travaux ont étudié la proximité génétique entre les deux compartiments à différentes échelles d'étude pour inférer l'origine des variétés cultivées (Besnard et al., 2002; Breton et al., 2008; Baldoni et al., 2006; Belaj et al., 2007). Selon le degré de similitude ou de différenciation entre les variétés cultivées et les oléastres en tant que populations d'origine, plusieurs thèses ont été formulées. Certains travaux suggèrent l'existence des échanges du matériel génétique par hybridation *via* des flux de gènes entre les oliviers domestiqués et les oléastres (Besnard et al., 2001b; Baldoni et al., 2006; Belaj et al., 2007; 2010). D'autres travaux ont proposé l'existence d'une succession de plusieurs événements de domestication (Vargas and Kadereit, 2001; Terral et al., 2004).

Au regard des résultats et les thèses proposées, une question centrale émerge sur l'étude des processus de domestication et la diversification locale de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée. En effet, nous supposons que cette région est une zone de brassage de deux pools génétiques initialement différenciées comme cela a été proposé par Besnard et al. (2001b). Par conséquent, c'est une zone qui peut être caractérisée par une plus grande diversité génétique par rapport à l'est de la Méditerranée. Deux hypothèses peuvent être formulées : (i) diffusion des variétés de l'est et qui se sont multipliées végétativement à côté des quelques variétés domestiqués localement à l'ouest de la Méditerranée ; (ii) diffusion des variétés depuis l'est et leur introgression par le pool génétique local à l'ouest de la Méditerranée. Cette question interroge la biologie de l'espèce et sa reproduction, mais elle interroge également les pratiques humaines qui gèrent et maintiennent la diversité.

Cette étude s'appuie sur les thèses avancées par les travaux antérieurs pour reconstruire l'histoire de la domestication de l'olivier. Cependant, une étape essentielle dans notre étude était de confirmer les patrons de diversité et de structure chez les oliviers cultivés et oléastres méditerranéens.

VII.2. Mise en évidence d'une domestication multilocale

L'existence de deux pools génétique chez l'oléastre en Méditerranée (déjà établie par les travaux antérieurs (Lumaret et al., 2002; Besnard et al., 2002; Terral et al., 2004; Breton et al., 2006) constitue un point essentiel pour notre étude pour inférer l'origine des variétés cultivées. L'analyse (AFC) des 504 oléastres correspondant à 24 populations à l'aide des 16 marqueurs SSR montre une structure génétique est-ouest avec la présence des individus féraux et les populations de Gialova et Cyrénaïque considérées comme des populations hybrides entre les deux pools génétiques. Des patrons génétiques similaires ont été obtenus par des travaux basés sur des marqueurs iso-enzymes (Lumaret & Ouazzani 2001), des marqueurs RAPD (Besnard et al., 2001b) ou sur des marqueurs SSR (Breton et al., 2006; Besnard et al., 2007), indiquant qu'il y a au moins deux foyers de domestication correspondant à des zones de refuges dans lesquelles l'olivier aurait persisté aux dernières glaciations (Médail et al., 2001; Terral et al., 2004). Nos résultats confirment cette structure par l'approche bayésienne (Structure $K=2$; Figure 47) et la distribution des trois lignées maternelles (Figure 45) entre les oléastres de l'est et l'ouest de la Méditerranée.

Ces résultats sont soutenus également par les travaux archéobiologiques antérieurs montrant la distribution indigène de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée (Badal et al, 1994; Figueiral et Terral, 2002; Terral et al, 2004; Baldoni et al, 2006; Carrión et al, 2010) et son exploitation antérieure au Néolithique (8000-6000 BP; Badal et al, 1994; Terral et Arnold-Simard, 1996; Terral et al, 2004). La différenciation des oléastres est-ouest est expliquée par l'existence de deux pools génétiques isolés durant le pléistocène mais aussi en lien avec une séparation due aux barrières géographiques: le désert de la Libye au sud et la mer adriatique au nord (Besnard et al., 2007). Malgré cette structure est-ouest, la présence de formes férales au sein de certaines populations d'oléastres reste un point critique de l'échantillonnage et une difficulté méthodologique (Besnard et al., 2001b; 2007). En effet, l'impact anthropique et le déplacement de formes domestiquées par l'homme conduisent à des flux de gènes entre les formes cultivées déplacées et les oléastres qui ne sont parfois négligeables.

VII.3. Structuration des variétés cultivées en 3 pools génétiques.

Nos résultats montrent plusieurs origines indépendantes chez les variétés en se basant sur la diversité des cytoplastes (12 haplotypes; Figure 37), mais avec une dominance de la lignée maternelle de l'est (95% de E1 par rapport à seulement 5% pour les autres lignées maternelles de l'ouest E2 et E3). Cette information indique que la grande majorité des variétés de l'ouest portant la lignée E1 sont au moins apparentées au pool de l'est de la Méditerranée. Cependant, l'approche bayésienne montre l'existence de trois pools génétiques structurés selon la géographie (ouest, centre et est de la Méditerranée; Figure 43). La signature génétique des variétés cultivées établie révèle la spécificité des oliviers domestiqués à l'ouest de la Méditerranée notamment au Maroc, au Portugal et en Espagne. Dans l'hypothèse où plusieurs événements de domestication locale ont eu lieu, l'introduction d'un matériel ancien et son introgression par des oliviers locaux est le scénario le plus probable (Figure 51 ; voir ci-dessous) pour expliquer ces résultats (Haouane et Khadari, 2011; annexe 2).

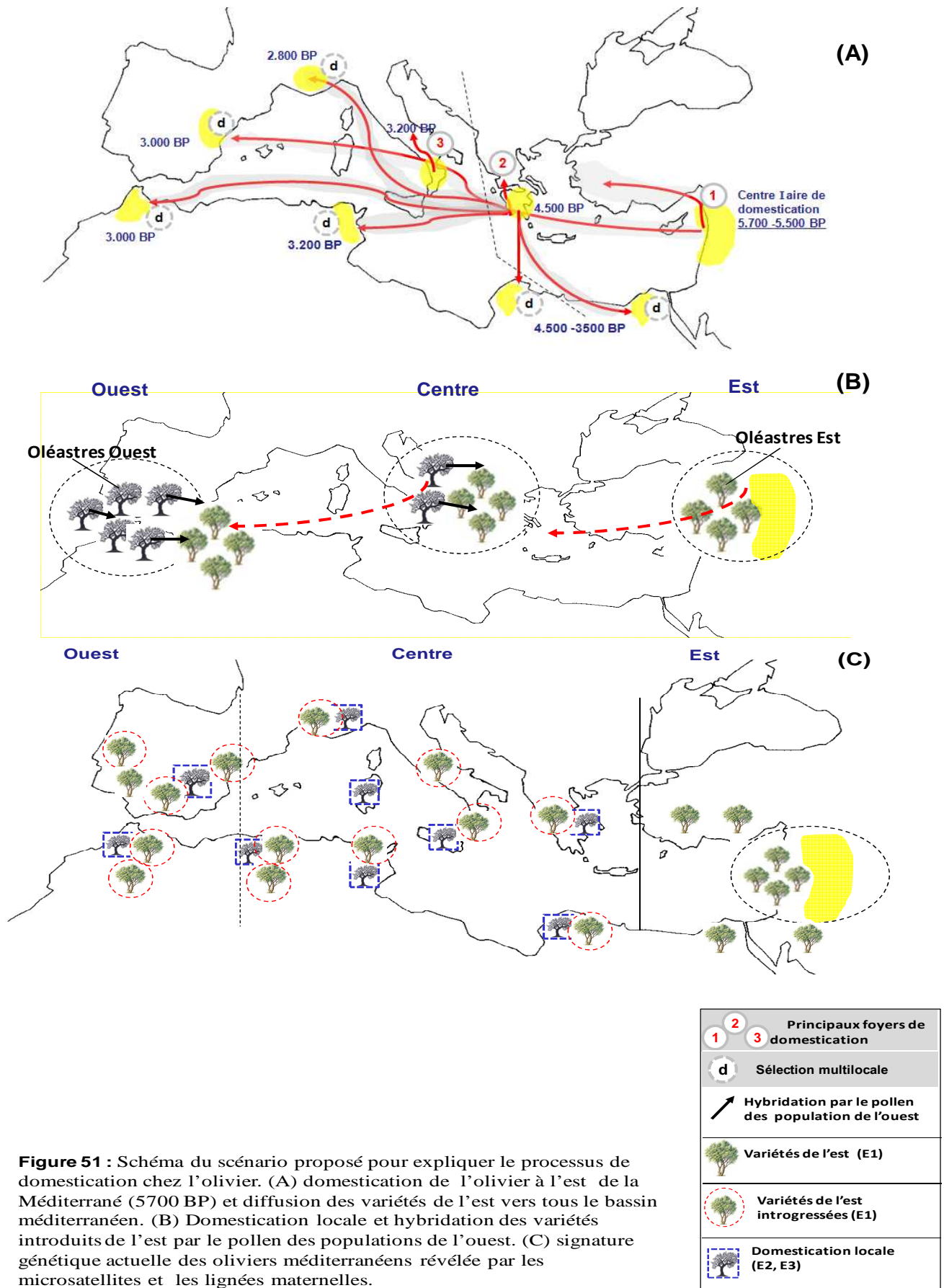


Figure 51 : Schéma du scénario proposé pour expliquer le processus de domestication chez l'olivier. (A) domestication de l'olivier à l'est de la Méditerranée (5700 BP) et diffusion des variétés de l'est vers tous le bassin méditerranéen. (B) Domestication locale et hybridation des variétés introduits de l'est par le pollen des populations de l'ouest. (C) signature génétique actuelle des oliviers méditerranéens révélée par les microsatellites et les lignées maternelles.

Ce scénario est soutenu, également, par nos résultats sur l'absence d'un gradient de réduction de la diversité génétique est-ouest qui est à l'encontre d'une simple diffusion de formes domestiquées à l'est vers l'ouest de la Méditerranée (Tableau 41; Tableau 42; Figure 53). Une telle signature génétique a été montrée chez d'autres espèces comme l'orge (Morrell & Clegg, 2006) indiquant une zone de diversification secondaire à l'ouest par rapport à l'est, croissant fertile, considéré comme centre primaire de domestication.

Ces travaux suggèrent que les variétés de l'est ont été introgressées par les variétés introduites de l'ouest. Toutefois, Morrell et Clegg (2006) concluent que le niveau de diversité nucléotidique est similaire entre les deux pools génétiques est et ouest.

VII.4. Relations entre sauvages et cultivés

Le scénario de diffusion et introgression chez l'olivier a été examiné par l'étude des relations génétiques entre les variétés cultivées et les oléastres méditerranéens. Les résultats basés sur l'approche bayésienne montrent que les variétés de l'est sont proches des oléastres de l'est (même pool génétique), alors que les oléastres et les variétés de l'ouest sont très différenciés (Figure 51). Il y a donc une discordance évidente entre ces oléastres supposés être les populations d'origine et les variétés supposées être les formes dérivées. Cette différenciation génétique est vraisemblablement le résultat d'un processus de diffusion de formes domestiquées à l'est de la Méditerranée et introgressées par les oléastres du centre et de l'ouest. Une telle signature génétique a été montrée chez la vigne (*Vitis Vinifera L.*), soutenant une origine dans le Proche-Orient et une introgression des vignes domestiquées déplacées vers l'Europe de l'ouest par la vigne sauvage locale (Myles et al., 2011) et conduisant ainsi à une différenciation des variétés cultivées de l'ouest par rapport aux sauvages locaux.

Nos résultats sont à l'encontre des conclusions de Breton et al. (2006; 2008), qui soutiennent l'idée que des variétés cultivées sont issues de populations reliques datant du tertiaire et dans plusieurs zones méditerranéennes y compris celles de l'ouest. Dans notre étude, nous considérons que l'assignation des individus à des pools génétiques (basée sur l'approche bayésienne) n'implique pas forcément son origine à ce pool car un échange des gènes entre deux pools génétiques peut complètement modifier les patrons génétiques observés comme dans le cas de nos pools génétiques cultivés du centre et de l'ouest de la Méditerranée.

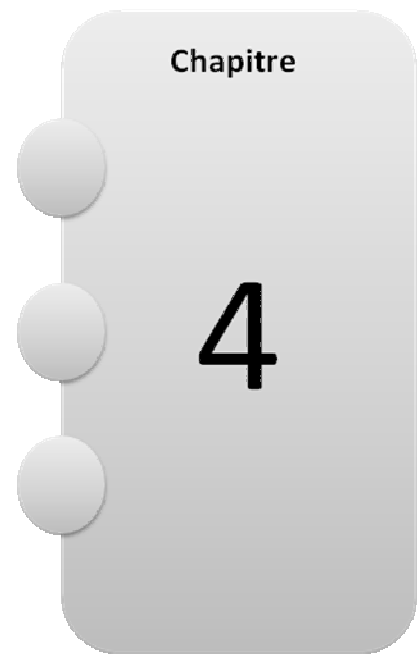
VII.5. L'approche ABC: un outil informatif pour clarifier les origines de l'olivier cultivé.

Dans cette étude, si la structure basée sur l'approche bayésienne, montre une proximité relative entre les oléastres et les cultivés de l'est, la différenciation génétique entre les oléastres et les variétés cultivées à l'ouest conduit à nous interroger sur leurs origines et sur leur processus de domestication. Nous avons adopté l'approche bayésienne ABC (Cornuet et al., 2008) pour valider le scénario de domestication le plus probable, basé sur les données observées et permettant d'estimer les taux d'introgession des variétés cultivées à l'ouest de la Méditerranée.

Nos résultats simulés à partir de différents scénarios proposés, montrent que le scénario d'introgession des variétés cultivées par les populations locales de l'ouest est le plus probable (Figure 53; Tableaux 44A et Tableau 44B). Même si les taux d'introgession ne sont pas bien estimés, l'intervalle de confiance définie nous permet de considérer les paramètres estimés sont suffisamment informatifs pour valider et retenir ce scénario.

Des travaux ethnobiologiques récents au Nord du Maroc (Aumeeruddy -Thomas., 2010, Aumeeruddy-Thomas et al. 2012) et nos travaux (chapitre II) indiquent que la sélection par semis est une pratique courante maintenue dans des agro-écosystèmes traditionnels. Des résultats similaires ont été observés chez le figuier qui fait partie des mêmes agro-écosystèmes que l'olivier, les deux arbres étant gérés par les mêmes paysans, indiquant que la reproduction sexuée est une pratique couramment utilisée pour générer la diversité à côté de la variation somaclonale engendrée par la multiplication végétative (Achtak et al., 2010, Hmimsa et al., 2012). La situation que nous avons décrite chez l'olivier semble être tout à fait semblable à des situations qui prévalent chez d'autres plantes à multiplication végétative (McKey et al., 2010). En effet, des travaux chez le Manioc, la pomme de terre et l'igname ont montré que les pratiques paysannes traditionnelles impliquent souvent la sélection à partir de semis dans le champ (Quiros et al, 1992; Roa et al. 1997; Elias et al. 2000; Scarcelli et al., 2006). Ces travaux ont montré, par ailleurs, que ces pratiques maintiennent un processus évolutif et qui est en partie responsable de la diversité observée chez les variétés cultivées (McKey et al., 2010).

Discussion générale



Chapitre IV. Discussion générale

Dans ce chapitre, je discute les résultats issus du croisement des approches ethnobiologique et génétique (chapitre II et III) en abordant les points suivants :

(1) Pertinence des questions de recherche, des méthodologies et des approches utilisées et les limites associées.

(2) Validation des résultats obtenus et pertinence du croisement entre l'ethnobiologie et la génétique.

(3) Les principaux résultats: acquis scientifiques et retombée appliquées.

Concernant les processus de domestication de l'olivier, la discussion portera sur le mécanisme de diversification et une analyse entre domestication ancienne et actuelle, et le rapport entre la reproduction sexuée et clonale. Dans ce contexte, des arguments seront apportés afin de proposer des processus de sélection et des pratiques de diversification qui existent probablement depuis des périodes anciennes et qui ont été perpétués jusqu'à nos jours.

(4) Une réflexion dans le cadre général de l'évolution de la diversité des plantes à multiplication clonale et la nécessité de la conservation des ressources génétiques par des approches complémentaires *in situ et ex-situ* est proposée. Les résultats de cette thèse montrent que la diversification variétale est un processus dynamique et continu plaidant en faveur de la conservation *in situ*. Cette stratégie de conservation sera discutée à la lumière des interrogations suivantes:

-Qu'elle est l'unité de conservation : l'agro-écosystème ou la variété ?

-Notion de la variété définie par les différents acteurs et comment est-elle transmise d'une génération à une autre ?

-Comment les agro-écosystèmes traditionnels évoluent-ils face à l'impact de variétés améliorées ?

-Comment les paysans répondent à ces changements?

5) Enfin, les stratégies de conservation *in situ* se trouvent limitées par plusieurs facteurs socio-économiques, politiques, ce qui nous conduit à nous interroger sur une approche complémentaire fondée sur la conservation *ex-situ*.

L'étude de l'agrobiodiversité et des processus de diversification issus des pratiques paysannes, donnant lieu à des ressources génétiques, est un domaine d'étude où des démarches complémentaires entre sciences biologiques et sciences humaines et sociales s'imposent. Ce type d'études exige une approche intégrant la composante sociale généralement négligée par les généticiens qui se sont intéressés principalement par l'origine des espèces cultivées, aux caractères ou syndrome de domestication et à la diffusion des formes domestiquées. Il convient de rappeler que la diversité des plantes cultivées est le fruit d'interactions entre des facteurs biologiques et anthropiques qui dépendent de l'espèce étudiée, de sa biologie, de son histoire évolutive ainsi que des processus de sélection exercés par les sociétés humaines. L'action humaine est liée à un ensemble de savoirs locaux et des pratiques qui dépassent parfois le cadre local par le fait de facteurs telles que la commercialisation sur de courtes ou de longues distances et les politiques publiques qui interagissent sur les pratiques agronomiques locales.

I.1. Pertinence des questions de recherche, des méthodologies et des approches utilisées et les limites associées.

I.1.1. Rappel du contexte

La question centrale de ma thèse avait pour objectif d'étudier les processus de domestication et de diversification de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée. Cette question est centrale compte tenu de la situation géographique de l'ouest de la Méditerranée, considérée comme une zone de diffusion et un point de rencontre entre deux pools génétiques initialement différenciés. La majorité des travaux de nature phylogéographique antérieurs soulignent la difficulté à déterminer les origines des variétés cultivées étant donné que la majorité des oliviers cultivés portent une lignée maternelle de l'est (chapitre I et chapitre III). D'autres travaux ont formulé des hypothèses qui paraissent très cohérentes quant à la signature génétique observée. Ces travaux considèrent l'existence d'au moins deux foyers de domestication avec une importante diffusion de l'olivier cultivé de l'est méditerranéen où il a été domestiqué dans un premier temps, vers l'ouest de la Méditerranée (Zohary et Spiegel-Roy, 1975; Besnard et al., 2001b; Kaniewski et al., 2012). Besnard et al (2001b), sur la base de la signature génétique de certaines variétés de l'ouest ayant un profil moléculaire intermédiaire entre les oléastres de l'ouest (groupe 1) et les variétés de l'est, ont proposé l'hypothèse d'hybridation. Récemment, une étude phylogéographique de l'olivier

méditerranéen, basée sur la variation de la séquence complète du génome chloroplastique (Besnard et al., 2011) et sur les approches ABC pour estimer les temps de divergence, montre que les trois lignées maternelles E1, E2, et E3 sont ancestrales ayant évolué bien avant le Néolithique (Besnard et al., soumis). Par conséquent, mes questions de recherche se trouvent dans un contexte scientifique pertinent. Ces questions interrogent la biologie de l'espèce et en particulier sa reproduction par voie sexuée et clonale, mais également les pratiques humaines qui agissent sur la sélection, la gestion et le maintien de la diversité.

En effet, les premiers travaux en ethnobiologie (Aumeeruddy-Thomas, 2010 et Aumeeruddy-Thomas et al. 2012) ont montré un ensemble de pratiques portant sur des processus de sélection, de gestion et de maintien de la diversité des oliviers au Maroc. Ces travaux basés sur la très grande pérennité d'espèces telles que le figuier et l'olivier, la continuité sur un temps très long des pratiques de reproduction végétative, proposent une hypothèse de domestication des espèces arborées cultivées en Méditerranée. Cette hypothèse est fondée sur une continuité des représentations, des pratiques et des usages entre les arbres issus de semis (oléastres chez l'olivier) et des arbres issus de multiplication végétative (les variétés greffées ou bouturées) favorisant des processus de domestication continues. Ces travaux montrent, en outre, la coexistence de ces deux formes dans le domaine cultivé ainsi qu'un ensemble de pratiques sociales et des approches de classification (héritage, pratiques d'entretien des deux types d'arbres, clonés et issus de semis) qui attestent d'une réelle intégration des deux formes d'arbres au sein de l'agro-écosystème. Dans ce contexte, l'approche ethnobiologique nous semble très pertinente pour analyser les savoirs et les pratiques de diversification actuelles dans les agro-écosystèmes traditionnels d'une zone d'extrême diffusion à l'ouest de la méditerranée, le Maroc.

Dans cette thèse, nous avons reformulé les questions et les hypothèses existantes de la façon suivante :

- (i) une coexistence entre variétés sélectionnées localement et variétés introduites à partir de l'est de la Méditerranée et maintenues par clonage.
- (ii) une sélection locale à partir des formes de l'est introgressées par le pool génétique local, situation qui peut être qualifiée de domestication secondaire ou de processus de diversification.

Pour répondre aux questions posées et valider l'une des deux hypothèses proposées, j'ai effectué un choix concernant les approches et les méthodologies utilisées. En m'appuyant sur la génétique des populations (en particulier la phylogéographie) qui permet d'examiner une séquence temporelle longue (avant et pendant le Néolithique) à une échelle spatiale importante, la Méditerranée, j'ai utilisé les marqueurs moléculaires (microsatellites nucléaires et chloroplastiques) pour estimer les paramètres de diversité et de différenciation génétiques et adopté les approches bayésiennes (STRUCTURE et ABC) pour tester des scénarii évolutifs et valider le plus probable. Par ailleurs, j'ai adopté une approche ethnobiologique qui a consisté à analyser les savoirs concernant la diversité intra-spécifique dans le cadre d'un dispositif d'enquête à l'échelle nationale et à un niveau local. Pour ce dernier, j'ai réalisé une étude détaillée de cas localisés dans deux grandes régions du Maroc, le nord et le centre-sud qui se distinguent par des itinéraires agricoles différents pour la culture de l'olivier ainsi qu'une histoire ancienne de mise en culture de l'olivier très différents. Les données de nomenclature vernaculaire, les données issues du discours autour des valeurs et des usages des variétés d'olivier ont été analysées par des approches qualitatives d'analyse des savoirs (Netdraw) et quantitatives (MCA), couplées à une analyse ethnobiologique de la signification de ces discours compte tenu de facteurs historiques et sociologiques.

Le croisement entre l'approche génétique et ethnobiologique sous-entend aussi la combinaison entre des travaux de laboratoire et des travaux de terrain avec des difficultés intrinsèques à chacune de ces approches.

I.1.2. Méthodologie d'échantillonnage

Pour différentes espèces domestiquées, les ancêtres sauvages ont été identifiés en combinant les données sur la morphologie, la répartition géographique et l'écologie des espèces sauvages existantes ainsi que les données archéobotaniques (Glémin et Bataillon, 2009). Chez les espèces fruitières pérennes, l'échantillonnage des populations sauvages non ou peu impactées par les formes domestiquées constitue souvent une difficulté méthodologique car les populations sauvages et domestiquées sont souvent très similaires. En effet, les conséquences de la domestication sur les espèces pérennes et ligneuses tels que les arbres fruitiers semblent être beaucoup plus diffuses par rapport aux espèces herbacées qui montrent un syndrome biologique très clair de domestication séparant le sauvage (ancêtre) du cultivé (domestiqué). Ainsi, les manifestations apparentes du passage au cultivé se

limitent à la présence des fruits parthenocarpiques chez le figuier (Khadari *et al.*, 2005b) et le bananier (Miller et Gross, 2011). Chez la vigne, la forme cultivée, *Vitis vinifera L. vinifera* est hermaphrodite, alors que la forme sauvage, *V. v. sylvestris* est généralement dioïque (Lacombe *et al.*, 2003; This *et al.*, 2006). L'olivier étant une espèce frutière ligneuse et longiforme, n'échappe pas à cette règle où il y a une difficulté dans la séparation entre les populations d'oléastres et les variétés cultivées. Cette difficulté méthodologique d'échantillonnage a été mentionnée par d'autres auteurs considérant la continuité d'échanges de flux de gènes entre les deux formes, qui pourraient parfois ne pas être négligeables (Besnard *et al.*, 2001b; Breton *et al.*, 2006; Belaj *et al.*, 2007). Dans notre cas d'étude, nous avons recherché des populations sauvages situées en dehors des zones de cultures de l'olivier. Cela nous a conduit à distinguer entre les deux formes potentielles chez cette espèce : (i) des oliviers cultivés (*ssp. europaea var. europaea*) plantés par l'homme par voie végétative (bouturage ou greffage): agro-écosystèmes traditionnels, vergers anciens; (ii) des oliviers spontanés (*ssp. europaea var. sylvestris*) issus de germination à partir de noyaux. Ces dernières formes ont des origines variées : (a) des plantes échappées de culture ou des formes ensauvagées ou férales; (b) des plantes issues des croisements entre variétés ou entre variétés et oliviers sauvages (formes férales) et (c) de véritables sauvages qui n'ont pas ou peu été en contact avec les oliviers cultivés.

La proximité entre l'oléastre et les variétés cultivées traduit une réalité biologique et sociale qui consiste en l'existence d'un *continuum* entre les oliviers sauvages et les formes domestiquées. Un tel continuum est le résultat d'interactions entre d'un part, les caractéristiques écologiques et génétiques de cette espèce et d'autre part les pratiques paysannes. Il renseigne également sur l'importance socioculturelle de formes issues de semis dans les agro-écosystèmes, considérées comme un réservoir pour la sélection de nouveaux génotypes qui pourraient être intégrés dans le stock du cultivé comme cela a été proposé et soutenu par les travaux de thèse sur le figuier (Achtak, 2009) et par Achtak *et al.* (2010). Dans un contexte similaire, l'oléastre ne peut pas toujours être défini comme une forme sauvage assignée à des populations naturelles ancestrales dont l'évolution est indépendante de l'influence humaine. Cette continuité entre l'oléastre et le cultivé a été mise en évidence également par les travaux ethnobiologiques concernant les pratiques, les usages et la classification de l'oléastre au sein des agro-écosystèmes du Nord du Maroc (Aumeeruddy-Thomas 2010, Aumeeruddy-Thomas *et al.* 2012).

I.1.3. L'outil moléculaire.

Dans cette thèse, les travaux génétiques ont été basés sur des marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques.

I.1.3.1. les microsatellites.

Les microsatellites sont des marqueurs codominants, multi-alléliques, transférables et très polymorphes (Tautz et al, 1986; Litt et Luty, 1989). En raison de leur niveau élevé de polymorphisme, ils constituent un outil très puissant dans la détermination de la parenté (Queller et al, 1993; Blouin et al., 1996) et l'évaluation de la variabilité intra et inter-population (Bowcock et al, 1994; England et al 1996; Favre et al., 1997). Ils sont considérés comme l'un des systèmes des marqueurs les plus connus et qui sont largement utilisés dans les études sur la diversité génétique des plantes, le déséquilibre de liaisons, les cartes génétiques et les techniques de sélection assistés par marqueurs. De nombreux travaux sur l'olivier ont utilisé les microsatellites, démontrant la capacité de ces marqueurs dans l'étude des flux de gènes entre les oléastres et les variétés cultivées (Breton et al., 2006, Belaj et al., 2007; 2010). Sarri et al., (2006) soutiennent l'idée que ces marqueurs sont des outils fiables pour la caractérisation de l'olivier. Récemment, Baldoni et al., (2009) ont proposé une liste consensuelle de 11 marqueurs SSR pour établir une base de donnée commune chez l'olivier. Ces critères de choix moléculaires combinés à la facilité technique et à la rapidité du génotypage au moyen d'appareillage semi-automatique (par exemple : le séquenceur ABI 3130 XL utilisé dans notre étude) justifient l'utilisation des microsatellites dans des études telle que la génétique des populations.

I.1.3.2. les marqueurs chloroplastiques.

Comme nous l'avons vu dans le chapitre I, les génomes chloroplastiques se caractérisent par un taux de mutation très faible permettant de détecter des événements anciens, par l'absence de recombinaison et par la transmission uniparentale. Elle est souvent maternelle chez les angiospermes comme dans le cas de l'olivier (Besnard et al., 2002) Ces propriétés rendent ce polymorphisme pertinent pour mieux détecter les traces évolutives telles que la dérive génétique et permet de retracer les voies de diffusion maternelle en examinant les flux de gènes par graines (Dumolin-Lapègue et al., 1997; Besnard, 2009). Ces critères permettent de révéler une structuration génétique plus forte et constituent donc une source idéale de marqueurs dans les études de phylogéographie. L'étude du polymorphisme chloroplastique pourrait apporter également un éclairage sur les interactions inter et intra-espèces au cours

de l'évolution: comme les phénomènes d'introgession et d'hybridation (Clegg *et al.* 1991, Rieserberg et Soltis 1991). L'ensemble de ces caractéristiques et atouts est complémentaire au polymorphisme nucléaire pour une étude phylogéographique pertinente.

I.1.4. limites de l'outil moléculaire

I.1.4.1. Limites des microsatellites nucléaires

La question qui se pose est de savoir si ces marqueurs sont pertinents et adéquats pour ma question de recherche. Pour beaucoup d'applications en génétique des populations, il est important de connaître la fréquence des mutations des microsatellites et la façon dont les nouveaux allèles sont créés par mutation, car tous les microsatellites n'évoluent pas sous le même modèle de mutation (Cornuet *et al.*, 2006). Zink et Barrowclough (2008) notent que les microsatellites sont difficiles à étudier en raison de leur processus de mutation complexes; les taux de mutation des microsatellites peuvent varier selon les locus et à travers des allèles au sein du même locus. Ces auteurs soulignent les limites de ces marqueurs quant aux études phylogéographiques. En effet, les taux extrêmement élevés d'évolution, l'homoplasie de taille et d'autres artefacts de génotypage comme par exemple, les allèles nulles, peuvent constituer des limites à ces études (Rubinsztein *et al.*, 1999). Dans ma thèse, j'ai réalisé plusieurs lectures et vérifications des données microsatellites avant d'établir la base de données qui a servi aux analyses de génétique des populations effectuées.

I.1.4.2. Limites des marqueurs chloroplastiques

Les marqueurs cytoplasmiques sont des marqueurs de choix pour les études phylogéographiques lorsqu'ils correspondent à un polymorphisme suffisamment informatif. Chez l'olivier, une variation faible des séquences de l'ADNcp a été mise en évidence entre les espèces du complexe *Olea* (0.3% entre les haplotypes les plus distants; Besnard *et al.*, 2009 ; 2011). Le développement des marqueurs chloroplastiques de type PCR-RFLP et des microsatellites de type insertion/délétion (Besnard *et al.*, 2003) a permis de mettre en évidence 40 haplotypes classés en 7 lignées où chaque lignée présente une distribution géographique bien délimitée (Besnard *et al.*, 2007).

I.1.5. Approches adoptées: atouts et limites.

Afin d'étudier les processus de domestication à l'ouest de la Méditerranée, j'ai adopté des approches classiques et bayésiennes pour l'analyse de la diversité et la structure génétique au niveau local dans un premier temps. J'ai donc analysé les variétés cultivées dans une zone située à l'extrême ouest de la diffusion de l'olivier, le Maroc. L'étude n'a pas été concluante quant à la signature génétique observée et aux conclusions proposées sur les origines et les processus de domestication et diversification de l'olivier. L'approche d'étude devient pleinement informative lorsqu'elle est étendue à l'échelle du bassin méditerranéen. Pour cela, je me suis appuyé sur la collection *ex-situ* (OWGB, Marrakech). Bien qu'elle comprenne essentiellement les variétés les plus connues dans chacun des pays méditerranéens partenaires (peu de variétés mineurs et locales sont prises en compte), elle permet de donner une image globale de la diversité cultivée en Méditerranée. L'analyse du polymorphisme nucléaire permet de détecter si la structure génétique suit la distribution géographique de variétés analysées. En revanche, l'analyse du polymorphisme chloroplastique permet de détecter les variétés cultivées issus vraisemblablement de la domestication locale de celles qui sont diffusées par l'homme au cours des processus de domestication.

Nos résultats montrent que l'olivier cultivé est structuré en trois pools génétiques selon les trois zones géographiques ouest, centre et est de la Méditerranée. Toutefois, la majorité des variétés ont la lignée maternelle de l'est (95 %; chapitre III). Cette situation est semblable à celle trouvée au Maroc (Khadari et al., 2008; Chapitre III), bien que les variétés soient classées en deux pools génétiques (ouest et centre de la Méditerranée). Partant de ces résultats, la signature génétique observée montre des événements de domestication primaire locale et des processus de domestication et de diversification variétale à partir de semis des variétés de l'est introgressées par les populations locales de l'ouest. Ces résultats soutiennent l'hypothèse de la diffusion des variétés cultivées domestiquées à l'est et leur introgression par le pool génétique locale de l'ouest. Cette situation contraste complètement avec les processus de sélection et de diversification variétale chez le figuier qui s'opèrent à une échelle très locale (Khadari et al., 2009; Achtak et al., 2010).

Cette approche se trouve limitée sans la comparaison des variétés cultivées avec les oléastres méditerranéens (formes sauvages). L'analyse des oléastres est proposée pour vérifier la structure des populations d'oléastres par rapport aux variétés cultivées, afin de détecter les

phénomènes d'introgession présumés, en particulier à l'ouest de la Méditerranée. Cette approche suppose que les populations d'oléastres aient évolué de façon naturelle indépendamment de l'homme. Il est difficile de vérifier une telle hypothèse à cause des caractéristiques écologiques et génétiques des deux formes impliquant l'existence des phénomènes de flux de gènes entre les formes issus de semis et les formes cultivées. En m'appuyant sur la différenciation entre les populations d'oléastres, chaque groupe de variétés peut être apparenté au groupe génétique «sauvage» le plus proche, considéré comme le groupe d'origine présumé. Cette approche est facilitée par la méthode d'analyses bayésiennes implémentée dans le programme STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) qui consiste à assigner les individus à des populations prédéfinies sans *a priori* sur les origines géographiques. Dans cette étude, j'ai adopté un modèle avec admixture (introgession) et en considérant que les fréquences alléliques sont corrélées entre elles. Ce modèle suppose que les différents gènes d'un individu peuvent être hérités de différentes populations.

J'ai adopté une approche bayésienne ABC (Cornuet et al., 2008) en vue d'identifier le scénario de domestication le plus plausible en estimant le taux d'introgession des variétés cultivées à l'ouest. Dans les modèles ABC testés, nous n'avons pas pris en compte l'effet de la migration, alors que le processus de domestication de l'olivier est marqué par la diffusion. En effet, les populations étudiées sont supposées dériver de populations panmictiques⁴⁵ ancestrales à un moment donné dans le passé sans qu'elles soient reliées par la migration. De nos travaux sur les simulations ABC, nous retenons comme principal résultat le fait que le scénario basé sur l'introgession est le plus probable pour expliquer les origines des variétés cultivées au centre et dans l'ouest de la Méditerranée. Il nous semble évident que les effets liés à la migration peuvent être importants et devraient être pris en compte pour compléter l'étude.

⁴⁵ Population panmictiques : c'est une population naturelle où tous les individus ne choisissent pas leur partenaire sexuel ni en fonction de leur génotype, ni en fonction de leur phénotype (= panmixie) et que la rencontre des gamètes se fait au hasard (= pangamie).

Dans son sens théorique, la panmixie est un système de croisement souvent utilisé dans les modèles de la génétique des populations considérant qu'il y a absence de sélection, de migration, de mutation et un effectif infini. Cette hypothèse ne peut jamais être réalisée v

I.2. Validation des résultats obtenus et pertinence du croisement entre la génétique et l'ethnobiologie.

I.2.1. Croisement entre approche génétique et ethnobiologique

En s'appuyant sur la théorie de Rindos (1984), la domestication des plantes nécessite une méthodologie de recherche intégrative qui regroupe un ensemble de données écologiques, ethnobotaniques et génétiques dans le but d'interpréter les résultats de génétique des populations et les processus d'origine humaines ayant affecté l'histoire évolutive des plantes cultivées. En outre l'approche ethnobiologique peut également révéler les traits culturels d'une société à travers la façon dont elle sélectionne et gère ses plantes cultivées. Les travaux réalisés au Maroc (Hmimsa, 2009; Achtak, 2009 ; Achtak et al., 2010; Hmimsa et al., 2012) ont montré que la grande diversité variétale du figuier sont le résultat d'interactions entre facteurs biologiques et sociales : (i) la biologie du figuier, espèce dioïque dont les arbres femelles peuvent être bifères ou unifères, parthenocarpiques ou non parthenocarpiques (ii) la place centrale qu'occupe le figuier dans les agro-écosystèmes traditionnels, notamment dans le nord du Maroc iii) l'organisation familiale et sociale; et (iv) les pratiques et les usages. Des travaux récents, utilisant une approche génétique et ethnobotanique, montrent que la domestication de l'amandier en Méditerranée se traduit par un syndrome social de domestication plus fort que le syndrome biologique (Delplancke, 2011). Ces travaux indiquent l'existence d'une interaction continue et dynamique entre des arbres qui présentent différents degré de domesticité, multipliés essentiellement par semis, suggérant un processus de domestication qui n'est pas instantané, rapide, mais véritablement diffus traduisant un phénomène continu. Ces différents travaux soulignent l'importance de travailler selon une approche interdisciplinaire impliquant la biologie et les sciences sociales (anthropologie, ethnobiologie et histoire), mais aussi l'intérêt de ce type de croisement pour la compréhension des facteurs évolutifs associés à la domestication des espèces fruitières.

Dans ma thèse, j'ai adopté une approche interdisciplinaire (génétique et ethnobiologique) dans le but de comprendre les processus de diversification variétale chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée en abordant les questions de recherche suivantes: (i) Quelles sont les relations génétiques entre les oléastres et les variétés cultivées ? (ii) Quelles sont les origines des variétés cultivées à l'ouest de la Méditerranée; (iii) Quel est le scénario le plus plausible de l'évolution de l'olivier au cours de sa domestication, en particulier à l'ouest de la Méditerranée; (iv) Comment les paysans gèrent et maintiennent la diversité dans les agro-

écosystèmes traditionnels du Maroc ; (v) la domestication est-elle un processus continu chez l'olivier?

Des questions sous-jacentes émergent en traitant un tel sujet, en particulier chez une plante qui se multiplie par clonage : (i) Quel est le rapport entre la reproduction sexuée et le clonale dans les processus de diversification variétale de l'olivier ? (ii) Quelle est la part de la biologie par rapport à celle des pratiques paysannes dans le maintien et la gestion dynamique de la diversité variétale?

I.2.2. Limites et difficultés du croisement entre deux champs disciplinaires

Dès le début de ce travail de thèse, nous nous étions confrontés à une première difficulté qui réside dans les logiques propres de chacune des deux disciplines adoptées. Dans les études menés par l'approche ethnobiologique, nous étions amenés à travailler avec des données, le plus souvent qualitatives, en examinant une séquence temporelle limitée à l'actuel et à une échelle géographique locale réduite au village et à l'agro-écosystème. En revanche, en génétique des populations, nous avons examiné le temps long correspondant à la période avant et pendant le Néolithique et à l'échelle méditerranéenne et ce à l'aide d'une démarche basée sur les données quantitatives. Par ailleurs, l'absence d'une formation formelle en ethnobiologie, avant ma thèse, a rendu difficile l'interprétation de certains résultats qui suppose des approches linguistiques, lexicales, mais également le fait de relier les données à des contextes sociaux et historiques. Dans le cadre de cette thèse qui impliquait un volet d'études conséquent sur la génétique des populations, il n'était pas possible d'aborder en détails les facteurs, sociaux, culturels et historiques des agro-écosystèmes étudiés.

La diversité culturelle des groupes sociaux étudiés n'a pas été prise en compte dans cette étude. Des travaux ont montré que des facteurs de diversité culturelle comme la langue peut influencer sur la diversité génétique entre les différentes groupes sociaux comme dans le cas du maïs en Mexique (Perales et al., 2005). Approcher les variations culturelles à l'échelle du Maroc aurait nécessité deux fois plus de temps sur le terrain, temps dont nous ne disposions pas. Il aurait aussi fallu que nous apprenions le berbère ou que nous identifions un interprète qui ne déforme pas les résultats de l'enquête. Enfin, nous avons fondé notre approche sur l'apport d'un expert de l'INRA, lui aussi arabophone, qui de surcroît apporte son point de vue sur le terrain sur l'identification des variétés. Ce dernier conversant nécessairement aussi en arabe avec les interlocuteurs locaux, il était difficile dans ces

conditions de distinguer la part de la variation culturelle au Maroc liée d'une part, aux groupes sociaux berbères et d'autre part, aux groupes sociaux arabophones.

I.3. Principaux résultats de la thèse

I.3.1. Acquis scientifiques

I.3.1.1. Domestication primaire versus secondaire à l'ouest: diffusion et introgression

Cette thèse nous a permis de valider le scénario selon lequel les processus de diversification variétale chez l'olivier à l'ouest de la Méditerranée résultent d'une sélection à partir des oléastres locaux mais surtout d'une diversification à partir des variétés de l'est introgressées par le pool génétique local de l'ouest (domestiqué ou non ; Haouane & Khadari., 2011; Annexe 2). Ce scénario de diffusion associée à l'introgression des variétés cultivées de l'est est démontré par les résultats génétiques basées sur l'approche bayésienne (STRUCTURE; Pritchard et al., 2000) et l'approche ABC (Cornuet et al., 2008). Enfin, l'approche ethnobiologique dans le nord du Maroc montre que l'oléastre fait partie intégrante de l'agro-écosystème et fait l'objet de sélection et d'usages divers et variés (greffage sur l'oléastre, utilisation de l'huile de l'oléastre). Aumeeruddy-Thomas (2010) a mis en évidence une classification des oléastres en Berri Meslal (à fruit présentant un fort calibre) et Berri rakek (Berri dont le fruit a un petit calibre). Ces travaux démontrent des processus de classification et des stades préliminaires à des processus de sélection et de domestication. L'insertion des arbres issus de semis dans le domaine cultivé, les modes de traitement (taille de formation similaire aux oliviers greffés, labour aux pieds des arbres), la transmission de ces arbres dans le cadre de l'héritage, sont autant d'éléments démontrant leur statut d'arbres domestiqués sur le plan social, bien qu'ils n'aient pas encore fait l'objet de clonage (Aumeeruddy-Thomas 2010). Nos travaux confirment ces résultats qui soulignent l'importance des processus en cours de sélection à partir d'oléastres maintenus dans le domaine cultivé. En effet, nos observations montrent que les oliviers spontanés sont présents et exploités pour l'huile dans 14 sites parmi les 16 sites visitées dans le nord du Maroc. En outre, notre analyse *NETDRAW* montre que le "nœud" représenté par l'oléastre est relié à un grand nombre de facteurs qui qualifient l'oléastre, dont 6 sont en commun (Quantité, qualité et usage de l'huile, le greffage, Héritage, origine locale) entre l'oléastre et les variétés cultivées. Ces travaux nous permettent de conclure que les oléastres et leur mode de gestion dans le nord du Maroc s'inscrivent dans une continuité qui favorise des événements d'introgression.

I.3.1.2. Système de reproduction: sexualité versus clonalité

L'ensemble de nos données génétiques et ethnobiologiques montrent que la domestication chez l'olivier n'est pas un processus instantané comme le soutient Zohary (2004), mais un processus long et continu. Ce processus implique une interaction dynamique et continue entre toutes les formes issues de semis (oléastres) et les variétés cultivées multipliées végétativement. Ces formes font partie intégrante des espaces agricoles domestiqués. Elles sont liées à la perpétuation d'un système de reproduction sexuée consciente et qui coexistent avec les variétés cultivées sélectionnées et multipliées végétativement. Selon ce scénario, les individus issus de semis contribuent vraisemblablement de manière continue au pool génétique cultivé (domestiqué) soit par des efforts de sélection conscient par les paysans visant des caractères d'intérêt, ou à travers le flux de gènes naturels. Ce phénomène est non perçu par les paysans que l'on pourrait qualifier « d'inconscient », mais qu'ils peuvent favoriser dans certains cas en favorisant la pollinisation croisée entre les oléastres et les variétés cultivées. Cette diversité sélective exercée par l'homme signifie que la domestication englobe une vaste gamme de scénarii d'adaptation. L'existence de ce système mixte intégrant les deux systèmes de reproduction (sexuée et végétative) a été identifié par de nombreux auteurs chez différentes espèces, en particulier les espèces fruitières et pérennes (Bourgiba et al., 2010; 2012 Achtaq et al., 2010, Delplancke, 2011). Par conséquent, ces plantes affichent un syndrome de domestication qui n'est pas directe et clairement identifié mais qui a été qualifié par McKey et al., (2011) de syndrome « idiosyncrasique », c'est à dire que chaque plantes réagit différemment vis-à-vis des processus de domestication. Ces résultats changent notre vision sur les processus de domestication des espèces multipliées végétativement.

I.3.1.3. Processus de classification favorisant la diversification

L'analyse du système de classification des oliviers cultivés dans les agro-écosystèmes traditionnels du Maroc (chapitre II) montre un processus classificatoire complexe qui est lié aux relations culturelles, économiques et sociales tissées entre les habitants et cet arbre depuis de nombreuses générations. Nous démontrons que le système de nomenclature obéit à des critères de classification qui sont peu stables et souvent assez fluides entre les différentes catégories nommées. Ce manque de stabilité et cette fluidité sont en partie liés au fait que les différentes localités étudiées au Maroc ne partagent pas nécessairement les

mêmes appellations, mais aussi parce que les entités reconnues (ex : Zeitoun, Meslala) sont plus définies par la finalité des usages qu'en font les paysans que par le fait que ces variétés soient différentes génétiquement ou même morphologiquement. Un tel contexte peut à la fois favoriser la perte de variété (par accident ou par absence d'usage) mais aussi l'intégration dans cette appellation de nouvelles variétés apparues au gré des mutations somatiques ou de la sélection d'un arbre issu de semis présentant un caractère particulièrement intéressant. En outre, nous démontrons une tendance générale qui consiste à valoriser l'ancien, le local, et ce qui a été transmis par les ancêtres. La très grande pérennité de l'olivier associée à l'utilisation de catégories d'olives aux contours flous et inclusifs, induit un processus de diversification et de maintien de la diversité sur plusieurs générations humaines. Dans ces systèmes, le paysan se réfère à des critères de classification liés à l'ancienneté, l'origine ou d'autres critères d'intérêt comme la qualité de l'huile. Il en résulte que bien que l'espèce soit multipliée végétativement, un clone ne correspond pas nécessairement à un seul nom même si la correspondance existe dans certains cas, comme dans la plupart des nomenclatures appliquées à des plantes multipliées végétativement qu'il s'agisse du figuier ou des plantes à tubercules (Elias *et al.*, 2001; Scarcelli *et al.*, 2006; Khadari *et al.*, 2008; Achtak *et al.*, 2010). Hmimsa *et al.* (2012) montrent, par exemple, que des variétés dont les phénotypes sont absolument semblables peuvent porter un nom différent d'un village à l'autre pour des raisons de différenciation identitaire entre des patrilignages voisins. De même, nos travaux montrent que deux variétés qui sont du même génotype, celui de la variété *Picholine marocaine*, portent des noms différents qui sont Zeitoun et Lghr's. Une variété proviendrait des générations précédentes qui ont habité le territoire et la multipliaient par greffage sur oléastre et l'autre est issue d'une bouture provenant d'une pépinière et a été imposée dans le cadre d'un projet de développement par les services de l'état. Outre les caractères morphologiques, nous constatons que les variétés sont classées par les paysans en prenant en compte l'histoire sociale, les techniques de multiplication et les contextes politiques. Cette situation conduit à nous interroger sur la notion de la variété au sens du paysan, les modalités de transmission aux générations suivantes et sa perpétuation au cours du temps.

La situation identifiée au Maroc indique, dans tous les cas, une situation de gestion extrêmement dynamique de gestion de la diversité variétale qui nous amène à réfléchir sur les effets des critères de sélection appliqués par les sélectionneurs qui sont à la recherche de critères variétaux extrêmement stables pour toutes les espèces sous sélection et qui sont

proposés dans le cadre de différentes politiques agraires pour remplacer les variétés traditionnelles dans les agro-écosystèmes y compris ceux qui sont traditionnels et vivriers.

I.3.2. les retombées appliquées.

I.3.2.1. Conservation des ressources génétiques de l'olivier

En situation de sympatrie, et selon la nature allogame ou autogame des variétés cultivées, une proportion plus ou moins grande d'hybridation est attendue. Ces hybridations contribuent à l'évolution du complexe sauvage/cultivé car des introgressions de caractères sauvages dans les formes cultivées et réciproquement sont alors possibles. Ces capacités d'hybridation ont été utilisées longtemps par les sélectionneurs pour introduire des caractères d'intérêt dans les espèces cultivées (Auriau et al. 1992). Parallèlement, ces auteurs supposent aussi que la sélection paysanne permet d'introgresser des caractères d'intérêt dans les variétés cultivées. Cependant, bien que ces idées soient avenantes, notamment pour argumenter en faveur de la conservation *in situ*, peu d'études génétiques ont démontré l'utilisation de la diversité sauvage par les paysans au sein des agro-écosystèmes traditionnels (Wood et Lenné 1997; Scarcelli et al., 2006).

Un des résultats majeurs de cette thèse montre que les agro-écosystèmes traditionnels constituent des zones de diversification variétale des ressources en olivier qui devraient faire l'objet de plans concertés de conservation par les paysans en tenant compte à la fois des besoins de conservation des patrimoines bio-culturels (culturels, biologique et génétiques) en jeu et de la nécessité que le paysan puisse faire évoluer son exploitation en assurant un revenu minimum. La tendance et l'évolution des systèmes de l'agriculture actuelle, basée sur l'utilisation de quelques variétés connues pour leur productivité, souvent choisies parmi un *portefolio* assez large comme par exemple le cas de la Picholine marocaine et ses variétés-clones, Haouzia et Menara au Maroc) menace la diversité génétique de ces agro-écosystèmes.

Les agro-écosystèmes traditionnels concentrent un niveau de diversité génétique très élevée des espèces domestiquées par différents moyens: (i) les paysans conservent et font évoluer au gré de leurs besoins les variétés traditionnelles ancestrales, ainsi que les savoirs et les pratiques socioculturelles qui ont créé cette diversité (ii) les paysans maintiennent également différents systèmes de reproduction, en favorisant les flux de gènes entre les sauvages et les variétés domestiquées. Toutes ces pratiques permettent de maintenir les variétés cultivées

dans le cadre d'un scénario dynamique favorable à la diversification continue et à la conservation de cette diversité sur un temps plus ou moins long et selon les besoins des paysans. Au regard de cette dynamique évolutive de la diversification variétale, la stratégie de conservation *in situ* nous semble être la plus pertinente. Cette approche consiste selon Louette et Smale (1996) à préserver, dans leur agro-écosystème original, des variétés cultivées par les paysans en utilisant leurs propres méthodes et leurs critères de sélection et selon des accords et des approches de conservation qui nécessiteraient une approche participative. Elle désigne la gestion durable de la diversité des variétés locales associés aux formes sauvages par les paysans dans leur système agricole traditionnel (Maxted *et al.*, 1997). Mes travaux de thèse nous ont permis d'identifier des sites potentiels au Maroc qui montrent des pratiques de diversification. Ces sites constituent une source importante de matériel pour rechercher des caractères sélectifs et adaptatifs qui pourront être intégrés dans différents schémas de sélection pour l'amélioration génétique des variétés cultivées. Dans la même perspective, et en se basant sur les critères de sélection locale, cette approche permet de définir des « idéotypes » dans la démarche de sélection participative. Dans ce contexte, divers auteurs (Smale *et al.* (2003); Baco (2004) ; Scarcelli (2006) ; Achtak (2009) et les résultats de ma thèse soulèvent une contrainte quand à la conservation *in situ* concernant la définition de l'unité de conservation et concernant le mode de transmission du matériel. En effet, chaque type morphologique est associé à un ensemble de facteurs socioculturels et biologiques. La transmission à l'identique d'un même matériel d'une génération à l'autre supposerait que ces générations vivent exactement dans les mêmes conditions sociales et culturelles que les précédentes. Or, ce n'est jamais le cas car toute société humaine est dynamique et les valeurs, les besoins et les usages évoluent également compte tenu du marché, des habitudes alimentaires etc. Par ailleurs, les stratégies de conservation *in situ* se trouvent limitées par plusieurs facteurs socio-économiques, politiques, ce qui conduit à réfléchir sur une approche complémentaire avec la conservation *ex-situ*.

I.3.2.2. Conservation *ex situ* des ressources génétiques de l'olivier cultivé

La gestion des ressources génétiques de l'olivier pose un problème quand à l'identification et la définition des génotypes de façon précise. Les travaux de caractérisation de la collection internationale (WOGB, Marrakech ; Annexe 1 et chapitre III) ont été réalisés dans le cadre de cette thèse. Cette étape est essentielle pour mettre en place une meilleure gestion de la diversité. D'autres travaux de caractérisation morphologique devraient être réalisés pour repérer les gènes qui gouvernent les caractères et établir ainsi une liaison entre

marqueurs génétiques et caractères phénotypiques. Cependant, le manque de représentativité de la diversité dans les collections d'une plante donnée et de ses parents proches génétiques peut constituer une limite à la gestion des ressources génétiques *ex-situ*, en particulier dans une démarche complémentaire à la gestion *in-situ*. Nous avons examiné cette question en comparant la diversité génétique des oliviers *in situ* dans les agro-écosystèmes marocains (les quatre zones étudiées au Maroc : nord ouest, nord centre, Atlas et sud-ouest ; voir chapitre III) par rapport à celle conservée dans la collection mondiale (OWGB, Marrakech, annexe 1).

En conclusion, cette étude et celle réalisée par El Bakkali et al (2013, annexe 3) soulignent l'importance de réaliser des collectes de variétés locales afin de compléter la collection et la rendre la plus représentative possible de la diversité génétique et variétale observée *in-situ* dans les agro-écosystèmes marocains.

I.3.2.3. Conservation des ressources génétiques sauvages

L'étude des flux de gènes entre les oléastres et les variétés cultivées domestiquées ont une importance en matière de conservation des ressources génétiques (Baldoni et al., 2006 ; Dièz et al., 2011). Dans ce cadre, mes travaux de thèse soulignent l'importance du rôle que jouent les oléastres locaux dans la contribution génétique des variétés qui partagent les mêmes habitats agro-écologiques. Dans le cadre de l'évolution des systèmes culturels et compte tenu de la rareté des individus oléastres au sein du bassin méditerranéen, en particulier les populations qui sont isolées et éloignées des activités humaines, il y a un besoin urgent d'élaborer un cadre juridique non seulement pour étendre la conservation *in situ* aux oliviers sauvages, mais aussi pour encourager le développement des mesures de conservation *ex situ* de ces ressources génétiques sauvages.

Conclusion générale

Conclusion générale

Conclusion générale

L'étude des processus de domestication et de diversification variétale a été abordée dans le cadre de mes travaux de thèse par une approche croisée de génétique et d'ethnobiologie chez une espèce fruitière méditerranéenne cultivée par propagation clonale, l'olivier.

Un des apports majeurs de la thèse est la mise en évidence d'un processus dynamique de diversification variétale de l'olivier à l'ouest de la Méditerranée impliquant la conjugaison entre une sélection à partir des oléastres locaux et une diversification à partir d'oliviers introduits de l'est et introgressées par le pool génétique local. Ce processus contraste avec celui montré chez le figuier où la domestication se produit à une échelle géographique localisée à partir de figuiers issus de semis spontanés (Khadari & Kjelbberg, 2009 ; Ahtak et al., 2010). Ces résultats témoignent de la spécificité biologique et socioculturelles de chaque plante domestiquée, mais montrent l'importance des pratiques paysannes conscientes qui facilitent la co-existence d'arbres issus de semis et d'arbres propagés par voie clonale (greffe ou bouture) dans les espaces domestiqués et qui sont entretenus par des processus de domestication qui sont vraisemblablement continus et opérationnels jusqu'à nos jours.

En dépit des limites décrites dans le chapitre IV, notre démarche basée sur le croisement entre deux champs disciplinaires nous a permis de mieux comprendre comment les pratiques paysannes agissent sur le maintien et la dynamique de la diversité de l'olivier dans les agro-écosystèmes traditionnels d'une zone représentative de l'ouest de la Méditerranée, le Maroc. Mes résultats soulignent l'importance des systèmes de classification et de nomenclatures locales dans la gestion et le maintien de la diversité, et nous permet donc de justifier et éclairer la mise en place des stratégies de conservation impliquant les savoirs et les savoir-faire paysans.

L'étude de la diversité et de la structure génétique de l'olivier cultivé en collection mondiale *ex-situ* (WOGB, Marrakech ; Annexe 1) nous a permis de construire une base de données génétiques pour des travaux fondés sur d'autres approches comme la génétique d'association ou «*DisequilibriumLinkage mapping*». Enfin, le processus dynamique mis en évidence chez l'olivier souligne l'importance des flux de gènes entre les oliviers sauvages et cultivés. Dans ce contexte la diversification variétale de l'olivier dans les agro-écosystèmes traditionnels de l'ouest de la méditerranée suggère la mise en place de stratégies de conservation complémentaires *in situ* et *ex situ*.

Références bibliographiques

- Achtak, H. 2009. Domestication et diversification variétale chez le figuier au Maroc : Bases pour la conservation et la valorisation des ressources génétiques locales. Thèse de Doctorat Université Abdel Malek Saadi . Pp .
- Achtak, H., Ater, M., Oukabli, A., Santoni, S., Kjellberg, F., and Khadari, B. (2010). Traditional agroecosystems as conservatories and incubators of cultivated plant varietal diversity: the case of fig (*Ficus carica* L.) in Morocco. *BMC Plant Biology* 10:28.
- Adéoti K. Dansi A., Ahoton L. Kpèki B., Ahohuendo B. Ahanchédé A., R. Vodouchè, Hounhouigan J. D. and Sanni 2009. Selection of sites for the in situ conservation of four traditional leafy vegetables consumed in Benin. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 3(6): 1357-1374 .
- Akesbi N (2003) Développement et politiques agro-alimentaires dans la région Méditerranéenne : Rapport National Maroc 2002, Centre International des Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes, Rapport annuel 2002, Paris.
- Albertini E, Torricelli R, Bitocchi E, Raggi L, Marconi G , Pollastri L, Di Minco G, Battistini A, Papa Fabio Veronesi R 2010. Structure of genetic diversity in *Olea europaea* L. cultivars from central Italy. *Mol Breeding* (2011) 27:533–547
- Allaby, R.D., Fuller, D.Q. and T.A. Brown. 2008. Reply to Ross-Ibarra and Gaut: Multiple domestications do appear monophyletic if an appropriate model is used. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* 105(49): E106-E106.
- Allaby, R.D., Fuller, D.Q. and T.A. Brown. 2008. The genetics expectations of a protracted model for the origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* 105(37): 13982-13986.
- Allen, J.R.M., Brandt, U., Brauer, A., Hubberten, H.-W., Huntley, B., Keller, J., Kraml, M., Mackensen, A., Mingram, J., Negendank, J.F.W., Nowaczyk, N.R., Oberha'nsl, H., Watts, W.A., Wulf, S. & Zolitschka, B. (1999) Rapid environmental changes in southern Europe during the last glacial period. *Nature*, 400, 740–743.
- Ammerman, A. J. & Cavalli-Sforza, L. L. 1984. *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey).
- Amouretti MC and Comet G (1998) Artisanat et matériaux : (la place des matériaux dans l'histoire des techniques). *Cahiers d'histoire des techniques.* vol. 4 (251 p.).
- Angiolillo A, Mencuccini M, Baldoni L (1999). Olive genetic diversity assessed using amplified fragment length polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.* 98(3-4): 411-421
- Aradhya M. K., Dangl G. S., Prins B. H., Boursiquot J.-M., Walker M. A., Meredith C. P. and C.J. Simon. 2003. Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genetical Research* 81: 179–192.
- Aranzana MJ, Abassi EK, Howad W, Arús P (2010) Genetic variation, population structure and linkage disequilibrium in peach commercial varieties. *BMC Genet* 11:69
- Atkinson R. G., Cipriani G., Whittaker D. J. and R. C. Gardner. 1997. The allopolyploid origin of kiwifruit, *Actinidia deliciosa* (Actinidiaceae). *Plant Systematics and Evolution.* 205: 111–124.
- Aumeeruddy Y., 1994. Local representations and management of agroforests on the periphery of Kerinci Seblat National Park, Sumatra, Indonesia.

- Aumeeruddy-Thomas, Y. (2010). Des clones aux semis: domestication des arbres en méditerranée, un continuum entre nature et culture. Exemples de *Ficus carica* L., *Olea europaea* L. et *Castanea sativa* Mill. In Delhon, C., Théry Parisot, I., and Thiébault, S. (eds.), *Des Hommes et des plantes : exploitation du milieu et des ressources végétales de la préhistoire à nos jours.*; APDCA éditions, Antibes, pp 379–390.
- Aumeeruddy-Thomas, Y., Hmimsa, Y., Ater, M., and Khadari, B. (2011) (accepted). Beyond the divide between wild and domesticated: spatiality, domesticity and practices pertaining to fig (*Ficus carica* L.) and olive (*Olea europaea* L.) agroecosystems in Morocco. In Chevalier, A., Marinova, E., Peña-Chocarro, L., (eds) *Crops and people: choices and diversity through time.* Earth EU, Brussels, OXFAM, London.
- Aumeeruddy-Thomas, Y., Therville, C., Lemarchand, C., Lauriac, A. and F. Richard. 2012. Resilience of Sweet Chestnut and Truffle Holm-Oak Rural Forests in Languedoc-Roussillon, France: Roles of Social-Ecological Legacies, Domestication, and Innovations. *Ecology and Society*. 17(2):12.
- Aumeeruddy-Thomas, Y., Therville, C., Lemarchand, C., Lauriac, A. and F. Richard. 2012. Resilience of Sweet Chestnut and Truffle Holm-Oak Rural Forests in Languedoc-Roussillon, France: Roles of Social-Ecological Legacies, Domestication, and Innovations. *Ecology and Society*. 17(2):12.
- Aumerruddy Y, 1994. Local Representations and Management of Agroforest on the Periphery of Kerinci Seblat National National Park, Sumatra, Indonesia. *People and Plants Working Paper 3.* Paris: Unesco.
- Auriau P, Doussinault G, Jahier J, Lecomte C, Pierre J, Pluchard P, Rousset M, Saur L & Trotet M (1992) Le blé tendre. In: *Amélioration des espèces végétales cultivées.* Eds Gallais A & Bennerot H. INRA éditions. p22-38
- Baali-Cherif D, Besnard G (2005) High genetic diversity and clonal growth in relict populations of *Olea europaea* subsp. *laperrinei* (*Oleaceae*) from Hoggar, Algeria. *Ann Bot* 96:823–830
- Baco M. N. 2003. Etude de faisabilité d'une gestion et d'une conservation in situ de l'agrobiodiversité : le modèle igname dans le nord du Bénin. Mémoire de DEA Développement et Environnement. Université Orléans-IRD, 106 p
- Baco M. N., Biaou G. et Lescure J-P. 2007c. Complementarity between geographical and social
- Baco M. N., Tostain S., Mongbo R. L., Dainou O., Agbangla C., 2004. Gestion dynamique de la diversité variétale des ignames cultivées (*Dioscorea cayenensis*- *D. rotundata*) dans la commune de Sinendé au nord Bénin. *Plant Genetic Resources Newsletter* 139 : 18-24.
- Baco MN., Tostain S., Mongbo RL. Dainou O., Agbangla C. (2004). Gestion dynamique de la diversité variétale des ignames cultivées (*Dioscorea cayenensis* - *D. rotundata*) dans la commune de Sinendé au nord Bénin. *Plant. Gen. Res. Newsl.* 139, p. 18–24.
- Baco N, Biaou G, Pinton F, Lescure JP 2007. Les savoirs paysans traditionnels conservent-ils encore l'agrobiodiversité au Bénin. *Agron. Soc* 11 (3): 201–210
- Baco, N. M. ; Djenontin, J. A. and M. Amidou. 2003. Soil fertility management in northern Benin and its economic incidence on farm. *Savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face a de nouveaux defis.* Actes du colloque. Garoua, Cameroun, 27-31 mai 2002. 2-3 pp

- Badal Garcia, E. Bernabeu, J., and Vernet, J.-L. (1994). Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000–4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 3, 155–166
- Badal Garcia, E. Bernabeu, J., and Vernet, J.-L. (1994). Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000–4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 3, 155–166.
- Bai, Y. and P. Lindhout. 2007. Domestication and breeding of tomatoes: What have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany*. 100: 1085 - 1094.
- Balaghi R, Tychonb B, Eerens H, Jlibenea M, 2008. Empirical regression models using NDVI, rainfall and temperature data for the early prediction of wheat grain yields in Morocco. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 10: 438–452
- Baldoni L, Belaj A (2009) Olive. In: Vollmann J, Rajean I (eds) *Oil crops. Handbook of plant breeding*, vol 4. Springer Science Business Media, New York, pp 397–421. doi 10.1007/978-0-387-77594-4_13.
- Baldoni L, Cultrera NG, Mariotti R, Ricciolini C, Arcioni S, Vendramin GG, Buonamici A, Porceddu A, Sarri V, Ojeda MA, Trujillo I, Rallo L, Belaj A, Perri E, Salimonti A, Muzzalupo I, Casagrande A, Lain O, Messina R, Testolin R (2009) A consensus list of microsatellite markers for olive genotyping. *Mol Breed* 24:213–231.
- Baldoni L, Tosti N, Ricciolini C, Belaj A, Arcioni S, Pannelli G, Germana MA, Mulas M, Porceddu A (2006) Genetic structure of wild and cultivated olives in the Central Mediterranean Basin. *Ann Bot* 98:935–942
- Bandelj D, Jak sse J, Javornik B. 2004. Assessment of genetic variability of olive varieties by microsatellite and AFLP markers. *Euphytica* 136: 93–102
- Bandino G., Moro C., Mulas M., Sedda P. 1995 - Biologia florale e di fruttificazione delle cultivar di olivo del germoplasma della Sardegna. *Proceedings Convegno 'L'Olivicoltura Mediterranea: stato e prospettive della coltura e della ricerca'*. Rende (CS), 26-28 January, pp. 415-423.
- Bandino G., Mulas M., Sedda P., MORO C., 1999 – Survey on olive genetic resources of Sardinia. - *Acta Horticulturae*, 474: 151-154
- Banilas G, Minas J, Gregoriu C, Demoliou C, Kourti A, Hatzopoulos P (2003) Genetic diversity among accessions of an ancient olive variety of Cyprus. *Genome* 46:370–376
- Barnaud A 2007. Savoirs, pratiques et dynamiques de la diversité génétique : le sorgho (*Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*) chez les Duupa du nord Cameroun. Université de Montpellier 2. Thèse de doctorat de Biologie des populations p 136.
- Barnaud A, Lacombe T, Doligez A (2006) Linkage disequilibrium in cultivated grapevine, *Vitis vinifera* L. *Theor Appl Genet* 112:708–716
- Barnaud A, Monique D, Garine E. 2007. Local genetic diversity of sorghum in a village in northern Cameroon: structure and dynamics of landraces. *Theor. Appl. Genet.*, 114; 237-248.
- Barnaud A., Deu M., Garine E., Chantereau J., Bolteu J., Koida E. O., McKey D. and H. I.Joly. 2009. A weed–crop complex in sorghum: The dynamics of genetic diversity in a traditional farming system. *American Journal of Botany* 96: 1869–1879.

- Barone E., Di Marco L., Motisi A., Caruso T., 1994 The Sicilian olive germplasm and its characterization by using statistical methods. *Acta Horticulturae*, 356: 66-69.
- Barranco D, Cimato A, Fiorino P, Rallo L, Touzani A, Castaeda C, Serafin F, Trujillo I (2000) World catalogue of olive varieties. Consejo Oleícola Internacional, Madrid
- Barranco D, Rallo L (2000) Olive cultivars in Spain. *HortTechnology* 10: 107-110
- Barranco D, Trujillo I, Rallo L (2005) Libro I. Elaiografía hispanica pp. 45–229. In: Variedades del olivo en España. Rallo L, Barranco D, Caballero JM, Del Río C, Martín A, Tous J, Trujillo I (Eds), Junta de Andalucía, MAPA y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid
- Bartolini G (2008) Olive germplasm (*Olea europaea* L.). Available at: <http://www.oleadb.it/olivodb.html>
- Bartolini G., Petruccelli R. (2002) classification, origin, diffusion and history of the olive. FAO ED., Rome. pp.74
- Bartolini S., Minnocci A., Vitagliano C (1992). Morphological studies on pollen in some clones of olive cv. “Leccino”. *Agric. Med.*, 122: 282-286.
- Bartolini, G., Prevost, G., Messeri, C., 1998. Olive Germplasm: Cultivars and Worldwide Collections. FAO, Roma.
- Bar-Yosef, O. (1998). The Natufian culture in the Levant, threshold of the origin of agriculture. *Evol. Anthropol.* 6, 159–177
- Bar-Yosef, O. and R. H. Meadow. 1995. The origins of agriculture in the Near East. In *Last hunters, first farmers: new perspectives on the prehistoric transition to agriculture*. T. Douglas Price and Anne-Birgitte Gebauer, eds. Santa Fe, NM: School of American Research Press. pp 39–94
- Basilio C. et Razon M. 2000. The use of rice genetic resources by farmers in Nueva Ejica, The Philippines, In C. Almekinders et W. De Boef (eds.), Encouraging diversity. The conservation and development of plant genetic resources, Londres, Intermediate Technology Publications: 89-94.
- Beaumont MA, Rannala B. 2004. The Bayesian revolution in genetics. *Nature Reviews Genetics* 5: 251-261.
- Beaumont MA. 1999. Detecting population expansion and decline using microsatellites. *Genetics* 153:2013-2029.
- Belaj A, Cipriani G, Testolin R, Rallo L, Trujillo I (2004). Characterization and identification of the main Spanish and Italian olive cultivars by simple-sequence-repeat markers. *HortScience* 39:1557–1561
- Belaj A, Muñoz-diez C, Baldoni L, Porceddu A, Barranco D, Satovic Z (2007) Genetic diversity and population structure of wild olives from the north-western Mediterranean assessed by SSR markers, *Annals of Botany* 100:449–458
- Belaj A, Muñoz-Diez C, Baldoni L, Satovic Z, Barranco D (2010) Genetic diversity and relationships of wild and cultivated olives at regional level in Spain. *Scientia Horticulturae* 124:323–330
- Belaj A, Satovic Z, Cipriani G, Baldoni L, Testolin R, Rallo L, Trujillo I (2003) Comparative study of the discriminating capacity of RAPD, AFLP and SSR markers and of their effectiveness in establishing genetic relationships in olive. *Theor Appl Genet* 107:736–744

- Belaj A, Satovic Z, Rallo L and Trujillo I (2002). Genetic diversity and relationships in olive (*Olea europaea* L.) germplasm collections as determined by randomly amplified polymorphic DNA. *Theor. Appl. Genet.* 105: 638-644.
- Belaj A., Trujillo, I., De La Rosa, R and L. Rallo. 1999. Selection of RAPD markers for olive cultivar identification. *Aust Olive Grower.* 10:27-28
- Belaj, A., Trujillo, I., De La Rosa, R., Rallo, L. and M. J. Gimenez (2001) Polymorphism and discriminating capacity of randomly amplified polymorphic markers in a olive germplasm bank. *J Amer Soc Hort Sci.* 126:64-71.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, France
- Bellon M.R., Pham J.L. and Jackson M.T. 1997. Genetic conservation: a role for rice farmers. In: Maxted N., Ford-Lloyd B.V. and Acknowledgements Hawkes J.G. (eds), *Plant Genetic Conservation – the in situ Approach.* Chapman & Hall, London, pp. 263–289.
- Berlin 1973 *Principles of Tzeltal Plant Classification: An Introduction to the Botanical Ethnography of a Mayan Speaking Community in Highland Chiapas.* New York: Seminar Press.
- Berrichi (2002) Filière oléicole : Situation et perspectives d'avenir. Séminaire international sur l'olivier : Acquis de recherche et contraintes du secteur. Marrakech du 14 au 16 mars 2002.
- Besnard G, Baradat P, Bervillé A (2001a). Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theor Appl Genet* 102:251–258
- Besnard G, Baradat P, Breton C, Khadari B, Bervillé A (2001c) Olive domestication from structure of oleasters and cultivars using nuclear RAPDs and mitochondrial RFLPs. *Genet Sel Evol* 33: S251-S268
- Besnard G, Baradat P, Chevalier D, Tagmount A, Bervillé A. (2001b). Genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.) revealed by RAPDs and RFLPs in the rRNA genes. *Gen Res*
- Besnard G, Bervillé A (2000). Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. *CR Acad Sci Ser III* 2000, 323: 173-81.
- Besnard G, Bervillé A (2002) On chloroplast DNA variations in the olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) complex: Comparison of RFLP and PCR polymorphisms. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 1157–1163.
- Besnard G, Breton C, Baradat P, Khadari B, Bervillé A (2001a) Cultivar identification in the olive (*Olea europaea* L.) based on RAPDS. *J Am Soc Hort Sci* 126:668–675
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P (2003) A set of primers for length and nucleotide-substitution polymorphism in chloroplastic DNA of *Olea europaea* L. (Oleaceae). *Mol Ecol Notes* 3: 651–653
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P (2007a) Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *J Biogeogr* 34:736–752
- Besnard G, Henry P, Wille L, Cooke D, Chapuis E (2007b) On the origin of the invasive olives (*Olea europaea* L., Oleaceae). *Heredity* 99:608–619

- Besnard G. 2009. Génétique et évolution des plantes en milieu Méditerranéen et tropical HDR, Université Lile 1.
- Besnard, G., Hernandez, P., Khadari, B., Dorado, G. and V. Savolainen. 2011. Genomic profiling of plastid DNA variation in the Mediterranean olive tree. *BMC Plant Biology*. 11(80)
- Besnard, G., Khadari B., Baradat, P. & Berville', A. (2002a) *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theor. Appl. Genet*, 104: 1353-1361.
- Besnard, G., Khadari B., Baradat, P. & Berville', A. (2002b) Combination of chloroplast and mitochondrial DNA polymorphisms to study cytoplasm genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 139–144.
- Bitonti MB, Cozza R, Chiappetta A, Contento A, Minelli S, Ceccarelli M, et al 1999. Amount and organization of the heterochromatin in *Olea europaea* and related species. *Heredity* 83: 188–195.
- Blackman, B.K., Scascitelli, M., Kane, N.C., Luton, H.H., Rasmussen, D.A., Bye, R.A., Lentz, D.L. and L.H. Riesenber. 2011. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 108(34): 14360 – 14365.
- Blackman, B.K., Scascitelli, M., Kane, N.C., Luton, H.H., Rasmussen, D.A., Bye, R.A., Lentz, D.L. and L.H. Riesenber. 2011. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 108(34): 14360 – 14365.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1995) Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean Basin: human and nonhuman determinants. *Mediterranean-type Ecosystems. The function of biodiversity* (ed. by G.W. Davis and D.M. Richardson). Springer-Verlag, Berlin. pp. 43–119
- Blondel, J. 2006. The 'Design' of mediterranean landscapes: A millennial story of humans and ecological systems during the historic period. *Human Ecology*. 34(5): 713-729
- Blondel, J. and Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford: 315 pp.
- Blouin MS, Parsons M, Lacaille V, Lotz. S (1996) Use of microsatellite loci to classify individuals by relatedness. *Molecular Ecology*., 5, 393–401.
- Bogucki, P. (1996). Sustainable and unsustainable adaptations by early farming communities of Northern Poland. *Journal of Anthropological Archaeology* 15: 289 – 311.
- Borgatti, S.P. (1998). Elicitation techniques for cultural domain analysis. In Jean J. Schensul, Margaret D. LeCompte, Bonnie K. Nastasi, & Stephen P. Borgatti (Eds.), *Enhanced ethnographic methods: audiovisual techniques, focused group interviews, and elicitation techniques*. Alta Mira Press.
- Borgatti, S.P. (2002). *NetDraw: graph visualization software*. Harvard: Analytic Technologies.
- Botstein, D.; White, K. L.; Skolnick, M. and Davis, R. W. (1980): Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32: 314-331.
- Boukous A, 1995. *Société, langues et cultures au Maroc*, Publication de la faculté des lettres, Rabat.

- Boulouha B, Loussert R, Saadi R (1992) Etude de la variabilité phénotypique de la variété «Picholine Marocaine» dans la région du Haouz. *Olivae* 43:30-33
- Boulouha, B., R. Loussert and R. Saadi, 1992. Etude de la variabilité phénotypique de la variété « Picholine marocaine » dans la région du Haouz. *Olivae*, 43: 30-33
- Boulouha, B., R. Loussert and R. Saadi, 1992. Etude de la variabilité phénotypique de la variété « Picholine marocaine » dans la région du Haouz. *Olivae*, 43: 30-33
- Bourguiba, H., Audergon, J. M., Krichen, L., Trifi-Farah, N., Mamouni, A., Trabelsi, S., D'Onofrio, C., Asma, B. M., Santoni, S. and B. Khadari. 2012. Loss of genetic diversity as a signature of apricot domestication and diffusion into the Mediterranean Basin. *BMC Plant Biology*. 12(49).
- Bourguiba, H., Khadari, B., Krichen, L., Trifi-Farah, N., Santoni, S. and J.M. Audergon. 2010. Grafting versus seed propagated apricot populations: two main gene pools in Tunisia evidenced by SSR markers and model-based Bayesian clustering. *Genetica*. 138(9-10):1023-1032.
- Bowcock, A.M., A. Ruiz-Linares, J. Tomfohrde, E. Minch, J.R. Kidd, and L.L. Cavalli-Sforza. 1994. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*. 368: 455-457.
- Bracci T, Busconi M, Fogher C and Sebastiani L (2011) Molecular studies in olive (*Olea europaea*L.): overview on DNA markers applications and recent advances in genome analysis. *Plant Cell Rep* 30:449-462
- Breton C, Tersac M, Bervillé A (2006) Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive: several plio-pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J Biogeogr* 33(11):1916-1928.
- Breton C; Pinatel C, Médail F, Bonhommea F, Berville A (2008). Comparison between classical and Bayesian methods to investigate the history of olive cultivars using SSR-polymorphisms; *Plant Science* 175 524-532.
- Breton CM, Bervillé A. 2012. New hypothesis elucidates self-incompatibility in the olive tree regarding S-alleles dominance relationships as in the sporophytic model. *C R Biol*. 335(9):563-72
- Breton, C., Tersac, M. and A. Bervillé. 2006. Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive: several plio-pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J Biogeogr* 33(11):1916-1928
- Bronzini de Caraffa V, Maury J, Gambotti C, Breton C, Bervillé A, Giannettini J. 2002. Mitochondrial DNA variation and RAPD mark oleasters, olive and feral olive from Western and Eastern Mediterranean. *Theor Appl Genet* 104 : 1209-16.
- Browicz K. and D. Zohary. 1996. The genus *Amygdalus* L. (Rosaceae): Species relationships, distribution, and evolution under domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43: 229-247.
- Brown AHD (1989). The case for core collection. *Genome* 31:818-824
- Brown, T. A., Jones, M. K, Powell, W. and R. G. Allaby. 2009. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Trends in Ecology & Evolution*. 24(2): 103-109.
- Brubaker, C. L. and J. F. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany*. 81: 1309 - 1326.

- Brun, J. P. 2004. Le vin et l'huile dans la Méditerranée antique. St Etienne (France) : Ed Errance.
- Brush S. B. and H. R. Perales. 2007. A maize landscape: ethnicity and agro-biodiversity in Chiapas Mexico. *Agr Ecosyst Environ*. 121: 211-21.
- Brush SB (2000) The issue of in situ conservation of crop genetic resources. In: *Genes in the field: on-farm conservation of crop diversity* (ed. Brush SB), pp. 3-26. IDRC/IPGRI/Lewis Publishers, Boca Raton, USA.
- Brush SB, Perales HR. A maize landscape: ethnicity and agro-biodiversity in Chiapas Mexico. *Agr Ecosyst Environ* 2007; 121: 211-21.
- Brush, S., Kesseli, R., Ortega, R., Cisneros, P., Zimmerer, K. and C. Quiros. 1995. Potato diversity in the andean center of crop domestication. *Conservation Biology*. 9(5): 1189-1198.
- Buckler E, Thornsberry and Kresovich, 2001. Molecular Diversity, Structure and Domestication of Grasses. *Genetical Research* 77 (3): 213-218.
- Buckler E.S.t., Thornsberry, J.M. and S. Kresovich. 2001. Molecular diversity, structure and domestication of grasses. *Genet. Res.* 77: 213-218.
- Burger, J. C., M. A. Chapman, and J. M. Burke. 2008. Molecular insights into the evolution of crop plants. *American Journal of Botany*. 95: 113 - 122.
- Burke M., S Tang, S Knapp and H. Rieseberg, 2002. Genetic Analysis of Sunflower Domestication, *Genetics* 161: 1257–1267 (July 2002)
- Busconi, M; Sebastiani, L; Fogher, C. 2006. Development of SCAR markers for germplasm characterisation in olive tree (*Olea europea* l.). *Molecular Breeding*. 17:59-68
- Busconi, M; Sebastiani, L; Fogher, C. 2006. Development of SCAR markers for germplasm characterisation in olive tree (*Olea europea* l.). *Molecular Breeding*. 17:59-68
- Caballero JM, del Rio C (2002) Caracterización del banco de germoplasma de olivo por caracteres agronomicos. *Procedimientos de Jornadas de Investigación y Transferencia de Tecnología al Sector Oleícola, Programa de Mejora de la Calidad de la Producción de Aceite de Oliva*. Córdoba, España pp. 13–15.
- Caballero JM, Del Rio C, Barranco D, Trujillo I (2006) The olive world germplasm of Córdoba, Spain. *Olea* 25:14–19
- Caillon S, Degeorges P (2005) Biodiversités, quand les frontières entre culture et nature s'effacent... *Ecologie et Politique*, 30, 85-95
- Caillon S, Quero-Garcia J, Lescure JP, Lebot V (2006) Nature of taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) genetic diversity prevalent in a Pacific Ocean island, Vanua Lava, Vanuatu. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53, 1273-1289
- Caillon S. et Lanouguère-Bruneau V (2005). Gestion de l'agrobiodiversité dans un village de Vanua Lava (Vanuatu): stratégies de sélection et enjeux sociaux. *Journal de la Société des Océanistes* 1 p. 120-121.
- Camacho Villa T C, Maxted N, Scholten M and Ford-Lloyd B (2005). Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources* 3(3); 373–384
- Camps-Fabrer H (1974) L'Olivier et son importance économique dans l'Afrique antique. *Options Méditerranéennes* 24: 21-28. Akerraz *et al.*, 1987
- Cantini C, Cimato A, Sani G (1999) Morphological evaluation of olive germplasm present in Tuscany region. *Euphytica* 109:173–181
- Carriero F, Fontanazza G, Cellini F, Giorio G (2002) Identification of simple sequence repeats (SSRs) in olive (*Olea europaea* L.). *Theor Appl Genet* 104:301–307

- Carrión Y, Ntinou M, Badal E (2010) *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the Early-Middle Holocene. *Quat Sci Rev* 29:952–968
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. & Montes, R. (1995) A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science*, 22, 355–367.
- Charafi J., El Meziane A., Moukhli A., Boulouha B., El Modafar C., Khadari B., 2008. Menara gardens: a Moroccan olive germplasm collection identified by a SSR locus-based genetic study. *Genet Resour Crop Evol.* 55:893–900
- Charafi, J., Rahioui, B., El Meziane, A., Moukhli, A., Boulouha, B., El Modafar, C. and B. Khadari. 2007. Verifying the reliability of hybrid issued from the cross "Picholine marocaine clones X Picholine du Languedoc". *African Journal of Biotechnology*. 6(24): 2776-2779.
- Chevalier A. (1948). L'origine de l'olivier cultivé et ses variations. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* 28: 1–25.
- Cimato A., 1998 - Le risorse genetiche come mezzo per ottimizzare la produzione. *Olivae*, 73: 44-48
- Cipriani G, Marrazzo MT, Marconi R, Cimato A, Testolin R (2002) Microsatellite markers isolated in olive (*Olea europaea* L.) are suitable for individual fingerprinting and reveal polymorphism within ancient cultivars. *Theor Appl Genet* 104:223–228
- Clegg S.L., Bacon M.P., and Whitfield M. (1991) Application of a generalized scavenging model to thorium isotope and particle data at equatorial high-latitude sites in the Pacific Ocean. *J. Geophys. Res. Oceans* 96(C11). 20655-20670
- Clement, C. R. 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetics resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*. 53(2): 188-202.
- Clement, C. R., de Cristo-Araújo, M., de Eeckenbrugge, G. C., Pereira, A. A. and D. Picanço-Rodrigues. 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity*. 2: 72 - 106.
- Coart E., Vekemans X., Smulders M. J. M., Wagner I., Van Huylenbroeck J., Van Vockstaele E. and I. Roldán-Ruiz I. 2003. Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular Ecology* 12: 845–857.
- Condit, I. J. (1947). *The Fig*. Swingle W. T. Waltham, Mass U.S.A.
- Conklin, H.C. 1954. *An ethnoecological approach to shifting agriculture*. New York
- Cordeiro, A.I. (ed.): [Estudio de la variabilidad del olivo (*Olea europaea* L.) en Portugal, con marcadores de ADN. Optimizaciones de medios y condiciones para el cultivo in vitro y micropropagación del olivo]. - Extremadura University Press, Cáceres 2005.
- Cornuet, J.M. et al. (2008) Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24, 2713.
- Cuevas, J. and V.S. Polito. 1997. Compatibility relationships in 'Manzanillo' olive. *Hort Science* 32: 1056-1058.
- D. Wood & J.M. Lenne (eds) (1999) *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*. Pp. xiii+490. CABI Publishing, Wallingford.

- Darmancy, H. and J. Gasquez. 1997. Spontaneous hybridization of the putative ancestors of the allotetraploid *Poa annua*. *New Phytologist*. 136(3): 497-501.
- Darwin C. 1899. *The variation of animals and plants under domestication*. Appleton and Co., New York, New York, USA.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by Charles Darwin: A facsimile of the first edition with an introduction by Ernst Mayr*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Darwin, C. 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. Vols. I and II. Popular edition, 1905, John Murray, London.
- De Candolle, A. 1886. *Origin of cultivated plants*, reprint of 2nd ed. Hafner Publishing Company, New York, New York, USA.
- De La Rosa R, James CM, Tobutt KR (2002) Isolation and characterization of polymorphic microsatellites in olive (*Olea europaea* L.) and their transferability to other genera in the Oleaceae. *Mol Ecol Notes* 2:265–267.
- De la Rosa, R., Angiolillo, A., Guerrero, C., Pellegrini, M., Rallo, L., Besnard, G., Berville, A., Martin, A. and L. Baldoni. 2003. A first linkage map of olive (*Olea europaea* L.) cultivars using RAPD, AFLP, RFLP and SSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 106(7):1273-1282
- De Langhe, E., Vrydaghs, L., De Maret, P., Perrier, X. and T. Denham. Why bananas matter: an introduction to the history of banana domestication. *Ethnobotany Research and Applications*. 7:165-177.
- Del Río, C. and Caballero, J. (1994). Caracterización agronómica preliminar de las variedades introducidas en el banco de germoplasma de olivo de Córdoba en 1987. *Fruticultura Profesional*, 62: 9-15
- Delêtre M 2010. The ins ad outs of manioc diversity A pluridisciplinary approach to the dynamics of genetic diversity of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). Doctor of philosophy. Botany Departement School of natural sciences University of Dublin, Trinity College.
- Delêtre M, McKey DB and Hodkinson TR (2011) Marriage exchanges, seed exchanges, and the dynamics of manioc diversity. *PNAS*: vol. 108 (no. 45):18249–18254.
- Delplancke, M. 2011. Histoire évolutive de l'amandier cultivé (*Prunus dulcis*) en Méditerranée : regards croisés sur la domestication, dialogue entre la biologie et l'ethnobiologie. Thèse. pp
- Denham, T. 2007. Debate: early fig-domestication, or gathering of wild parthenocarpic figs? *Antiquity*. 81(312):457 - 461.
- Descola P. 2001. Leçon inaugurale, Chaire d'Anthropologie de la Nature, collège de France. development of plant genetic resources, Londres, Intermediate Technology Publications: 89-94.
- Di Vecchi-Staraz M., Laucou V., Bruno G., Lacombe T., Gerber S., Bourse T., Boselli M. and P. This. 2009. Low level of pollen-mediated gene flow from cultivated to wild grapevine: The consequences for the evolution of the endangered subspecies *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris*. *Journal of Heredity* 100: 66–75.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*. 418 (6898): 700-707
- Diaz, A., Martin, A., Rallo, P., Barranco, D. and R. De la Rosa. 2006. Self-incompatibility of 'Arbequina' and 'Picual' olive assessed by SSR markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 131(2): 250-255

- Dick C. W., Bermingham E., Lemes M. R. and R. Gribel. 2007. Extreme long-distance dispersal of the lowland tropical rainforest tree *Ceiba pentandra* L. (Malvaceae) in Africa and the Neotropics. *Molecular Ecology*. 16: 3039–3049.
- Díez CM, Trujillo I, Barrio E, Belaj A, Barranco D, Rallo L., 2011. Centennial olive trees as a reservoir of genetic diversity. *Ann Bot.* 108(5):797-807
- Doebly, J. F., B. S. Gaut and B. D. Smith (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*. 127: 1309 - 1321.
- Doebly, J., Stec, J., and Hubbard, 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 386: 485-488.
- Dounias E, Selzner A, Koizumi M, Levang P, 2007. From sago to rice, from forest to town. The consequences of sedentarization on the nutritional ecology of Punan former hunter-gatherers of Borneo. *Food and Nutrition Bulletin* 28(2): S294-S302.
- Doveri, S., O'Sullivan, D. M. and L. David. 2006. Non-concordance between genetic profiles of olive oil and fruit: a cautionary note to the use of DNA markers for provenance testing. *Journal of agricultural and Food Chemistry*. 54(24): 9221-9226.
- Dumolin-Lapègue S, Kremer A, Petit RJ (1999) Are chloroplast and mitochondrial DNA variation species-independent in oaks ? *Evolution*, 53, 1406–1413.
- El Faiz M., 2000. Le modèle de la grande hydraulique dans le Haouz de Marrakech. *Economies et sociétés*, N° 37. Les usages de l'eau, échelles et modèles en Méditerranée.
- El Faiz M., RUF T., 2004. La gestion collective de l'eau est-elle encore possible dans le N'fis à l'Ouest de Marrakech ? In P. Caron, J.Y Jamin, A. Richard, T. Ruf (éds.), 2004. *Coordinations hydrauliques et justices sociales. Actes du séminaire, novembre 2004, Montpellier, France. Cirad.*
- Elbakkali A, Hicham Haouane H, Hadiddou A, Santoni S, Oukabli A, Udupa SM, Van Damme P, Bouchaib Khadari. Genetic Diversity of On-farm Selected Olive Trees in Moroccan Traditional Olive Orchards. (sous press) .
- Elias M, McKey D, Panaud O, Anstett MC, Robert T (2001) Traditional management of cassava morphological and genetic diversity by the Makushi Amerindians (Guyana, South America) : perspectives for on-farm conservation of crop genetic resources. *Euphytica*, **120**, 143-157
- Elias, M. and D. McKey. 2000. The unmanaged reproductive ecology of domesticated plants in traditional agroecosystems: An example involving cassava and a call for data. *Acta Oecologia-International Journal of Ecology*. 21(3):223-230
- Elias, M., Panaud, O. and T. Robert. 2000. Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system, using AFLP markers. *Heredity*. 85(3):219-230.
- Elias, M., Penet, L., Vindry, P., McKey, D., Panaud, O. and T. Robert. 2001. Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Molecular ecology*. 10(8):1895-1907.
- Ellstrand, N. C. 2003. *Dangerous liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives*. Johns Hopkins University Press, Baltimore; USA. 244 pp.
- Ellstrand, N. C., Prentice, H. C. and J. F. Hancock. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 539 - 563.

- Empereire L, 2005. La biodiversité agricole en Amazonie brésilienne : ressource et patrimoine. JATBA, n°42, pp. 113-126.
- Empereire L, Mühlen, G.S., Fleury, M. Robert T., McKey D, Pujol B., Elias M., 2002. Diversité génétique, diversité morphologique et gestion locale des maniocs en Amazonie (Brésil et Guyanes). Actes du IIIe colloque du BRG, La Châtre, sous presse, 17 p.
- Empereire L, Pinton F, Second G (1998) Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc en Amazonie du nord-Ouest. Nat Sci Soc 6:27–42
- Empereire, L., Pinton F. and G. Second G. 1998. Gestion dynamique de la diversité variétale du manioc (*Manihot esculenta*) en Amazonie du Nord-Ouest. Natures, Sciences, Sociétés, 6(2) : 27-42.
- Engels JMM, Visser L (2003) A guide to effective management of germplasm collections. Rome (ITA) (eds): IPGRI p 157–161
- England, P. R., Briscoe, D. A. & Frankham, R. (1996). Microsatellite polymorphisms in a wild population of *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research* 67, 285-290.
- Erre P, Chessa I, Munoz-Diez C, Belaj A, Rallo L, Trujillo I. 2010. Genetic diversity and relationships between wild and cultivated olives (*Olea europaea* L.) in Sardinia as assessed by SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57: 41–54
- Escoffier B. et Pagès J., 1990. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. 2^{ème} édition, Bordas, Paris, 1990. 274 p
- Essadki M, Ouazzani N, Lumaret R, Moumni M (2006) ISSR variation in olive-tree cultivars from Morocco and other western countries of the Mediterranean Basin. *Genet Resour Crop Evol* 53(3):475–482.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620
- Eveno Emmanuel (2008). L'adaptation à la sécheresse chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.): patrons de diversité et différenciation nucléotidiques de gènes candidats et variabilité de caractères phénotypiques. Thèse UNIVERSITÉ BORDEAUX 1 ED: Sciences du Vivant.
- Excoffier, L. et al. (2005) Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers. *Genetics* 169, 1727–1738.
- Eyre-Walker, A., Gault, R. L., Hilton, H., Fledman, D. L. and B. S. Gaut. 1998. Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 95(8):4441 – 4446.
- Fabbri, A., J.I. Hormaza and V.S. Polito, 1995. Random amplified polymorphic DNA analysis of olive cultivars. *J. Am. Soc. Sci.*, 120: 538-542.
- Falisticco E. and N. Tosti. 1996. Cytogenetic investigation in *Olea europaea* L. *J. Genet. Breed.* 50: 235-238.
- Favre L, Balloux F, Goudet J, Perrin N (1997) Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocodyrus russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 264, 127–132.
- Figueiral I, Terral JF (2002) Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 21: 549–558.
- Fiorino P., Mancuso S., 1998 - Application of an artificial neural network for the identification of 24 different olive cultivars.- *Olivae*, 73: 37-43.
- Frankel OH, Brown AHD (1984) Plant genetic resources today: a critical appraisal. *Crop*

- Genetic Resources. In: Conservation and Evaluation. Holden JHW, Williams JT (Eds), London Georges Allen & Unwin Ltd, pp. 249-257
- Frankel O.H. et Hawkes J.G. 1975. *Crop genetic resources for today and tomorrow*. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 422 p.
- Frankel OH, Brown AHD, Burdon JJ (1995) *The Conservation of Plant Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Friedberg C. 1992. La question du déterminisme dans les rapports homme-nature, In M. Jollivet (ed.), *Les passeurs de frontières. Sciences de la nature, Sciences de la société*, Paris, CNRS Editions: 55-58.
- Fuller D.Q, Qin L, Zheng Y, Zhao Z, Chen X, Hosoya L.A, Sun G-P, 2009. The Domestication Process and Domestication Rate in Rice: Spikelet Bases from the Lower Yangtze. *Science* 323(592): 1607-1610.
- Fuller, D. Q. 2007. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany*. 100: 903 - 924.
- Fuller, D.Q. 2009. Silence before sedentism and the advent of cash-crops: a revised summary of early agriculture in South Asia from plant domestication to the development of political economies (with an excursus on the problem of semantic shift among millets and rice). In: Osada T, ed. *Linguistics, archaeology and human past in South Asia*. New Delhi, India: Manohar, 147–187.
- Galili, E., Weinstein-Evron, M., and Zohary, D. (1988). Appearance of Olives in Submerged neolithic Sites Along the Carmel Coast. *Mitekufat Haeven, Journal of the Israel Prehistoric Society* 22, 95–96
- Garnery L, Franck P, Baudry E, Vautrin D, Cornuet JM, Solignac M (1998) Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). I. Mitochondrial DNA. *Genet Sel Evol* 30:S31–S47.
- Gemas VJV, Almadanim MC, Tenreiro R, Martins A, Fevereiro P (2004) Genetic diversity in the Olive tree (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) cultivated in Portugal revealed by RAPD and ISSR markers. *Genet Resour Crop Evol* 51:501–511
- Gemas, V.J., Rijo-Johansen, M.J., Tenreiro, R. and P. Fevereiro. 2000. Inter- and intra-varietal analysis of three *Olea europaea* L. cultivars using the RAPD technique. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 75(3):312-319.
- Gepts, P. 2004 . Crop domestication as a long-term selection experiment. *Plant Breeding Reviews*. 24 : 1 - 44.
- Gibson, R.W. (2009) A review of perceptual distinctiveness in landraces including analysis of how its roles have been overlooked in plant breeding for low-input farming systems. *Economic Botany* 63 (3): 242-255.
- Glémin, S. and T. Bataillon. 2009. A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytologist*. 183: 273 - 290.
- Gordon H and Davies, 1990. Measured Domestication Rates in Wild Wheats and Barley Under Primitive Cultivation, and Their Archaeological Implications. *Journal of World Prehistory*. 4(2): 157-122.
- Goudet J. 1995. Fstat version 1.2: a computer program to calculate F-statistics. *J Heredity* 86:485–486.

- Gouwakinnou GN, Lykke A M, Assogbadjo AE, Sinsin B, 2011. Local knowledge, pattern and diversity of use of *Sclerocarya birrea*. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 7:8
- Grati-Kamoun N, Lamy Mahmoud F, Rebaï A, Gargouri A, Panaud O and SAAR A (2006) Genetic diversity assessment of Tunisian olive tree (*Olea europaea* L.) cultivars using AFLP markers, *Genetic resources and crop evolution*. 53:265-275.
- Green P. S. and Wickens G. E. (1989), *The Olea europaea complex*. The Davis & Hedge Festschrift, ed. Kit an. Edinburgh University press, pp. 287-299.
- Green PS 2002. A revision of *Olea*. (*Oleaceae*). *Kew Bull* 2002 ; 57 : 91-140.
- Gross B. L. and K. M. Olsen. 2009. Evolutionary genomics of weedy rice. In Stewart C. N. [ed.], *Weedy and invasive plant genomics*, 83–98. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa, USA.
- Gsell, S. (1914). *Histoire ancienne de l'Afrique du Nord, Tome I: Les conditions du développement historique ; les temps primitifs ; la colonisation phénicienne et l'Empire de Carthage*. Paris.
- Guerin, J.R. Sweeney GG. Collins and M Sedgley 2002. The development of a genetic database to identify olive cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127: 977-983
- Guo J, Wang Y, Song C, Zhou J, Qiu L, Huang H, Wang Y, 2010. A single origin and moderate bottleneck during domestication of soybean (*Glycine max*): implications from microsatellites and nucleotide sequences. *Ann Bot* 106 (3): 505-514.
- Hammer, K. 1984. Das Domestikations syndrom. *Die Kulturpflanze*. 32: 11 - 34 .
- Hamrick, J. L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*. 197: 323 - 335.
- Hamrick, J. L. and M. J. W. Godt. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 351 (1345): 1291 - 1298.
- Haouane, H., El Bakkali, A., Moukhli, A., Tollon, C., Santoni, S., Oukabli, A., El Modafar, C., Khadari, B 2011. Genetic structure and core collection of the World Olive Germplasm Bank of Marrakech: towards the optimised management and use of Mediterranean olive genetic resources. *Genetica* 39:1083-94.
- Harlan, J. R. 1971. Agricultural origins: Centers and noncenters. *Science*. 174: 468 - 474.
- Harlan, J. R. 1975. *Crops & man*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. 295pp
- Harlan, J. R., 1992. Origins and processes of domestication Grass evolution and domestication. Chapman G. P. eds. pp 159 - 175
- Harlan, J. R., J. M. J. deWet and E. G. Price. 1973. Comparative evolution of cereals. *Evolution* 27: 311 – 325 .
- Harris D R (2008). Evolution of agroecosystems: biodiversity, origins, and differential development. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*. Edited by Gepts P, Famula TR, Bettinger RL et al. published by Cambridge university press: 21-56.
- Harris SA, JP Robinson, and BE Juniper. 2002. Genetic clues to the origin of the apple. *Trends in Genetics* 18: 426–30.
- Harris, D. R. 1998. The origins of agriculture in southwest asia. *The review of Archaeology*. 19(2):5-11.

- Harris, D. R. 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction. In: Harris DR, Hillman GC, editors. Foraging and farming: the evolution of plant exploitation. London: Routledge. pp. 11–26.
- Harter, A. V., Gardner, K.A., Falush, D., Lentz, D. L., Bye, R. A. and L. H. Rieseberg. 2004. Origin of extant domesticated sunflowers in eastern North America. *Nature*. 430: 201 - 205.
- Haudry J. 1992. Les Indo-Européens. Que sais-je ?. Paris, PUF. p. 62 et suiv.
- Haudry, A., Cenci, A., Ravel, C., Bataillon, T., Brunel, D., Poncet, C., Hochu, I., Poirier, S., Santoni, S., Glémin, S. & David, J. 2007 Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication. *Mol. Biol. Evol.* 24, 1506-17.
- Hauville, A. (1953) La répartition des variétés d'oliviers en Algérie et ses conséquences pratiques. *Bulletin de la Société Agricole d'Algérie*, 580, 1–8.
- Heams T., Huneman, P., Lecointre, G. and M. Silberstein. 2009. Les mondes darwiniens: Les sciences de l'évolution aujourd'hui. Syllepse eds. pp.1000
- Hein J, Schierup M, Wiuf C. 2005. Gene genealogies, variation and evolution: a primer in coalescent theory. New York: Oxford University Press.
- Hernandez, P., de la Rosa, R., Rallo, L., Dorado, G. and A. Martin. 2001. Development of SCAR markers in olive (*Olea europaea*) by direct sequencing of RAPD products: applications in olive germplasm evaluation and mapping. *Theoretical and Applied Genetics*. 103(5): 788-791
- Heslop-Harrison J. S. and T. Schwarzacher. 2007. Domestication, genomics, and the future for banana. *Annals of Botany*. 100: 1073–1084.
- Hess, J; Kadereit, JW; Vargas, P. 2000. The colonization history of *Olea europaea* L. in Macaronesia based on internal transcribed spacer 1 (ITS-1) sequences, randomly amplified polymorphic DNAs (RAPD), and intersimple sequence repeats (ISSR). *Molecular Ecology* 9 (7) 857-868
- Heun, M., Schafer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Accerbi, M., Borhi, B. and F. Salamini. 1997. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science*. 278: 1312 - 1315.
- Higgs E. S. and M.R. Jarman. 1969. The origins of agriculture: a reconsideration. *Antiquity*. 43:31-41.
- Higgs E. S. and M.R. Jarman. 1972. The origins of animal and plant husbandry. In E. S. Higgs (Ed.), *Paper in economic prehistory: Studies by members and associates of the British Academy major research project in the early history of agriculture*. Cambridge: Cambridge University press. pp3-13.
- Hillman G. and M. S. Davies. 1990. Domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 39:39–78.
- Hmimsa Y and Ater M (2008). Agrodiversity in the traditional agrosystems of the Rif Mountains (north of Morocco). *Biodiversity: Journal of life on earth*. 9: 78–81.
- Hmimsa Y, Aumeeruddy-Thomas Y, Ater M. Why do Jbala communities of northern Morocco maintain such a large diversity of fig (*Ficus carica* L.) varieties? Vernacular taxonomy, classification and uses. *Human ecology* (a paraitre).
- Hmimsa, Y. (2009). L'agrobiodiversité, de l'agroécosystème à l'arbre: cas du Rif (Nord du Maroc), Doctoral thesis, Université Abdelmalek Essâadi, Tétouan, Maroc.
- Hollingsworth P. M., Dawson I. K., Goodall-Copestake W. P., Richardson J. E., Weber J. C., Sotelo Montes C. and R. T. Pennington R. T. 2005. Do farmers reduce genetic diversity when they domesticate tropical trees? A case study from Amazonia. *Molecular Ecology*. 14: 497–501.

- Honne, B. I. and M. Heun. 2009. On the domestication genetics of self-fertilizing plants. *Vegetation History and Archaeobotany*. 18: 269 - 272.
- Hopf M (1987) Les débuts de l'agriculture et la diffusion des plantes cultivées dans la péninsule ibérique. In : J. Guilaine, J. Courtin, JP Roudil and JL Vernet (Editors), Actes premières communautés Paysannes en Méditerranée Occidentale. CNRS, Paris, pp 267-274.
- Hyten, D. L., Song, Q., Zhu, Y., Choi, I.-Y., Nelson, R. L., Costa, J. M., Specht, J. E. *et al.* 2006. Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 103: 16666 - 16671.
- Idrissi A, Ouazzani N (2003) Apport des descripteurs morphologiques à l'inventaire et à l'identification des variétés d'olivier (*Olea europaea* L.). *Plant Genet Resour Newsl* 136:1–10.
- Jacques Blondel, James Aronson, Jean-Yves Bodiou, and Gilles Boeuf, 1999. *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*. Oxford university press.
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23:801–1806
- Janick J. and R. E. Paull. 2008. *The encyclopedia of fruit and nuts*. CAB International, Wallingford, UK.
- Jarvis D. I. and T. Hodgkin. 1999. Wild relatives and crop cultivars: Detecting natural introgression and farmer selection of new genetic combinations in agroecosystems. *Molecular Ecology* 8: S159–S173.
- Jarvis, D.I., Brown, A. H. D., Cuong, P.H., Collado-Panduro, L., Latournerie-Moreno, L., Gyawali, S., Tanto, T., Sawadogo, M., Mar, I., Sadiki, M., Hue, N. T. N., Arias-Reyes, L., Balma, D., Bajracharya, J., Castillo, F., Rijal, D., Belqadi, L., Rana, R., Saidi, S., Ouedraogo, J., Zangre, R., Rhrib, K., Chavez, J.L., Schoen, D., Sthapit, B., De Santis, P., Fadda, C. and T. Hodgkin. 2008. A global perspective of the richness and evenness of traditional crop-variety diversity maintained by farming communities. *PNAS*. 105(23): 5326-5331.
- Jenkins, J. A. 1948. The origin of the cultivated tomato. *Econ. Bot.* 2 : 379 - 392.
- Kaniewski D, Van Campo E, Boiy T, Terral JF, Khadari B, Besnard G. 2012. Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidences from the Middle East. *Biological Reviews* 87: 885–899.
- Khadari (2005). Domestication et flux de gènes chez une espèce méditerranéenne, ligneuse et pérenne, l'Olivier, *Olea europaea* L. Thèse Université Abdelmalek Essaadi, Faculté des Sciences. Tetouan, 529p.
- Khadari B, Charafi J, Moukhli A, Ater M (2008) Substantial genetic diversity in cultivated Moroccan olive despite a single major cultivar: a paradoxical situation evidenced by the use of SSR loci. *Tree Genet Genomes* 4:213–221
- Khadari B., Grout C., Santoni S., Hochu I., Roger J.P., Ater M., Aksoy U., Kjellberg F. 2005b. Etude préliminaire des origines de *Ficus carica* L. et de sa domestication. *Les Actes du BRG* 5, 53-65.
- Khadari, B. & Kjellberg, F. (2009). Tracking the genetic signature to identify fig origins: insights for evolution before and during domestication processes. Fourth International Fig Symposium, ISHS, oral communication.

- Khadari, B., Breton, C., Moutier, N., Roger, G., Besnard, G., Bervillé, A., Dosba, F 2003. The use of molecular markers for germoplasm management in a French olive collection. *Theor appl Genet.* 106: 521-529
- Khadari, B., El Aabidine, A.Z., Grout, C., Ben Sadok, I., Doligez, A., Moutier, N., Santoni, S. and C. Costes. 2010. A Genetic Linkage Map of Olive Based on Amplified Fragment Length Polymorphism, Intersimple Sequence Repeat and Simple Sequence Repeat Markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science.* 135(6):548-555
- Kingman JFC. 1982. On the genealogy of large populations. *J Appl Prob* 19A: 27-43.
- Kislev, M. E., Hartmann A. and O. Bar-Yosef . 2006b. Response to comment on “ Early domesticated fig in the Jordan Valley”. *Science.* 314: 1683b.
- Kislev, M. E., Hartmann A. and O. Bar-Yosef. 2006a. Early domesticated fig in the Jordan Valley. *Science.* 312: 1372 - 1374.
- Kislev, M.E. Nadel, D. and I. Carmi. 1992. Epipalaeolithic (19.000BP) cereal and fruit diet at Ohalo II, Sea of Galilee, Israel. *Review of Palaeobotany and Palynology,* 73, 161-166.
- Kislev, Mordechai E., Anat Hartmann, and Ofer Bar-Yosef. 2006b. Response to comment on “Early domesticated fig in the Jordan Valley.” *Science* 314(5806):1683b.
- Kochert G., Stalker H. T., Gimenes M., Galgaro L., Lopes C. R. and K. Moore. 1996. RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachis hypogaea* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 83: 1282–1291.
- Köppen, Köppen, W., 1936: Das geographische System der Klimate. *Handbuch der Klimatologie*, Vol. 1, Part C, Gebr. Borntrager Verlag Berlin, 388 pp. (in German).
- Kovach, M.J. and S.R. McCouch. 2008. Leveraging natural diversity: back through the bottleneck. *Current Opinions in Plant Biology* 11: 193-200.
- Lacombe T, Laucou V, Di Vecchi M *et al.* 2003. Contribution à la contribution et à la protection in situ des populations de *Vitis vinifera* L. ssp *silvestris* (Gmelin) Hegi, en France. *Les actes du BRG.* 4: 381-404.
- Ladzinsky G. 1987. Pulse domestication before cultivation. *Economic Botany.* 41:60–65.
- Lakhanpaul, S., Velayudhan, K. C. and K. V. Bhat. 2003. Analysis of genetic diversity in Indian taro [*Colocasia esculenta* (L.) Schott] using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 50(6): 603-609.
- Le Cunff L, Fournier-Level A, Laucou V, Vezzulli S, Lacombe T, Adam-Blondon AF, Boursiquot JM, This P (2008) Construction of nested genetic core collections to optimize the exploitation of natural diversity in *Vitis vinifera* L. subsp. *sativa*. *BMC Plant Biol* 8:3.
- Lenoir M, Akerraz A (1984) L'oléiculture dans le Maroc antique. *Olivae* 3:12–17
- Lesins, K. A., and Lesins, I. (1979). The Genus *Medicago* (Leguminosae): A Taxogenetic Study, Dr. W. Junk,
- Lev-Yadun, S., Ne'eman, G., Abbo, S. and M. A. Flaishman. 2006 a. Comment on “Early domesticated fig in the Jordan Valley”. *Science.* 314(5806):1683.
- Lewington A and Parker E. (1999) Ancient trees. *Trees that live for a thousand years.*(Collins & Brown, London).
- Li, Y.-H., Li, W., Zhang, C., Yang, L., Chang, R.-Z., Gaut, B. S. and L.-J. Qiu. 2010. Genetic diversity in domesticated soybean (*Glycine max*) and its wild progenitor

- (Glycine soja) for simple sequence repeat and single-nucleotide polymorphism loci. *New Phytologist*. 188: 242 - 253.
- Liphshitz N, Bonani G (2000) Dimensions of olive (*Olea europaea*) stones as a reliable parameter to distinguish between wild and cultivated varieties: further evidence. *Tel Aviv (J Institute Archaeol Tel Aviv University)* 27:23–25.
- Liphshitz N, Gophna R, Hartmann M, Biger G (1991) The beginning of olive (*Olea europaea*) cultivation in the Old World: a reassessment. *J Archaeol Sci* 18:441–453
- Litt M, Luty JA (1989) A hypervariable microsatellite revealed by in-vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *Am J Hum Genet* 44:397-401.
- Lopes M. S., Mendonça D., Rodrigues dos Santos M., Eiras-Dias J. E. and A. da Câmara Machado. 2009. New insights on the genetic basis of Portuguese grapevine and on grapevine domestication. *Genome*. 52: 790–800.
- Lopes, M. S., Mendonca, D., Sefc, K. M., Gil, F.S. and A. D. Machado. 2004. Genetic evidence of intra-cultivar variability within Iberian olive cultivars. *Hortscience*. 39(7): 1562-1565
- López, M., Vargas, F. J. and I. Batlle. 2006. Self-(in) compatibility almond genotypes: A review. *Euphytica*. 150: 1-16.
- Louette, D., and M. Smale. 1996. Genetic diversity and maize seed management in a traditional Mexican community: implications for in situ conservation of maize. NRG Paper 96–03. CIMMYT, Mexico, D.F., Mexico.
- Loureiro J, Rodriguez E, Costa A, Santos C (2007) Nuclear DNA content estimations in wild olive (*Olea europaea* L.ssp. *europaea* var. *sylvestris*) and Portuguese cultivars of *O. europaea* using flow cytometry. *Genet Resour Crop Evol* 54: 21-25.
- Loussert R, Brousse G (1978) *L'olivier. Systematique et classification botanique*. G.P. Maisonneuve et Larose, Paris
- Loveless M. D. and J. L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65–95.
- Luikart G, England PR, Tallmon D, Jordan S, Taberlet P. 2003. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing. *Nat. Rev. Genet.* 4: 981-994.
- Diamond, De l'inégalité parmi les sociétés. *Essai sur l'homme et l'environnement dans l'histoire*, Gallimard, NRF essai, 2000.
- Lumaret R & Ouzzani N (2001). Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature* **413**, 700.
- Lumaret R, Mir C, Michaud H, Raynal V. 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology* 11: 2327–2336
- Lumaret R, Ouazzani N, Michaud H, Villemur P (1997) Cultivated olive and oleaster: two closely connected partners of the same species (*Olea europaea* L.): evidence from allozyme polymorphism. *Bocconea* 7: 39–42.
- Lumaret R., Ouazzani N., Michaud H., Vivier G., Deguilloux M.-F. and F. Di Giusto. 2004. Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343–351.
- Lyle S. 2006. *Fruits and nuts*. Timber Press, Portland, Oregon, USA. University of Oklahoma Press.
- MacNeish, Richard S. (1992). *The Origins of Agriculture and Settled Life*. Norman: University of Oklahoma Press.

- Maestratti J (1922) L'oléiculture dans la région de Fez. In: Proc V Oleiculture International Congress, pp 96–119.
- Magdelaine J. and J. C. Ottaviani. 1984. L'occupation pre et proto historique de l'Abri de Scaffa Piana près de Saint Florent. Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse. 647 :39-48.
- Maria Oliva Rodriguez-Ariza · Eva Montes Moya. On the origin and domestication of *Olea europaea* L. (olive) in Andaluc'ia, Spain, based on the biogeographical distribution of its finds. *Veget Hist Archaeobot* (2005) 14: 551–561.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sanchez, J. G., Buckler, E. S. and J. F. Doebley. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 99: 6080 - 6084.
- Mattioni C., Cherubini M., Micheli E., Villani F. and G. Bucci. 2008. Role of domestication in shaping *Castanea sativa* genetic variation in Europe. *Tree Genetics & Genomes* 4: 563–574.
- Maxted N., Hawkes J.G, Guarino L. & Sawkins M, 1997. Towards the selection of taxa for plant genetic conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44: 337–348.
- McKey D., Elias, M., Pujol, B., and Duputié, B. (2010). The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants *New Phytologist* 186: 318–332.
- McKey, D., Emperaire L., Elias M., Pinton F., Robert T., Desmoulière S., Rival L., (2001) Gestions locales et dynamiques régionales de la diversité variétale du manioc en Amazonie, *Genet. Sel. Evol.* 33 : 465-490.
- Meadow, R. H. (1998). Pre- and proto-Historic agricultural and pastoral transformations in northwestern South Asia. *The Review of Archaeology* 19: 12–21.
- Médail F, Quézel P, Besnard G, Khadari B (2001) Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. subsp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas et al. a relictual olive tree from South West Morocco. *Bot J Linn Soc* 137:249–266
- Médail, F. & Verlaque, R. (1997): Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 80: 269–281
- Mekuria, G.T., G.G. Collins, and M. Sedgley. 1999. Genetic variability between different accessions of some common commercial olive cultivars. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 74:309–314.
- Mendil M., Sebai A. 2006 . Catalogue des Variété Algériennes de l'Olivier. Ministère de l'agriculture et du développement rural, ITAF Alger, Algeria. 98 pp
- Meyer, R. S., Duval, A. E. and H. R., Jensen. 2012. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*. 196(1): 29 – 48.
- Miller A and Schaal B, 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *PNAS* 102 (36): 12801–12806
- Miller A. J. and B. A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15: 1467–1480.
- Miller, A. J. 2008. Characterization of the *Spondias purpurea* lineage in Mesoamerica based on nuclear and chloroplast sequence data. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 135: 463 - 474.

- Miller, A. J. and B. A. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 102: 12801 - 12806.
- Miller, A. J. and B. L. Gross. 2011. From forest to field: Perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany*. 98(9): 1389 – 1414.
- Miller, N. F. (1992). The origins of plant cultivation in the Near East. In Cowan, C. W., and Watson, P. J. (eds.), *The Origins of Agriculture: An International Perspective*, Smithsonian, Washington, District of Columbia, pp. 39–58.
- Minelli S., Maggini F., Gelati, M.T., Angiolillo A. and P.G. Cionini. 2000. The chromosome complement of *Olea europaea* L.: characterization by differential staining of the chromatin and *in situ* hybridization of highly repeated DNA sequences. *Chrom Res*. 8:615-619.
- Molina, J., Sikora, M., Garud, N., Flowers, J. M., Rubinstein, S., Reynolds, A., Huang, P., Jackson, S., Schaal, B.A., Bustamante, C.D., Boyko, A.R. and M. D. Purugganan. 2011. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 108(20): 8351 – 8356.
- Montemurro, C., Simeone, R., Pasqualone, A., Ferrara, E. and A. Blanco. 2005. Genetic relationships and cultivar identification among 112 olive accessions using AFLP and SSR markers. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 80(1) 105-110.
- Mookerjee, S., Guerin, J., Collins, G., Ford, C. and M. Sedgley. 2005. Paternity analysis using microsatellite markers to identify pollen donors in an olive grove. *Theoretical and Applied Genetics*. 111(6): 1174-1182.
- Moore, A. M. T., Hillman, G. C. & Legge, A. J. 2000. *Village on the Euphrates, from Foraging to Farming at Abu Hureyra* (Oxford Univ. Press, Oxford).
- Moore, J. L., Manne, L., Brooks, T., Burgess, N. D., Davies, R., Rahbek, C., Williams, P. & Balmford, A. (2002) *Proc. R. Soc. London Ser. B* 269, 1645–1653.
- Moutier N, Garcia G, Lauri, PE. 2004. Shoot architecture of the olive tree: effect of cultivar on the number and distribution of vegetative and reproductive organs on branches. *Acta. Hort*. 636: 689- 694.
- Muller, M. H., Prosperi, J. M., Santoni, S. and J. Ronfort. 2001. How mitochondrial DNA diversity can help to understand the dynamics of wild-cultivated complexes. The case of *Medicago sativa* in Spain. *Molecular Ecology*. 10 (12):2753 – 2763.
- Muller, Poncet, Prosperi, Santoni et Ronfort (2005). Domestication history in the *Medicago sativa* species complex: inferences from nuclear sequence polymorphism. *Molecular Ecology*, 15, 1589-1602.
- Muzzalupo, I., Pellegrino, M. and E. Perri. 2007. Detection of DNA in virgin olive oils extracted from destoned fruits. *European Food Research and Technology* 224(4): 469-475
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Myles S, Peiffer J, Brown PJ, Ersoz ES, Zhang ZW, Cotich DE, Buckler ES (2009) Association mapping: Critical considerations shift from genotyping to experimental design. *Plant Cell* 21:2194–2202
- Myles S., Boyko A. R., Owens C. L., Brown P. J., Grassi F., Aradhya M. K., Prins B. *et al.* 2011. Genetic structure and domestication history of the grape. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108: 3530–3535.

- Naveh, Z. and J. Dan. 1973. Human degradation of Mediterranean landscapes in Israel. In: F. de Castri & H. A. Mooney (eds). *Mediterranean Type Ecosystems*, Ecol. Stud. 7:373 -390.
- Neef, R. (1990). Introduction, development and environmental implications of olive culture: the evidence from Jordan. *Man's role in the shaping of the eastern Mediterranean Landscape*. S. Bottema, Entjes-Nieborg, G., van Zeist, W. Rotterdam, Balkema: 295-306.
- Nei M (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press
- Nordborg M, Innan H. 2002. Molecular population genetics. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5: 69–73.
- Oka H.-I. and H. Morishima. 1967. Variations in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perennis*. *Evolution*. 21: 249-258.
- Olsen, K. M. and B. A. Schaal. 2007. Insights on the evolution on a vegetatively propagated crop species. *Molecular Ecology*. 16: 2838 - 2840.
- Olsen, K. M. and B. L. Gross. 2008. Detecting multiple origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 105: 13701 - 13702.
- Omrani-Sabbaghi A, Shahriari M, Falahati-Anbaran M, Mohammadi AS, et al. (2007). Microsatellite markers based assessment of genetic diversity in Iranian olive (*Olea europaea* L.) collections. *Sci. Hortic.* 112: 439-447.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E. and A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany*. 90: 593 - 602 .
- Ouazzani N, Idrissi A, El Ghazi (2002) Varietal structure of Moroccan olive germplasms: evidence from genetic markers and morphological characteristics. In: *Proc. 4th IS Olive Growing*, Acta Hort. 586, ISHS, pp 233–236
- Ouazzani N, Lumaret R, Villemur P (1996). Genetic variation in the olive tree (*Olea europaea* L.) cultivated in Morocco. *Euphytica*. 91:9-20.
- Owen CA, Bitá EC, Banilas G, Hajjar SE, Sellianakis V, Aksoy U, Hepaksoy S, Chamoun R, Talhook S, Metzidakis I, Hatzopoulos P, Kalaitzis P (2005) AFLP reveals structural details of genetic diversity within cultivated olive germplasm from the Eastern Mediterranean. *Theor Appl Genet* 110:1169–1176.
- Ozenda, 1975;
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellites analysis of population structure in Canadian polar bears. *Mol Ecol* 4:347–354
- Palamarev E., 1989 — Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Syst. Evol.*, 162: 93107.
- Parsons M, 1998. *The Butterflies of Papua New Guinea: Their Systematics and Biology*. Princeton University Press, Princeton. pp 928.
- Pasqualone A., Caponio F. and Blanco A. 2001. Inter-simple sequence repeat DNA markers for identification of drupes from different *Olea europaea* L. cultivars. *Eur. Food Res. Technol.* 213: 240–243.
- Peakall R, Smouse PE (2005) GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6:288–295.
- Peel M.C., Finlayson B.L., Mc Mahon T.A., 2007: Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11: 1633-1644.

- Perales HR, Benz BF, Brush SB. Maize diversity and ethnolinguistic diversity in Chiapas, Mexico. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS)* 2005; 102: 949-54.
- Petit, R. J. and A. Hampe. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 37: 187 - 214.
- Petit, R.J., Csaikl, U.M., Bordács, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B.C., Deans, J.D., Dumolin-Lapègue, S., Fineschi, S., Finkelday, R., Gillies, A., Glaz, I., Goicoechea, P.G., Jensen, J.S., König, A., Lowe, A.J., Madsen, S.F., Mátyás, G., Munro, R.C., Pemonge, M.-H., Popescu, F., Slade, D., Olalde, M., Tabbener, H., Turchini, D., de Vries, S.M.G., Ziegenhagen, B., Kremer, A., 2002a. Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *For. Ecol. Manage.* 156, 5-26.
- Pickersgill B. 1997. Genetic resources and breeding of *Capsicum* spp. *Euphytica*. 96: 129–133.
- Pintaud JC, Couvreur T, Lara C, Billotte N, Ludena A, Pham JL. Structure et dynamique de la diversité génétique dans un complexe sauvage-cultivé tropical : le cas du palmier sud-américain. *Les Actes du BRG*, 6 (2006) 355-370.
- Polito V. S. 1999. Seedlessness and parthenocarpy in *Pistacia vera* L. (Anacardiaceae): Temporal changes in patterns of vascular transport to ovules. *Annals of Botany*. 83: 363–368.
- Poljuha D., Sladonja B., Setić E., Milotić A., Bandelj D., Jakse J., Javornik B, 2008. DNA fingerprinting of olive varieties in Istria (Croatia) by microsatellite markers. *Scientia Horticulturae* 115 (2008) 223–230
- Poncet V, Lamy F, Enjalbert J, Joly H, Sarr A and Robert T, 1998. Genetic analysis of the domestication syndrome in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae): inheritance of the major characters. *Heredity* (1998) 81, 648–658.
- Pons, A., and Quézel, P. 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In Gomez-Campo, C. (ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean area*, Dr. W. Junk, Dordrecht, pp. 25 – 43.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Purugganan, M. D. and D. Q. Fuller. 2009. The nature of selection during plant domestication. *Nature*. 457: 843 - 848.
- Purugganan, M. D. and D. Q. Fuller. 2011. Archaeological data re-veal slow rates of evolution during plant domestication. *Evolution*. 65 : 171 - 183.
- Pusadee, T., S. Jamjod, Y.C. Chiang, B. Rerkasem and B.A. Schaal, 2009. Genetic structure and isolation by distance in a landrace of Thai rice. *PNAS*, 106: 13881-13885.
- Qualset [eds.], *Biodiversity in agriculture: Domestication, evolution, and sustainability*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Queller, D., Strassmann, J., and Hughes, C. 1993. Microsatellite and kinship. *Trends Ecol. Evol.* 8: 285–288.
- Quézel P. & Médail F. 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p.
- Rallo P, Dorado G, Martin A (2000) Development of simple sequence repeats (SSRs) in olive tree (*Olea europaea* L.). *Theor Appl Genet* 101:984–989.
- Raymond M., and Rousset F, 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280-1283.

- Reusch, T. B. H. and T. E. Wood. 2007. Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*. 16: 3973 - 3992.
- Riesberg and D. E. Soltis 1991. Phylogenetic consequences of cytoplasmic gene flow in plants. *Evol. Trends in Plants* 5:65-84.
- Rindos, D. 1984. The origins of agriculture. Academic Press, San Diego, CA.
- Rival L., McKey D, 2008. Domestication and Diversity in Manioc (*Manihot esculenta* Crantz ssp. *esculenta*, Euphorbiaceae). *Current Anthropology*, 49 (6): 1119-1128.
- Rivas-Martínez, S. (1987). Memoria y mapas de series de vegetación de España. 1:400.000
- Rognon X, Vila E, Verrier E (2009) L'évolution des espèces animales suite à la domestication conséquences pour les ressources génétiques. Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009: 1-12.
- Rosenberg NA, Nordborg M (2002) Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature Reviews Genetics*, 3, 380–391.
- Rosenberg NA (2004) DISTRUCT: a program for the graphical display of population. *Mol Ecol Notes* 4:137–138
- Ross-Ibarra J., Tenailon M., Gaut B. 2009. Historical Divergence and Gene Flow in the Genus *Zea*. *Genetics* 181: 1399–1413.
- Ross-Ibarra, J. and B. S. Gaut. 2008. Multiple domestications do not appear monophyletic. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 105: e105.
- Rotondi A, Magli M, Ricciolini C, Baldoni L (2003) Morphological and molecular analyses for the characterization of a group of Italian olive cultivars. *Euphytica* 132:129-137.
- Roux D, 2006. Dire l'Olivier en Méditerranée, dire la Méditerranée par l'Olivier. L'Homme, la langue et l'arbre. *Forêt méditerranéenne* t. XXVII, n° 4, décembre 2006.
- Rubinsztein DC (1999) Trinucleotide expansion mutations cause diseases which do not conform to classical Mendelian expectations. In: *Microsatellites: Evolution and Applications* (eds Goldstein DB, Schlötterer C), pp. 81–97. Oxford University Press, Oxford
- Rubio de Casas R, Besnard G, Schönswetter P, Balaguer L, Vargas P. Extensive gene flow blurs phylogeographic but not phylogenetic signal in *Olea europaea* L. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;113:575–583.
- Ruby, J. (1918) Recherches morphologiques et biologiques sur l'olivier et sur ses variétés cultivées en France. Première thèse de Doctorat es Sciences Naturelles, Paris.
- Rugini E & Fedeli E (1990) Olive (*Olea europaea* L.) as an oilseed crop. In: Bajaj YPS (ed) *Biotechnology in Agriculture and Forestry, Legumes and Oil Seed Crops*, Vol 10 (pp 593–641). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Rugini E., Pannelli, G., Ceccarelli, M. and M. Muganu. 1996 Isolation of triploid and tetraploid olive (*Olea europea* L.) plants from mixoploid cv Frantoio and Leccino mutants by *in vivo* and *in vitro* selection. *Plant Breed.* 115:23-27.
- Rüter B., Hamrick J. L. and B. W. Wood. 1999. Genetic diversity within provenance and cultivar germplasm collections versus natural populations of pecan. *Journal of Heredity* 90: 521–528.
- S. Reale, S. Doveri, A. Diaz, A. Angiolillo, L. Lucentini, F. Pilla, A. Martin, P. Donini, D. Lee 2006. SNP-based markers for discriminating olive (*Olea europaea* L) cultivars *Genome*, 49 (9) (2006), pp. 1193-1205

- Sabino Gil, F., Busconi, M., Da Camara Machado, A., Fogher, C., 2006. Development and characterization of microsatellite loci from *Olea europaea*. *Mol. Ecol. Notes* 6, 1275–1277.
- Sadiqi, F. 1997. *Grammaire du Berbère*. Paris: L'Harmattan.
- Salamini, F., Zikan, H., Brandolini, A., Shufrenberger, R., Martin, W. (2002). Cereal domestication in the Near East. *Nature Reviews Genetics*. 3, 429–441
- Sarri V, Baldoni L, Porceddu A, Cultrera NGM, Contento A, Frediani M, Belaj A, Trujillo I, Cionini PG (2006) Microsatellite markers are powerful tools for discriminating among olive cultivars and assigning them to geographically defined populations. *Genome* 49:1606–1615
- Saumitou-Laprade P, Vernet P, Vassiliadis C, Hoareau Y, de Magny G, Dommée B, Lepart J (2010) A Self-Incompatibility System Explains High Male Frequencies in an Androdioecious Plant. *Science* 327: 1648-1650.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. and T. Knürr. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 38: 595-619.
- Scarcelli N., Tostain S., Mariac C., Agbangla C., Dainou O., Berthaud J. et Pham J-L. 2006 Genetic nature of yams (*Dioscorea* sp.) domesticated by farmers in Benin (West Africa). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 53: 121-130.
- Scarcelli, N., Dainou, O., Agbangla, C., Tostain, S. and J.L. Pham. 2005. Segregation patterns of isozyme loci and microsatellite markers show the diploidy of African yam *Dioscorea rotundata* (2n=40). *Theoretical, and Applied Genetics*. 111(2): 226-232
- Schoen DJ, Brown AHD (1993) Conservation of allelic richness in wild crop relatives is aided by assessment of genetic markers. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:10623–10627
- Schulz, O., Judex, M. (Eds.), 2008. *Impetus Atlas Morocco: Research Results 2000–2007*. Department of Geography, University of Bonn, Bonn.
- Sefc KM, Lopes MS, Mendonça D, Rodrigues Dos Santos M, Da Cámara Machado L, Da Cámara Machado (2000) Identification of microsatellites loci in Olive (*Olea europaea* L.) and their characterization in Italian and Iberian trees. *Mol Ecol* 9:171–1193
- Shanjani P., Mardi M., Pazouki L., Hagidimitriou M., Avanzato D., Pirseyedi S., Ghaffari M. and S. Khayam Nekoui S. 2009. Analysis of the molecular variation between and within cultivated and wild *Pistacia* species using AFLPs. *Tree Genetics & Genomes* 5: 447–458.
- Simmonds N. W. 1976. Bananas *Musa* (Musaceae). In Simmonds N. [ed.], *Evolution of crop plants*, 211–215. Longman, London, UK.
- Smith BD (2001) Documenting plant domestication: The consilience of biological and archaeological approaches. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:1324–1326.
- Smith, B. D. 1995. *The emergence of agriculture*. Scientific American Library, New York, New York, USA.
- Smith, B. D. 2006. Eastern North America as an independent center of plant domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 103: 12223 - 12228.
- Smith, S. A. and M. J. Donoghue. 2008. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* 322: 86-89.
- Sokpon N., Houankoun E., Ouinsavi C. et Yabi J. 2004: Importance socio-économique du rônier (*Borassus aethiopum* Mart.): Différents usages et commercialisation de

- quelques sous produits au Bénin. Communication présentée à l'atelier scientifique Sud-Centre, Abomey-Calavi décembre 2004.
- Spennemann, D. H. R. and L.R. Allen. 2000. Feral olives (*Olea europaea*) as future woody weeds in Australia: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 40 (6):889-901
- Sperling L., Ashby Y. J.A., Smith M.E., Weltzien E. et McGuire S., 2001. A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and results. *Euphytica*, 122: 439-450.
- Srinivasan, C. S. ; Thirtle, C. ; Palladino, P. 2003. Winter wheat in England and Wales, 1923-1995: what do indices of genetic diversity reveal? *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 1(1):43-57.
- Storz JF, Beaumont MA. 2002. Testing for genetic evidence of population expansion and contraction: an empirical analysis of microsatellite DNA variation using a hierarchical Bayesian model. *Evolution* 56: 154–166.
- Szpiech ZA, Jakobsson M, Rosenberg NA (2008) ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* 24:2498-2504
- Taiqui L, Cantarino CM. Elément historiques d'analyse écologique des paysages montagneux du Rif Occidental (Maroc) *Mediterranea Serie de estudios biológicos* 16:23–36.
- Tajima F (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123, 585–595.
- Takahashi R. 1955. The origin and evolution of cultivated barley. In: Demerec M, editor. *Advances in Genetics*. Vol. 7. New York: Academic Press. pp. 227–266.
- Tanno, K-I and G. Willcox. 2006a. How fast was wild wheat domesticated? *Science* 311(5769):1886.
- Tanno, K-I and G. Willcox. 2006b. The origins of cultivation of *Cicer arietinum* L. and *Vicia faba* L.: early finds from Tell el-Kerkh, north-west Syria, late 10th millennium B.P. *Vegetation History and Archaeobotany* 15(3): 197–204.
- Tautz D., Trick M., Dover G (1986) Cryptic simplicity in DNA is a major source of genetic variation. *Nature* 322:652–656.
- Tavaud M., Zanetto A., David J. L., Laigret F. and E. Dirlewanger. 2004. Genetic relationships between diploid and allotetraploid cherry species (*Prunus avium*, *Prunus* × *gondouinii* and *Prunus cerasus*). *Heredity* 93: 631–638.
- Tenaillon et Tenaillon MI, U'Ren J, Tenaillon O, Gaut BS (2004) Selection versus demography: a multilocus investigation of the domestication process in maize. *Molecular Biology and Evolution*, 21:1214–1225.
- Terral JF, Alonso N, Capdevila RBI, Chatti N, Fabre L, Fiorentino G, MarINVAL P, Jordá GP, Pradat B, Rovira N, Alibert P (2004) Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *J Biogeogr* 31:63–77
- Terral JF, Arnold-Simard G (1996) Beginnings of olive cultivation in eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quat Res* 46:176–185.
- Terral, Alonso, Capdevila, Chatti, Fabre, Fiorentino, MarINVAL, Jorda, Pradat, Rovira and Alibert. 2004. Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *J Biogeogr* 2004; 31: 63-77.

- Terral, J. F. 1997. Beginnings of olive domestication (*Olea europaea* L.) in North-western Mediterranean areas shown by morphometric analyses applied on archaeological charcoal. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences série II fascicule A-Sciences de la Terre et des Planètes*. 324(5): 417-425
- Terral, J. F. 2000. Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *Journal of Archaeological Science*. 27(2): 127-133
- Teshome A, Baum BR, Fahrig L, Torrance JK, Arnason TJ, Lambert JD (1997) Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] landrace variation and classification in north Shewa and south Welo, Ethiopia. *Euphytica*, **97**, 255-263.
- Tessier C, David J, This P, Boursiquot JM, Charrier A (1999) Optimization of the choice of molecular markers for varietal identification in *Vitis vinifera* L. *Theor Appl Genet* 98:171–177
- Testolin, R. and O. Lain. 2005. DNA Extraction from olive oil and PCR amplification of microsatellite markers. *Food Chem Toxicol* 70:108-112
- This, P., Lacombe, T. and M. R. Thomas. 2006. Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics*. 22: 511 - 519.
- Thomas, M., Dawson, J. C., Goldringer, I. and C. Bonneuil. 2011. Seed exchanges, a key to analyze crop diversity dynamics in farmer-led on-farm conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 58(3):321-338.
- Thuillet, A.C., et al., Estimation of long-term effective population sizes through the history of durum wheat using microsatellite data, *Genetics* 169 (2005) 1589-99.
- Tornézy M (1922) L'oléiculture dans la région de Marrakech. *Proceedings V Oleiculture*
- Trigui A, Msallem M (2002) Oliviers de Tunisie: catalogue des variétés autochtones et types locaux, Vol 1. Ministère de l'Agriculture, Sfax, Tunisia.
- Trujillo I, Rallo L, Arús P (1995) Identifying olive cultivars by isozyme analysis. *J Am Soc Hortic Sci* 120:318–324
- Turrill WB (1951). Wild and cultivated olives. *Kew Bull.* 3, 437-442.
- UPOV 1979. Principes directeurs pour la conduite de l'examen des caractères distinctifs de l'homogénéité et de la stabilité. < www.upov.int/restrict/fr/index.html >
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E. and S. C. H. Barrett. 2010. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 41: 193 - 213.
- Van Etten J, Hijmans RJ (2010). A geospatial modelling approach integrating archaeobotany and genetics to trace the origin and dispersal of domesticated plants. *PLoS One* 5:e12060.
- Van Zeist 1980. Aperçu sur la diffusion des végétaux cultivés dans la région méditerranéenne. In: coll. Fond. L. Emberger, La mise en place, l'évaluation et la caractérisation de la flore et des végétaux circum-méditerranéennes. *Nat. Monspet., H.S.* : 129-145
- Vargas P, Munoz Garmendia F, Hess J, Kadereit JW. 2001. *Olea europaea* subsp. *guanchica* and subsp. *maroccana* (Oleaceae), two new names for olive tree relatives. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58: 360–361.
- Vavilov, N. I. 1926. Studies on the Origin of Cultivated Plants. *Bull. of Applied Botany*. Vol. XVI No. 2.
- Vavilov, N. I. 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Translated by K. Start. *Chron. Bot.* 13: 1-366.

- Vavilov, N. I. 1992. Origin and geography of cultivated plants (English translation), Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Vavilov, N.I. 1935. The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot.* 13(1/6):1-366.
- Vavilov, N.I. 1935. Theoretical Basis for Plant Breeding, Vol. 1. Moscow. Origin and Geography of Cultivated Plants. Pages 316-366 in *The Phytogeographical Basis for Plant Breeding* (D. Love, transl.). Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Villemur P., Musho U. S., Delmas J. M., Maamar M and Ouksili A. (1984). Contribution à l'étude de la biologie florale de l'olivier (*Olea europaea* L.): stérilité mâle, flux pollinique et période effective de pollinisation. *Fruits*, 39, 467–473.
- Vitte C, Ishii T, Lamy F, Brar D, Panaud O (2004) Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice. *Mol Gen Genomics* 272:504-511
- Vitte, C., Ishii, T., Lamy, F., Brar, D. and O. Panaud. 2004. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Genetics and Genomics*. 272(5):504 – 511.
- Wadley, G. and A. Martin. 1993. The origins of agriculture – a biological perspective and a new hypothesis. *Australian Biologist*. 6: 96 – 105.
- Wagner HW, Sefc KM (1999) Identity 1.0. Centre for Applied Genetics, University of Agricultural Sciences Vienna, 5 pages
- Watterson GA. 1975. On the number of segregating sites in genetical models without recombination. *Theor. Pop. Biol.* 7: 256-276.
- Weese T. L. and L. Bohs. 2010. Eggplant origins: Out of Africa, into the Orient. *Taxon* 59: 49–56.
- Weiss, E., Kislev M. E. and A Hartmann. 2006. Autonomous cultivation before domestication. *Science*. 312(5780): 1608 - 1610.
- Weiss, E., Wetterstrom, W., Nadel, D. and O. Bar-Yosef. 2004. The broad spectrum revolution revisited: evidence from plant remains. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 101(26):9551–9555.
- Willcox G. 2007: The adoption of farming and the beginnings of the Neolithic in the Euphrates valley: cereal exploitation between the 12th and the 8th millennium BC cal. In S. Colledge and J. Conolly (Eds). *The origins and spread of domestic plants in Southwest Asia and Europe*. 21-36.
- Willcox, G. 2005. The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: Multiple events, multiple centres. *Vegetation History and Archaeobotany*. 14 : 534 – 541.
- Willcox, G., Buxo, R. and L. Herveux. 2009. Late Pleistocene and Early Holocene climate and the beginnings of cultivation in northern Syria. *Holocene* 19(1):151–158.
- Willcox, G., Fornite, S. and L. Herveux. 2008. Early Holocene cultivation before domestication in northern Syria. *Vegetation History and Archaeobotany* 17(3):313–325.
- Wood D. et Lenné J.M. 1997. The conservation of agrobiodiversity on-farm: questioning the emerging paradigm. *Biodiversity and Conservation* 6: 109-129.
- Wood, D. and Lenné, J.M. (eds) 1999 *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*. CABI, Wallingford, pp. 490.
- Wu SB, Collins G, Sedgley M. 2004. A molecular linkage map of olive (*Olea europaea* L) based on RAPD microsatellite and SCAR markers. *Genome* 47:26-35.

- Yamasaki, M., Tenaillon, M. I., Bi, I. V., Schroeder, S. G., Sanchez-Villeda, H., Doebley, J. F., Brandon, S. G. *et al.* 2005. A large-scale screen for artificial selection in maize identifies candidate agronomic loci for domestication and crop improvement. *Plant Cell*. 17: 2859 – 2872.
- Zárate S., Pérez-Nasser N. and A. Casas. 2005. Genetics of wild and managed populations of *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* (Fabaceae; Mimosoideae) in La Montaña of Guerrero, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 941–957.
- Zeder M A 2011. The Origins of Agriculture: New Data, New Ideas. *Current Anthropology*, 52, No. S4, pp. S221-S235.
- Zeder, M. A. and B. Hesse. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. *Science*. 287 (5461):2254-2257
- Zeder, M.A. 2006. Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology*. 15(3): 105-117.
- Zeder, M.A., Emshwiller, E., Smith, B.D. and Bradley, D.G. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*. 22(3): 139-155.
- Zeist. Van M and Woldring H (1980) Holocene vegetation and climate of the northwestern Syria. *Palaeohistoria* 22: 11-125.
- Zerega N. J. C., Ragone D. and T. J. Motley. 2004. Complex origins of breadfruit (*Artocarpus altilis*, Moraceae): Implications for human migrations in Oceania. *American Journal of Botany*. 91: 760–766.
- Zeven, A. C. 1974. Black pepper *Piper nigrum* (Piperaceae). In Simmonds N. W., [ed.], *Evolution of crop plants*. Longman, London, UK. pp 234–235
- Zeven, A. C. 1998. Landraces: A review of definitions and classifications. *Euphatica*. 104(2):127-139.
- Zhang, W., Lin, X., Li, K., Huang, J., Tian, Y., Lee, J. and Q. Fu. 1998. Cassava agronomy research in China. In: Howeler RH, Ed. *Cassava breeding, agronomy and farmer participatory research in Asia*. Proceeding of 5th Regional Workshop, Danzhou, Hainan, China, pp. 191-210.
- Zine El Aabidine A, Charafi J, Grout C, Doligez A, Santoni S, Moukhli A, Jay-Allemand C, El Modafar C, Khadari B. 2010. Construction of a Genetic Linkage Map for the Olive Based on AFLP and SSR Markers. *Crop Sci*. 50:2291-2302.
- Zink RM, Barrowclough GF (2008) Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology*, 17, 2107–2121
- Zohary D, Hopf (1993) *Domestication of plants in the Old World*, 2nd edn., Clarendon Press, Oxford
- Zohary D. 1989. Pulse domestication and cereal domestication: how different are they? *Economic Botany*. 43:31 - 34.
- Zohary D. 1999. Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 46(2): 133 – 142.
- Zohary D. and M. Hopf . 2000. *Domestication of plants in the old world: the origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley*. Oxford Univ. Press, New York.
- Zohary D. and Spiegel-Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the old world, *Science*, 187: 319-327.
- Zohary D., and M. Hopf. 2000. *Domestication of plants in the Old World*. 3rd ed. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Zohary, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany*. 58 (1) : 5-10.
- Zohary, D., 1986, The origin and early spread of agriculture in the Old World, in Barigozzi, G., ed., *The origin and domestication of cultivated plants*, Elsevier, Amsterdam.

Genetic structure and core collection of the World Olive Germplasm Bank of Marrakech: towards the optimised management and use of Mediterranean olive genetic resources.

H Haouane, A El Bakalli, A. Moukhli, C. Tollon, S Santoni, A. Oukabli, C. El Modafar, B. Khadari.

***Genetica* (2011) 139: 1083-1094**

Annexe

1

Genetic structure and core collection of the World Olive Germplasm Bank of Marrakech: towards the optimised management and use of Mediterranean olive genetic resources

Hicham Haouane · Ahmed El Bakkali · Abdelmajid Moukhli ·
Christine Tollon · Sylvain Santoni · Ahmed Oukabli ·
Cherkaoui El Modafar · Bouchaib Khadari

Received: 11 March 2011 / Accepted: 5 September 2011 / Published online: 30 September 2011
© The Author(s) 2011. This article is published with open access at Springerlink.com

Abstract The conservation of cultivated plants in ex-situ collections is essential for the optimal management and use of their genetic resources. For the olive tree, two world germplasm banks (OWGB) are presently established, in Córdoba (Spain) and Marrakech (Morocco). This latter was recently founded and includes 561 accessions from 14 Mediterranean countries. Using 12 nuclear microsatellites (SSRs) and three chloroplast DNA markers, this collection was characterised to examine the structure of the genetic diversity and propose a set of olive accessions encompassing the whole Mediterranean allelic diversity range. We identified 505 SSR profiles based on a total of 210 alleles. Based on these markers, the genetic diversity was

similar to that of cultivars and wild olives which were previously characterised in another study indicating that OWGB Marrakech is representative of Mediterranean olive germplasm. Using a model-based Bayesian clustering method and principal components analysis, this OWGB was structured into three main gene pools corresponding to eastern, central and western parts of the Mediterranean Basin. We proposed 10 cores of 67 accessions capturing all detected alleles and 10 cores of 58 accessions capturing the 186 alleles observed more than once. In each of the 10 cores, a set of 40 accessions was identical, whereas the remaining accessions were different, indicating the need to include complementary criteria such as phenotypic adaptive and agronomic traits. Our study generated a molecular database for the entire OWGB Marrakech that may be used to optimise a strategy for the management of olive genetic

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10709-011-9608-7) contains supplementary material, which is available to authorized users.

H. Haouane · B. Khadari (✉)
INRA, UMR 1334 Amélioration Génétique et Adaptation des
Plantes (AGAP), 34398 Montpellier, France
e-mail: khadari@supagro.inra.fr

H. Haouane · A. El Bakkali
Montpellier SupAgro, UMR 1334 AGAP, 34398 Montpellier,
France

H. Haouane · C. El Modafar
Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences et Techniques
Guéliz, Laboratoire AgroBiotechL02B005, 40000 Marrakech,
Morocco

A. El Bakkali · A. Oukabli
INRA, UR Amélioration des Plantes et Conservation des
Ressources Phytogénétiques, Meknès, Morocco

A. El Bakkali
Faculty of Bioscience Engineering, University of Ghent,
Coupure links 653, 9000 Ghent, Belgium

A. Moukhli
INRA, UR Amélioration des Plantes, Marrakech, Morocco

C. Tollon · S. Santoni
INRA, UMR 1334 Amélioration Génétique et Adaptation des
Plantes (AGAP), 34060 Montpellier, France

B. Khadari
Conservatoire Botanique National Méditerranéen de
Porquerolles (CBNMED), UMR 1334 AGAP,
34398 Montpellier, France

resources and their use for subsequent genetic and genomic olive breeding.

Keywords *Olea europaea* · SSR characterisation · Chloroplast DNA markers · Model-based Bayesian clustering · Allelic diversity capture

Introduction

The olive tree (*Olea europaea* L.) is one of the most important fruit crops of the Mediterranean area (Zohary and Spiegel-Roy 1975). Palynological and anthracological (fossil charcoal) studies have shown that wild olive populations were present in eastern and western Mediterranean zones before the Neolithic (Terral et al. 2004; Carrión et al. 2010). Early domesticated forms were probably disseminated during successive human migrations (especially from east to west) throughout the Mediterranean Basin, but olive selection from local western populations has also been revealed by genetic studies (Besnard et al. 2002; Breton et al. 2006; Khadari et al. 2008).

Today, the area devoted to olive growing worldwide is estimated at 8.8 Mha (IOC 2007). It is one of the most economically important trees in Mediterranean areas, largely due to its multiple uses (e.g. oil, canned fruit, wood, ornamental uses, medicinal applications). Over 2,000 cultivars have been described, exhibiting significant levels of variation in oil content, fruit size and adaptation to local environmental conditions (Bartolini et al. 1998), but this number is probably underestimated since there is a lack of information on minor local varieties (Cantini et al. 1999).

Olive growing is undergoing a sharp transition from traditional to modern orchards, with a reduced number of main varieties featuring interesting agronomic traits such as yield, oil quality, and adaptive traits related to biotic and abiotic stresses. For instance, the “Picual” and “Arbequina” varieties have been massively planted over the last two decades in Andalusia and Catalonia, respectively (Belaj et al. 2010). A similar trend was noted in Portugal, with the main cultivar “Galega” grown in about 80% of the olive groves (Gemás et al. 2004), and in Morocco where “Picholine Marocaine” is the dominant cultivar throughout the country (Khadari et al. 2008). Hence, despite the high initial varietal diversity, a recent trend towards establishing modern orchards based on the most productive cultivars leads to high erosion of this germplasm. Several olive germplasm collections have been created at national and regional levels to manage ex-situ olive genetic resources for conservation purposes and eventual use in subsequent breeding programs (Bartolini 2008). The first major attempt to conserve and

characterise the most important cultivars from all olive growing countries led to the establishment of the World Olive Germplasm Bank in Córdoba, Spain (OWGB Córdoba). This bank was initiated by FAO-INIA in 1970, with the contribution of the International Olive Oil Council (IOOC; Caballero et al. 2006). It includes Spanish cultivars that were collected by Barranco and Rallo (2000) and varieties originating from other Mediterranean countries. OWGB Córdoba has served for many studies using morphological descriptors (Caballero and del Río 2002) and molecular markers such as random amplified polymorphism DNA (RAPDs) and single sequence repeat (SSRs; Belaj et al. 2003, 2004).

Over the course of the RESGEN project, numerous surveys and studies on conservation and characterisation have been conducted by each of the following 15 participating countries: Algeria, Croatia, Cyprus, Egypt, France, Greece, Israel, Italy, Morocco, Portugal, Serbia-Montenegro, Slovenia, Spain, Syria, Tunisia (Caballero et al. 2006). These partners have completed their sampling by collecting local olive cultivars based on a morphological characterisation. As genetic redundancies, homonymy and synonymy cases are common problems in the management of ex-situ collections (Engels and Visser 2003), morphological description has been complemented by the use of molecular markers. Recently, the development of SSRs in olive (e.g. Sefc et al. 2000; de La Rosa et al. 2002) has significantly enhanced the possibility of individual olive cultivar identification. After testing 37 SSR loci for their reproducibility and discriminating power in four independent laboratories, Baldoni et al. (2009) proposed a consensus list of SSRs for genotyping of cultivated olive.

More recently, a second international germplasm bank was set up at the experimental orchard of Tessaout [National Institute of Agronomic Research, Marrakech, Morocco; (OWGB Marrakech)] in 2003. Compared to OWGB Córdoba, OWGB Marrakech was set up in a different scientific context with more knowledge available about the plant material. To optimise olive germplasm sampling, local genetic resources had been characterised in several Mediterranean countries using standardised morphological descriptors. The bank was established by introducing previously characterised genetic resources from each Mediterranean area. For some partner countries (e.g. Spain; Barranco and Rallo 2000), a set of accessions representative of the local diversity was proposed following morphological or molecular characterisation. In 2010, OWGB Marrakech included 561 accessions originating from 14 Mediterranean countries and further introduction of additional olive germplasm is ongoing.

To optimise the management and use of the large olive ex-situ collections, it is essential to select a sub-sample of

accessions, so-called core collections, displaying the overall genetic diversity and phenotypic variability, as first proposed by Frankel and Brown (1984). Several strategies have been proposed to facilitate the construction of core collections, which can be classified into two groups according to the allocation methods. The first one is based on maximising the variability, including the M-Method strategy developed by Schoen and Brown (1993) and implemented in the MSTRAT software package (Gouesnard et al. 2001); and the second group, known as the stratified method, is based on similarity clustering (Escribano et al. 2008). Among numerous potential applications, core collections can be used as a first step in genetic association studies for detecting quantitative trait loci (QTLs) related to agronomic traits (Barnaud et al. 2006; Le Cunff et al. 2008; Aranzana et al. 2010).

Several molecular characterisation studies have focused on olive germplasm at local or national levels (Belaj et al. 2004; Banilas et al. 2003), but also at the scale of the Mediterranean Basin (Besnard et al. 2001a; Sarri et al. 2006). Olive cultivars analysed in these latter studies were considered as representative of local or Mediterranean genetic diversity, but to date no genetic studies of the entire OWGB have been published. Different aspects have been addressed in previous studies and, for instance, an analysis of genetic relationships among Mediterranean olive cultivars revealed a correlation between genetic structure and geographical origin of cultivars, suggesting multilocal olive selection from different genetic pools (Besnard et al. 2001a). More recently, Sarri et al. (2006) conducted a study of genetic relationships based on SSRs among 118 cultivars sampled in several Mediterranean countries and showed that Mediterranean olive germplasm was structured into three main gene pools, corresponding to the western, central and eastern Mediterranean regions. Studies on genetic structure have also been conducted on wild olive trees (or oleasters) or for investigating genetic relationships between wild and cultivated olives (Besnard et al. 2002, 2007; Breton et al. 2006; Belaj et al. 2010).

The purpose of this study was to investigate the genetic structure of the entire OWGB Marrakech, including all 561 accessions, using both nuclear SSRs and chloroplast DNA markers. The genetic structure of Mediterranean olive germplasm was investigated using model-based Bayesian clustering method to assign individuals into defined gene pools according to genetic and geographic criteria. This study also provides critical baseline information for the development of core collections to maximise the representativeness of olive genetic diversity. Our results represent an essential step towards optimised conservation of olive genetic resources and subsequently for genetic association studies to detect QTLs of adaptive and agronomic interest.

Materials and methods

Plant material

A total of 561 accessions maintained in the ex-situ World Olive Germplasm Bank at the experimental orchard of Tessaout (OWGB, INRA Marrakech, Morocco) were analysed. These accessions were derived from 14 olive-growing countries: Algeria (43 accessions), Croatia (16), Cyprus (28), Egypt (19), France (12), Greece (13), Italy (167), Lebanon (16), Morocco (40), Portugal (14), Slovenia (9), Spain (89), Syria (71) and Tunisia (24) (Table 1 and Supplementary file, Table S1). This second OWGB was launched in 2003 under IOOC supervision (see website: <http://www.internationaloliveoil.org/>), approximately 20 years after the first one was set up at IFAPA Córdoba (OWGB Córdoba, Spain). OWGB Córdoba mainly includes Spanish accessions (271) and 172 accessions from the following countries: Albania (7 accessions), Algeria

Table 1 Locality, sample size, multilocus SSR profiles and maternal lineages of olive accessions maintained in the OWGB collection Marrakech (INRA, Morocco)

Geographical origin	Sample size	SSR profile	Maternal lineage ^a
Western Mediterranean ^b			
Morocco	40	31	31 E
Portugal	14	14	14 E ₁
Spain	89	89	80 E ₁ , 6 E ₂ , 3 E ₃
Central Mediterranean ^b			
Algeria	43	40	32 E ₁ , 8 E ₃
Tunisia	24	24	24 E ₁
France	12	12	10 E ₁ , 1 E ₂ , 1 E ₃
Italy	167	165	161 E ₁ , 2 E ₂ , 2 E ₃
Croatia	16	14	14 E ₁
Slovenia	9	9	9 E ₁
Greece	13	13	11 E ₁ , 2 E ₂
Eastern Mediterranean ^b			
Egypt	19	19	19 E ₁
Cyprus	28	23	23 E ₁
Lebanon	16	13	13 E ₁
Syria	71	47	47 E ₁
Total	561	513	488 E ₁ , 11 E ₂ , 14 E ₃

^a Number of individuals classified into the three maternal lineages as defined by Besnard et al. (2007): E₁ from the eastern Mediterranean; E₂ and E₃ from the western Mediterranean

^b Olive accessions were classified into three main gene pools according to model-Bayesian clustering: western, central and eastern Mediterranean gene pools (see Fig. 1)

(2), Argentina-Chile (1), Croatia (5), Egypt (4), France (10), Greece (19), Israel (3), Italy (32), Lebanon (3), Morocco (3), Portugal (12), Slovenia (1), Syria (36), Tunisia (9), Turkey (23), USA (2) (<http://www.oleadb.it/olivodb.html>; Bartolini et al. 1998). Among the 384 and 491 cultivars identified in OWGB Córdoba and OWGB Marrakech, respectively; only 153 are present in both collections, while most of the accessions are exclusively present in one collection (338 only present in OWGB Marrakech and 231 present in OWGB Córdoba including 157 Spanish cultivars; Supplementary file, Table S1).

OWGB Marrakech was set up following the ResGen project, which included most Mediterranean olive-growing countries. Olive genetic resources for each partner Mediterranean country have been characterised using standardised morphological descriptors. Hence, OWGB Marrakech included different national olive germplasm previously characterised using morphological descriptors alone, or both morphological descriptors and molecular markers. The composition of national olive genetic resources refers to the number of accessions, the representativeness of ancient and modern olive orchards in different areas and agro-ecosystems, and the ratio between main, minor and local cultivars, as supervised by each national institute in charge of their olive genetic resource management. According to a recent study (Sarri et al. 2006), cultivated olive accessions were clustered into three main gene pools respectively distributed in the eastern, central and western Mediterranean Basin. Based on this study, the accessions analysed here are classified into three distinct regional groups: (1) a western Mediterranean group, including accessions originating from Morocco, Portugal, and Spain; (2) a central Mediterranean group, with accessions from Algeria, Tunisia, France, Italy, Slovenia, Croatia, and Greece; and (3) an eastern Mediterranean group, including accessions from Egypt, Cyprus, Lebanon, and Syria (Table 1).

DNA preparation and genotyping procedure

Genomic DNA was extracted from 100 mg of fresh leaf tissue, as described in Khadari et al. (2008). DNA quality was checked on 2% agarose gel and the DNA concentration was estimated using spectrofluorometry.

Twelve nuclear DNA SSR loci were selected according to their level of polymorphism and reproducibility, as well as by an easy and accurate scoring method (data not shown): DCA03, DCA04, DCA05, DCA08, DCA09, DCA11, DCA15, DCA18 (Sefc et al. 2000); GAPU59, GAPU71B (Carriero et al. 2002); UDO36 (Cipriani et al. 2002) and EMO90 (de La Rosa et al. 2002). In addition, the three maternal lineages (E1, E2, and E3; Besnard et al. 2007) were detected using a combination of three

chloroplastic indel markers: psbK-trnS-polyT-A, trnS-G-indel-1, and trnS-G-indel-2 (Besnard et al. 2003). PCR amplification was carried out in a total volume of 20 μ l containing 20 or 10 ng of genomic DNA for nuclear SSR or chloroplast indel genotyping, respectively, 1.5 mM MgCl₂, 0.2 M of each dNTP, 0.1 units of *Taq* DNA polymerase, and 2 pmol of forward (fluorescent labelled; Table 2) and reverse primers. Reactions were performed in a thermal cycler (Mastercycler ep gradient S). PCR products were separated using an automatic capillary sequencer (ABI 3130 Genetic Analyzer Applied Biosystems) and chromatograms were then analysed with the GenMapper 3.7 software (Applied Biosystems).

Data analysis

Genetic diversity and multivariate analysis

Based on the scored-size SSR allele dataset, we computed the following genetic diversity parameters: for each SSR locus, the number of alleles (N_a) and the observed heterozygosity (H_o) were calculated using Genetix 4.05 (Belkhir et al. 2004). The probability of identity PI (Paetkau et al. 1995) was computed using IDENTITY 4.0 (Wagner and Sefc 1999). The discriminating power (D) was computed as defined by Tessier et al. (1999): $D_j = \sum p_i [(Np_i - 1)/(N - 1)]$, where p_i is the frequency of the i th molecular profile revealed at locus j , and N is the number of identified genotypes.

Genetic relationships among the single genetic profiles (i.e. 505 genotypes were distinguished based on SSRs, see below) were studied via principal component analysis (PCA) using the Genalex 6 program (Peakall and Smouse 2005). Genotypes were plotted on the first two principal axes to visualise genetic affinities.

Bayesian model-based clustering approach

To identify the genetic structure in Mediterranean olive germplasm, a model-based analysis was performed using STRUCTURE 2.2.3 (Pritchard et al. 2000) based on SSR data. This program assumes Hardy–Weinberg equilibrium and linkage equilibrium within clusters. The analysis was done without prior information concerning the geographic origin of the accessions. The STRUCTURE algorithm was run using the “admixture model”, assuming a “correlation among allele frequencies”, with 10 independent replicate runs per K value (number of clusters) ranging from 1 to 10. Each run involved a burning period of 100,000 iterations, and a post burning simulation length of 1,000,000.

Validation of the most likely number of clusters K was performed using the statistics proposed by Evanno et al. (2005). Q-matrix values for individual runs for each K were

Table 2 Locus name, fluorescent dye-labelled, size range of amplified fragments (bp), number of alleles per locus (N_a), observed heterozygosity (H_o), discriminating power (D) and probability of identity (PI)

Locus name	Fluorescent dye	Allele size range (bp)	Alleles			Profile	D	PI	
			N_a	Rare alleles* (%)	Once observed alleles (%)				H_o
DCA04 ^{a,1}	HEX	117–193	30	24 (80)	2 (6)	0.62	95	0.95	0.034
DCA09 ^{a,1}	NED	162–219	24	17 (70)	2 (8)	0.93	92	0.96	0.025
DCA15 ^{a,1}	FAM	231–266	08	4 (50)	3 (37)	0.65	14	0.77	0.191
DCA05 ^{a,2}	FAM	192–218	14	10 (71)	2 (14)	0.49	31	0.71	0.273
DCA08 ^{a,3}	FAM	125–168	19	14 (73)	4 (21)	0.90	50	0.92	0.054
DCA03 ^{a,2}	NED	229–265	14	7 (50)	1 (7)	0.89	49	0.95	0.032
DCA18 ^{a,3}	NED	155–207	19	13 (68)	1 (5)	0.83	58	0.93	0.044
DCA11 ^{a,4}	HEX	126–196	25	20 (80)	3 (12)	0.71	83	0.93	0.054
GAPU59 ^{b,3}	HEX	207–241	12	8 (67)	2 (16)	0.68	23	0.81	0.185
GAPU71B ^{b,4}	FAM	117–166	14	9 (64)	1 (7)	0.90	38	0.93	0.051
UDO36 ^{c,2}	HEX	134–168	16	13 (81)	1 (6)	0.69	41	0.89	0.110
EMO90 ^{d,4}	FAM	160–210	15	11 (73)	2 (15)	0.79	31	0.85	0.132
Mean	–	–	17.5	12.5	2	0.76	50.41	0.88	2.55×10^{-14}
Total	–	–	210	150 (70)	24 (11)	–	–	–	–

* Observed alleles with frequencies of less than (5%)

^a Sefc et al. (2000)

^b Carriero et al. (2002)

^c Cipriani et al. (2002)

^d de la Rosa et al. (2002)

^{1–4} Number of the four used multiplexing PCRs

analysed by the CLUMPP 1.1 program (Jakobsson and Rosenberg 2007). Matrixes of individuals are represented as colored histograms of q values were constructed using DISTRUCT 1.1 (Rosenberg 2004).

Core collection sampling

The M-strategy (Maximisation strategy) proposed by Schoen and Brown (1993) and implemented in the MSTRAT software (Gouesnard et al. 2001) was used to generate core olive collections that maximise the number of observed alleles in the data set. The M-strategy consists in searching, among all potential core collections, for the best sample size that can capture all observed alleles with the highest genetic diversity score. After having determined the optimal size of the core subsets, 1,000 core collections were generated independently using the redundancy option with 10 independent runs and 1,000 iterations. Based on the 1,000 core collections obtained, we selected the reference core collection according to its Nei diversity index (Nei 1987) as first criterion, and then on the basis of its composition (representativeness among three gene pools and maternal lineages of accessions). Core subsets were constructed using all the observed alleles and

without private alleles (observed once) to limit the impact of the later on genetic structure and on linkage disequilibrium (LD; Barnaud et al. 2006; Aranzana et al. 2010). The distribution of the selected core accessions was plotted on the first two PCA axes.

Results

SSR polymorphism

Based on SSR data (i.e. 210 alleles for the 12 loci; Table 2), the analysis of 561 accessions revealed 505 genotypes. The number of alleles detected per locus ranged from 8 at the DCA15 locus to 30 at the DCA04 locus. The number of single genotypes identified per locus ranged from 14 to 95, with an average of 50.4 genotypes. Frequencies observed for the 210 alleles ranged from 0.001 to 0.71, with an average of 0.05. There were 151 alleles (71.9%) with frequencies equal to or less than 5%, which were considered as rare alleles (Supplementary file, Table S2). The reliability of the 24 alleles observed once was also checked by examining their occurrence in Mediterranean oleaster populations (unpublished data). The observed

heterozygosity (H_o) ranged from 0.49 at the DCA05 locus to 0.93 at the DCA09 locus, with a mean of 0.76. The highest probability identity (PI) value (0.273) was at the DCA05 locus and the lowest (0.025) was at the DCA03 locus (Table 2). Based on the 12 SSR loci, the cumulative probability identity was 2.55×10^{-14} , indicating that the probability of two randomly sampled olive trees having the same genotype was extremely low.

Characterisation of olive accessions

Among the identified 505 multilocus SSR profiles, 26 synonymous cases involving 82 accessions were detected (Supplementary file, Table S3). For instance, some accessions shared the same genotype: accessions “PM4 5116”, “PM3 5112”, “ZDH1”, “ZDH3”, “ZDH7”, “Zsb10” and “ZZ1” in Morocco shared SSR profile no. 002, and “Humaissi”, “Adgam” and “Souri” in Syria shared SSR profile no. 464. Otherwise, some accessions from different countries shared the same SSR profile, such as the “Zmj1” accession from Morocco and the “Zabarka” accession from Croatia (see Supplementary file, Table S3).

In the 127,260 pairwise comparisons among the 505 identified genotypes, only 366 comparisons (0.28%) represented closely related genotypes that differed by one to seven dissimilar alleles, whereas the remaining pairwise genotypes were distinguished by 8–44 dissimilar alleles (Supplementary file, Fig. S1). The highest SSR dissimilarity (44 dissimilar SSR alleles) was noted in only one genotype pair, i.e. “Souidi” from Algeria and “Baladi” from Lebanon.

Genetic structure of Mediterranean olive tree accessions

Using model-based Bayesian clustering, the genetic structure of Mediterranean olive genotypes was examined under the models with $K = 2$ –6 clusters (Fig. 1). According to the $K = 2$ model, most olive accessions from Morocco, Portugal and Spain were distinguished from other Mediterranean olive trees. At $K = 3$, cultivars from France, Algeria, Tunisia, Italy, Slovenia, Croatia and Greece (central Mediterranean group) were mostly assigned to cluster 3 and distinguished from cluster 2, which mostly included accessions from the eastern Mediterranean region. Actually, cluster 3 also included several accessions with mixed inferred ancestry from the western and eastern Mediterranean gene pools (Table 3, Fig. 1, and Supplementary file Table S4). At $K = 4$ –6, the Mediterranean olive germplasm, structured into three gene pools, i.e. eastern, western and central Mediterranean groups, was not modified since the fourth, fifth and sixth inferred ancestry gene pools were detected mainly in accessions of the central Mediterranean group (Fig. 1).

Based on the highest ΔK and H' values, $K = 3$ appeared to be the best model for olive genetic structure (Fig. 1; and see Supplementary file, Fig. S2), supporting the existence of the three gene pools described above. For groups 1 and 3, most genotypes were classified into one cluster based on the shared ancestry values, which were higher than 0.80; while for group 2, most genotypes were admixed (Fig. 2, Table 3, and Supplementary file Table S4).

Table 3 Number and proportion of genotypes from different countries assigned to the three clusters identified by structure

Country	Genotypes	Assigned genotypes ^a	Cluster 1		Cluster 2		Cluster 3	
			N	%	N	%	N	%
Morocco	31	16	15	94	1	6	- ^b	0
Portugal	14	12	11	92	1	8	- ^b	0
Spain	89	69	59	85	9	13	1	2
Total for the group 1	134	97	85	88	11	11	1	1
Algeria	40	15	4	27	11	73	- ^b	0
Tunisia	24	10	- ^b	0	8	80	2	20
France	12	2	- ^b	0	2	100	- ^b	0
Italy	165	89	6	7	75	84	8	9
Slovenia	9	2	- ^b	0	2	100	- ^b	0
Croatia	14	5	- ^b	0	5	100	- ^b	0
Greece	13	2	1	50	- ^b	0	1	50
Total for the group 2	277	125	11	9	103	82	11	9
Egypt	19	11	1	9	- ^b	0	10	91
Cyprus	23	22	- ^b	0	2	9	20	91
Lebanon	13	12	1	8	3	25	8	67
Syria	47	42	3	7	- ^b	0	39	93
Total for the group 3	102	87	5	6	5	6	77	88

^a Under the assignation probability $P(q_i) \geq 80\%$

^b No genotype assigned

The three groups defined by model-based Bayesian clustering were plotted on the two first PCA axes (Fig. 3). The western and eastern groups were distinguished by both of the axes, while the central Mediterranean group was in an intermediate position, as shown by the admixed inferred ancestry origins of their genotypes (Fig. 2).

Construction of nested core collections maximising diversity

When comparing the two strategies to capture the maximum genetic diversity, the sampling efficiency of the M-strategy was always superior to a random strategy and the relative efficiency was highest for small-size samples (Fig. 4). Based on the M-strategy, the total allelic diversity could be captured with 67 genotypes (Fig. 4A). After exclusion of alleles observed only once, a minimum of 58 genotypes was necessary to capture the allelic diversity (based on 186 alleles; Fig. 4B).

Under the optimal size of a core collection (67 accessions) capturing all 210 alleles, 10 cores (G01 to G10) obtained by the M-strategy were classified according to their observed heterozygosity and Nei's index diversity. The genetic diversity of the best 10 cores ranged from 0.77 to 0.78 for the observed heterozygosity and from 9.55 to 9.73 for the Nei's index diversity (Table 4). Each of the 10 cores (G01 to G10; Table 4) consisted of accessions from the western Mediterranean (group 1; 14.40 ± 2.17), central Mediterranean (group 2; 38.10 ± 2.68) and eastern Mediterranean gene pools (group 3; 14.5 ± 1.90 ; Table 4). Within each of the 10 cores, 60–63 accessions displayed cpDNA lineage E1, while western cpDNA lineages E2 and E3 were both represented by two to four accessions (Table 4). To illustrate the representativeness of the reference core collection, the position of the G01_67 core accessions is presented on the first two axes of the PCA (Fig. 3).

Under the optimal size of a core collection (58 accessions) capturing alleles scored at least twice (186 alleles), the genetic diversity of the best 10 cores ranged from 0.75 to 0.77 for the observed heterozygosity and from 9.55 to 9.73 for the Nei's index diversity (Supplementary file; Table S5).

Discussion

Is the ex-situ OWGB Marrakech representative of the Mediterranean olive germplasm?

All olive accessions analysed in this study are maintained in an ex-situ collection considered as being representative of Mediterranean olive germplasm since it was set up with genetic resources from 14 Mediterranean countries. Each national institute in charge of olive genetic resource management has defined the composition of their national germplasm. However, sampling criteria such as the number of accessions, the representativeness of ancient and modern olive orchards in different areas and agro-ecosystems, and the ratio between main, minor and local cultivars, have not been uniformly used by the different Mediterranean partner countries (Caballero et al. 2006). Because of this strategy for setting up the studied ex-situ collection, we noted discrepancies in the composition of different national olive genetic resource sets, e.g. Spanish and Italian germplasm included 89 and 167 accessions, respectively, while Moroccan germplasm included only 40 accessions. Despite such discrepancies, is the ex-situ OWGB Marrakech representative of Mediterranean olive germplasm? We observed no significant independence between the number of alleles detected in 118 Mediterranean cultivars (Sarri et al. 2006) and the allelic richness in OWGB Marrakech, which was computed for 118 individuals using the standardised G value (see Supplementary file; Table S6).

Fig. 1 Inferred population structure for $K = 2$ to $K = 6$ as the presumed number of subpopulations within the Mediterranean ex situ collection, including 561 accessions classified into 505 multilocus SSR profiles. CLUMPP H' (Jakobsson and Rosenberg 2007) represents the similarity coefficient between runs for each K , and ΔK represents the ad-hoc measure of (Evanno et al. 2005)

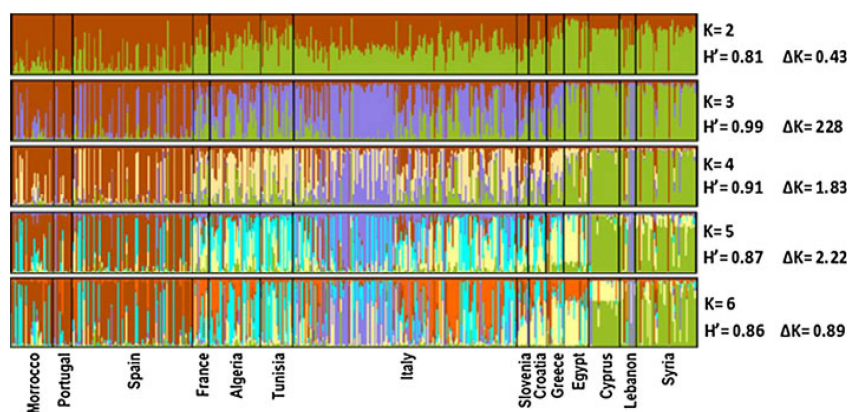


Fig. 2 Distribution of different gene pools from different countries in the Mediterranean Basin at $K = 3$. The three main groups were determined according to model-Bayesian clustering (see Fig. 1); *Group 1* western Mediterranean, *Group 2* central Mediterranean, and *Group 3* eastern Mediterranean

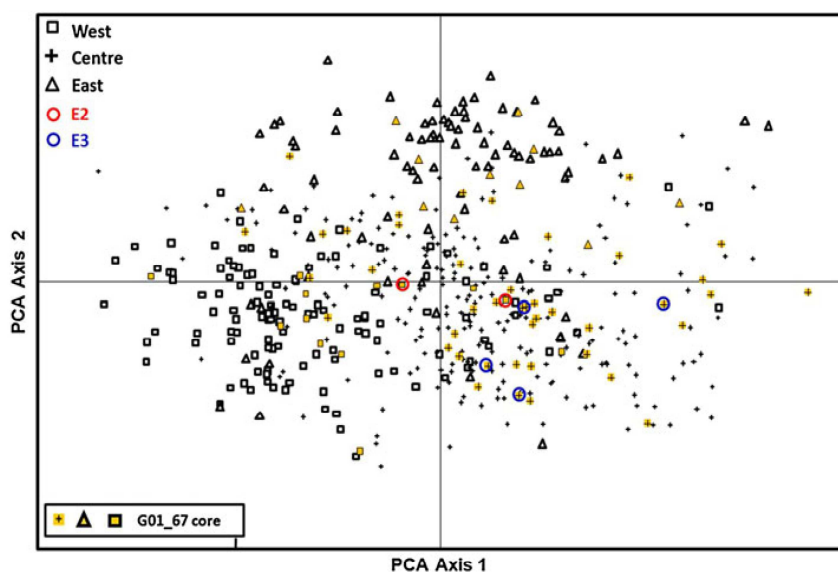
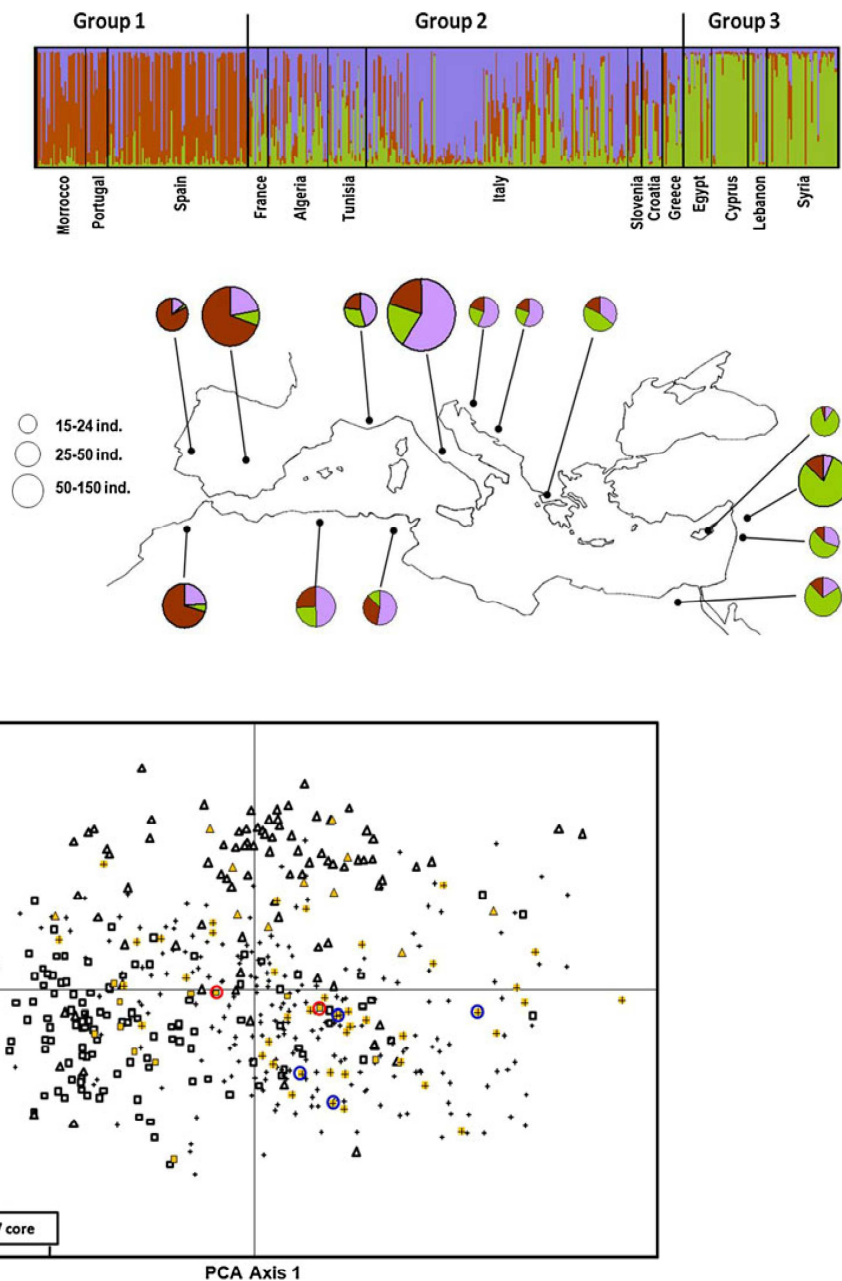


Fig. 3 PCA plot of 505 olive genotypes based on the first two principal axes accounting for 46.7% of the total genetic variation (first axis = 25.67% and the second = 21.11% of the total genetic variation). *Open square* western Mediterranean accessions, *plus* central Mediterranean accessions, and *open triangle* eastern Mediterranean accessions. *Yellow color* indicates G01_67 core accessions

within the overall distribution. Groups were defined on the basis of Bayesian model clustering using Structure software (Pritchard et al. 2000; see Fig. 1). E2 and E3 are the western Mediterranean maternal lineages, while E1 is the Eastern lineage as defined by Besnard et al. (2007). (Color figure online)

Further, we noted 24 alleles (11.4%) detected once and 151 alleles (71.9%) were considered as rare. Compared to wild olives sampled around the Mediterranean Basin and genotyped by Breton et al. (2006), the number of alleles at eight SSR loci (that were shared with the present study) was not significantly different from the allelic richness

observed in the OWGB Marrakech computed for 166 individuals using the standardised G value (see Supplementary file, Table S6). Otherwise, although not statistically tested, we noted a relatively lower observed heterozygosity in Mediterranean wild olives ($H_O = 0.67$) than in OWGB Marrakech. Hence, the genetic diversity

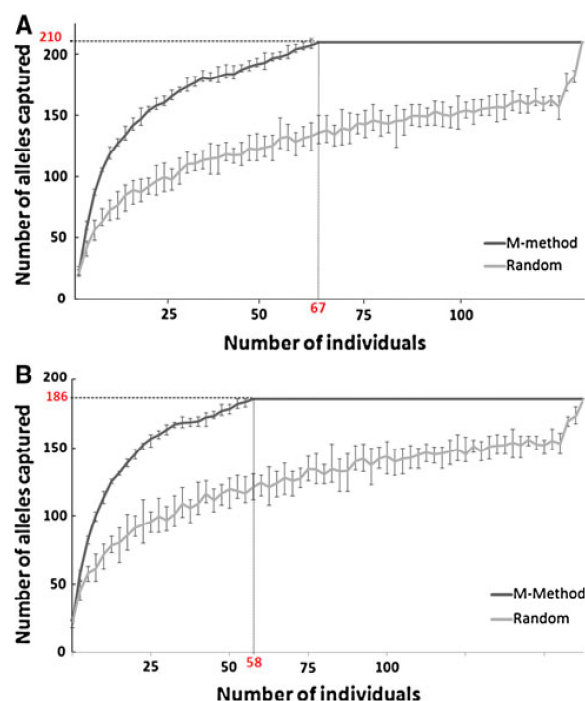


Fig. 4 Sampling efficiency based on the ability to capture the genetic diversity via the M-strategy (M-method) and a random strategy: **A** based on the total number of alleles (210), and **B** after exclusion of observed alleles once. In each case, the size of the proposed core collection was determined

observed in OWGB Marrakech may be similar to the existing Mediterranean wild and domesticated olive diversity.

SSR markers as Mediterranean olive characterisation tools

Among the 12 SSR loci used in this study, the three loci (DCA09, DCA04, and DCA03) with the highest discriminating power were able to distinguish about 80% of the 505 defined genotypes (see Supplementary file, Table S7). This level of discrimination could be even higher without the closely related genotypes, which likely correspond to mutants of clones, as previously shown (Khadari et al. 2008; Baali-Cherif and Besnard 2005). Olive discrimination based only on these three most discriminating loci was validated by the low probability of classifying two random accessions under the identical SSR profile ($PI = 2.72 \times 10^{-5}$). This probability decreased substantially when all 12 SSR loci used were taken into account ($PI = 2.55 \times 10^{-14}$). Six of these loci were included in the best consensus set of SSR markers (Baltoni et al. 2009) that has already been used for genetic structure studies (Sarri et al. 2006), and our study again confirmed that these markers are reliable tools for olive characterisation.

When considering accessions from the different Mediterranean countries, the olive cultivars were not distinguished with the same efficiency. All Spanish accessions were characterised as distinct genotypes (89 accessions corresponding to 89 distinct SSR profiles). Similar results were noted for Italian olive germplasm since 167 accessions were classified into 165 genotypes. These results may be attributed to previous characterisation, based on morphological descriptors (Barranco et al. 2005), and molecular markers such as RAPDs (Belaj et al. 2003) and SSRs (Belaj et al. 2003, 2004), before selecting accessions for introduction into OWGB Marrakech. In contrast, Syrian germplasm displayed 14 of the 26 cases of synonymy detected in OWGB Marrakech and a relatively higher number of Syrian accessions pairs displayed closely related genotypes (Supplementary file, Table S3). Beyond the fact that these related genotypes may be derived from local selection with a narrow genetic base, these observations could be explained by the scattered and partial olive characterisation (Baltoni et al. 2009). However, it is also very likely that mutations on SSR alleles have led to the distinction of very similar profiles for accessions belonging to the same original genotype, particularly when a clone is vegetatively multiplied for a very long time (Khadari et al. 2008; Lopes et al. 2004). Even ramets of the same individual have been distinguished in relict Laperrine's olive populations, demonstrating that SSR mutations can be relatively frequent under some environmental conditions (Baali-Cherif and Besnard 2005). One can also expect that the oldest cultivars have accumulated more mutations than more recently selected cultivars, and the occurrence of ancient clones in the Near East (e.g. Zohary and Spiegel-Roy 1975) could thus explain our observations. Furthermore, some accessions from different countries were classified under the same multilocus SSR profile, e.g. the "Zmj1" accession from Morocco and the "Zabarka" accession from Croatia. Such cases of cultivar identity from different origins might be related to their dissemination to different cropping areas where growers might have given them different local names (Trujillo et al. 1995; Besnard et al. 2001b; Sarri et al. 2006). In olive germplasm collections, over the last two decades, substantial efforts have been focused on identifying these redundant accessions using morphological and molecular data (Belaj et al. 2004; Barranco et al. 2005).

Mediterranean olive germplasm is structured into three main gene pools

Our study showed that Mediterranean olive germplasm was structured into three main gene pools, which strongly matched three distinct geographic areas, i.e. western, central and eastern Mediterranean regions. First, we showed

Table 4 SSR diversity within samples of the G-core classified according to their observed heterozygosity and their Nei's index diversity

Sample name	Observed heterozygosity	Nei's index	Group 1 ^a (N = 134)	Group 2 ^a (N = 277)	Group 3 ^a (N = 102)	Maternal lineage
G01_67 core	0.78	9.73	13	43	11	61E1, 2E2, 4E3
G02_67 core	0.77	9.72	13	40	14	61E1, 4E2, 2E3
G03_67 core	0.77	9.70	13	39	15	62E1, 2E2, 3E3
G04_67 core	0.77	9.68	12	38	17	62E1, 2E2, 3E3
G05_67 core	0.78	9.66	17	33	17	62E1, 2E2, 3E3
G06_67 core	0.76	9.65	17	36	14	62E1, 3E2, 2E3
G07_67 core	0.76	9.63	13	39	15	62E1, 2E2, 3E3
G08_67 core	0.76	9.62	13	38	16	60E1, 3E2, 4E3
G09_67 core	0.77	9.58	18	36	13	63E1, 2E2, 2E3
G10_67 core	0.77	9.55	15	39	13	63E1, 2E2, 2E3
Mean	0.77	9.65	14.40	38.10	14.5	–
SD	–	–	2.17	2.68	1.90	–

^a Groups defined on the basis of Bayesian model clustering using Structure software (see Fig. 2)

that $K = 3$ was the best genetic structure model, as also reported by Baldoni et al. (2009) and Sarri et al. (2006). Second, on the basis of this genetic structure, most accessions clearly clustered according to their geographic origin. Numerous genetic studies have reported genetic differentiation between western and eastern Mediterranean areas (Besnard et al. 2002, 2007; Breton et al. 2006; Sarri et al. 2006). Furthermore, Mediterranean cultivars analysed by RAPD markers showed relative differentiation among Spanish and Italian varieties (Besnard et al. 2001a), and a clear distinction between Spanish varieties and those from Greece and Turkey (Owen et al. 2005). Such a genetic structure indicates a correlation between the genetic differentiation of olive trees and their geographic distribution. Despite this genetic structure, we observed dominance of the eastern maternal lineage (95% of E1 vs. only 5% of western maternal lineages E2 and E3). As previously shown in Mediterranean wild and domesticated olives (Besnard et al. 2002, 2007; Breton et al. 2006), all eastern Mediterranean accessions carried E1, whereas lineages E2 and E3 were only observed in the western Mediterranean Basin, but with a relatively low frequency in cultivars (16%; Besnard et al. 2001a). These cpDNA lineages again confirm that cultivated olive has been selected from different gene pools from both eastern and western regions of the Mediterranean Basin (Besnard et al. 2001c).

A set of 67 accessions was sufficient to capture the allelic diversity

The purpose of core collections is to facilitate the use of germplasm by providing a set of accessions displaying the genetic diversity available in the larger collection (Brown

1989). Our approach was based exclusively on genetic criteria, by capturing most of the diversity in a small set of accessions (58) after the exclusion of alleles observed only once. This sampling could be extended to a larger set of 67 accessions to capture the total allelic diversity (210 alleles). When examining the cultivar composition in each of the 10 best core accessions, we noted that about 40 cultivars were in common, whereas the remaining were different in each core. These investigations indicated the need to include complementary criteria such as phenotypic, agronomic and adaptive traits, but also the cultivar value and their importance at historical, economic and sociocultural levels to ensure optimal management. Beyond this variability, it is also essential to assess genetic structures and pedigree relationships within the core collection used for genetic association studies and for identifying QTLs related to phenotypic traits (Barnaud et al. 2006; Aranzana et al. 2010).

Conclusion

The present study demonstrated that the OWGB Marrakech collection gives an accurate picture of Mediterranean olive germplasm diversity. We provided a molecular database that should facilitate management of this germplasm. In addition, core collections will also be very useful for developing new breeding strategies for adaptive and agronomic traits through genome-wide association studies (Myles et al. 2009).

Acknowledgments The authors would like to thank Dr. Ph. Chatelet for his kind remarks on the early version of the manuscript, and M. Latreille for her help in the genotyping. They also acknowledge

the International Olive Oil Council and INRA Morocco for their contribution to founding and management of OWGB Marrakech. This study was supported by PRAD 08-01, Volubilis Ma-08-197, Agropolis Foundation FruitMed no. 0901-007. The PhD student, H. Haouane, was supported by fellowships from Erasmus-Averroes and PRAD 08-01.

Open Access This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Noncommercial License which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited.

References

- Aranzana MJ, Abassi EK, Howad W, Arús P (2010) Genetic variation, population structure and linkage disequilibrium in peach commercial varieties. *BMC Genet* 11:69
- Baali-Cherif D, Besnard G (2005) High genetic diversity and clonal growth in relict populations of *Olea europaea* subsp. *laperrinei* (Oleaceae) from Hoggar, Algeria. *Ann Bot* 96:823–830
- Baldoni L, Cultrera NG, Mariotti R, Ricciolini C, Arcioni S, Vendramin GG, Buonamici A, Porceddu A, Sarri V, Ojeda MA, Trujillo I, Rallo L, Belaj A, Perri E, Salimonti A, Muzzalupo I, Casagrande A, Lain O, Messina R, Testolin R (2009) A consensus list of microsatellite markers for olive genotyping. *Mol Breed* 24:213–231
- Banilas G, Minas J, Gregoriu C, Demoliou C, Kourti A, Hatzopoulos P (2003) Genetic diversity among accessions of an ancient olive variety of Cyprus. *Genome* 46:370–376
- Barnaud A, Lacombe T, Doligez A (2006) Linkage disequilibrium in cultivated grapevine, *Vitis vinifera* L. *Theor Appl Genet* 112:708–716
- Barranco D, Rallo L (2000) Olive cultivars in Spain. *HortTechnology* 10:107–110
- Barranco D, Trujillo I, Rallo L (2005) Libro I. Elaiografía hispanica. In: Rallo L, Barranco D, Caballero JM, Del Río C, Martín A, Tous J, Trujillo I (eds) Variedades del olivo en España. Junta de Andalucía, MAPA y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, pp 45–229
- Bartolini G (2008) Olive germplasm (*Olea europaea* L.). Available at: <http://www.oleadb.it/olivodb.html>
- Bartolini G, Prevost G, Messeri C, Carignani C, Menini UG (1998) Olive germplasm: cultivars and world-wide collections. FAO, Rome, Italy
- Belaj A, Satovic Z, Cipriani G, Baldoni L, Testolin R, Rallo L, Trujillo I (2003) Comparative study of the discriminating capacity of RAPD, AFLP and SSR markers and of their effectiveness in establishing genetic relationships in olive. *Theor Appl Genet* 107:736–744
- Belaj A, Cipriani G, Testolin R, Rallo L, Trujillo I (2004) Characterization and identification of the main Spanish and Italian olive cultivars by simple-sequence-repeat markers. *HortScience* 39:1557–1561
- Belaj A, Muñoz-Diez C, Baldoni L, Satovic Z, Barranco D (2010) Genetic diversity and relationships of wild and cultivated olives at regional level in Spain. *Sci Hortic* 124:323–330
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5000. Université de Montpellier II, Montpellier, France
- Besnard G, Baradat P, Bervillé A (2001a) Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theor Appl Genet* 102:251–258
- Besnard G, Breton C, Baradat P, Khadari B, Bervillé A (2001b) Cultivar identification in the olive (*Olea europaea* L.) based on RAPDS. *J Am Soc Hortic Sci* 126:668–675
- Besnard G, Baradat P, Breton C, Khadari B, Bervillé A (2001c) Olive domestication from structure of oleasters and cultivars using nuclear RAPDs and mitochondrial RFLPs. *Genet Sel Evol* 33:S251–S268
- Besnard G, Khadari B, Baradat P, Bervillé A (2002) *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theor Appl Genet* 104:1353–1361
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P (2003) A set of primers for length and nucleotide-substitution polymorphism in chloroplastic DNA of *Olea europaea* L. (Oleaceae). *Mol Ecol Notes* 3:651–653
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P (2007) Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *J Biogeogr* 34:736–752
- Breton C, Tersac M, Bervillé A (2006) SSR genetic diversity in wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) suggests several Plio-Pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin and gene flow with olive. *J Biogeogr* 33:1916–1928
- Brown AHD (1989) The case for core collection. *Genome* 31: 818–824
- Caballero JM, del Río C (2002) Caracterización del banco de germoplasma de olivo por caracteres agronomicos. Procedimientos de Jornadas de Investigación y Transferencia de Tecnología al Sector Oleícola, Programa de Mejora de la Calidad de la Producción de Aceite de Oliva. Córdoba, España, pp 13–15
- Caballero JM, Del Río C, Barranco D, Trujillo I (2006) The olive world germplasm of Córdoba, Spain. *Olea* 25:14–19
- Cantini C, Cimato A, Sani G (1999) Morphological evaluation of olive germplasm present in Tuscany region. *Euphytica* 109: 173–181
- Carriero F, Fontanazza G, Cellini F, Giorio G (2002) Identification of simple sequence repeats (SSRs) in olive (*Olea europaea* L.). *Theor Appl Genet* 104:301–307
- Carrión Y, Ntinou M, Badal E (2010) *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the early-middle holocene. *Quat Sci Rev* 29:952–968
- Cipriani G, Marrazzo MT, Marconi R, Cimato A, Testolin R (2002) Microsatellite markers isolated in olive (*Olea europaea* L.) are suitable for individual fingerprinting and reveal polymorphism within ancient cultivars. *Theor Appl Genet* 104:223–228
- de La Rosa R, James CM, Tobutt KR (2002) Isolation and characterization of polymorphic microsatellites in olive (*Olea europaea* L.) and their transferability to other genera in the Oleaceae. *Mol Ecol Notes* 2:265–267
- Escribano P, Viruel MA, Hormaza JI (2008) Comparison of different methods to construct a core germplasm collection in woody perennial species with simple sequence repeat markers. A case study in chirimoya (*Annona cherimola*, *Annonaceae*), an underutilised subtropical fruit tree species. *Ann Appl Biol* 153: 25–32
- Engels JMM, Visser L (eds) (2003) A guide to effective management of germplasm collections. IPGRI (ITA), Rome, pp 157–161
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620
- Frankel OH, Brown AHD (1984) Plant genetic resources today: a critical appraisal. *Crop genetic resources*. In: Holden JHW, Williams JT (eds) Conservation and evaluation. Georges Allen & Unwin Ltd, London, pp 249–257

- Gemas VJV, Almadanim MC, Tenreiro R, Martins A, Fevreiro P (2004) Genetic diversity in the Olive tree (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) cultivated in Portugal revealed by RAPD and ISSR markers. *Genet Resour Crop Evol* 51:501–511
- Gouesnard B, Bataillon TM, Decoux G, Rozale C, Schoen DJ, David JL (2001) MSTRAT: an algorithm for building germplasm core collections by maximizing allelic or phenotypic richness. *J Hered* 92:93–94
- International Olive Council (IOC) (2007) Olive oil production and consumption in the season 2006/07. Available at: www.internationaloliveoil.org/downloads/
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23:801–1806
- Khadari B, Charafi J, Moukhli A, Ater M (2008) Substantial genetic diversity in cultivated Moroccan olive despite a single major cultivar: a paradoxical situation evidenced by the use of SSR loci. *Tree Genet Genomes* 4:213–221
- Le Cunff L, Fournier-Level A, Laucou V, Vezzulli S, Lacombe T, Adam-Blondon AF, Boursiquot JM, This P (2008) Construction of nested genetic core collections to optimize the exploitation of natural diversity in *Vitis vinifera* L. subsp. *sativa*. *BMC Plant Biol* 8:31
- Lopes MS, Mendonça D, Sefc KM, Sabino GF, da Câmara Machado A (2004) Genetic evidence of intra-cultivar variability within Iberian olive cultivars. *Hort Science* 39:1562–1565
- Myles S, Peiffer J, Brown PJ, Ersoz ES, Zhang ZW, Cotich DE, Buckler ES (2009) Association mapping: critical considerations shift from genotyping to experimental design. *Plant Cell* 21:2194–2202
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, Columbia
- Owen CA, Bita EC, Banilas G, Hajjar SE, Sellianakis V, Aksoy U, Hepaksoy S, Chamoun R, Talhook S, Metzidakis I, Hatzopoulos P, Kalaitzis P (2005) AFLP reveals structural details of genetic diversity within cultivated olive germplasm from the Eastern Mediterranean. *Theor Appl Genet* 110:1169–1176
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellites analysis of population structure in Canadian polar bears. *Mol Ecol* 4:347–354
- Peakall R, Smouse PE (2005) GenAEx 6: genetic analysis in Excel. population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6:288–295
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Rosenberg NA (2004) DISTRUCT: a program for the graphical display of population. *Mol Ecol Notes* 4:137–138
- Sarri V, Baldoni L, Porceddu A, Cultrera NGM, Contento A, Frediani M, Belaj A, Trujillo I, Cionini PG (2006) Microsatellite markers are powerful tools for discriminating among olive cultivars and assigning them to geographically defined populations. *Genome* 49:1606–1615
- Schoen DJ, Brown AHD (1993) Conservation of allelic richness in wild crop relatives is aided by assessment of genetic markers. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:10623–10627
- Sefc KM, Lopes MS, Mendonça D, Rodrigues Dos Santos M, Da Câmara Machado L (2000) Identification of microsatellite loci in Olive (*Olea europaea* L.) and their characterization in Italian and Iberian trees. *Mol Ecol* 9:171–1193
- Szpiech ZA, Jakobsson M, Rosenberg NA (2008) ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* 24:2498–2504
- Terral JF, Alonso N, Capdevila RBI, Chatti N, Fabre L, Fiorentino G, Marinval P, Jordá GP, Pradat B, Rovira N, Alibert P (2004) Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *J Biogeogr* 31:63–77
- Tessier C, David J, This P, Boursiquot JM, Charrier A (1999) Optimization of the choice of molecular markers for varietal identification in *Vitis vinifera* L. *Theor Appl Genet* 98:171–177
- Trujillo I, Rallo L, Arús P (1995) Identifying olive cultivars by isozyme analysis. *J Am Soc Hort Sci* 120:318–324
- Wagner HW, Sefc KM (1999) Identity 1.0. Centre for applied genetics. University of Agricultural Sciences, Vienna
- Zohary D, Spiegel-Roy P (1975) Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* 187:319–327

Tableaux S1. Liste des combinaisons optimales des marqueurs SSR pour discriminer entre les géotypes.

Combinaisons	Nbre. Locus	Combinaison de locus	Nbr. profiles	(%)
1	01	DCA4	95	18
2	02	DCA4+DCA9	304	60
3	03	DCA4+DCA9+DCA3	402	80
4*	06	DCA9+DCA3+DCA5+DCA18+GAPU71B+EMO90	457	90
5	12	12 SSR	505	10

*Liste des six marqueurs en commun avec la liste consensus des marqueurs proposées par Baldoni et al., (2009).

Tableau S2: comparaison des Fst calculés deux à deux entre les 24 populations d'oléastres sur la base des 16 locus SSR.

Origine	Maroc								Espagne			France	Baléares	Corse	Libye	Sicile	Italie		Grèce	Crete	Crete	Chypre	Syrie
	Zou	Cha	Zar	Khe	Bin	Mar	Tar	Aga	Azn	Ped	Tar	Bor	Min	Ost	Cyr	Ali	Cit	Teg	Gia	Sis	Kom	Str	Har
Chaoun	0.0273																						
Zerhoun	0.0545	0.0891																					
Khenifra	0.0622	0.0689	0.029																				
Bin el ouidan	0.0381	0.0695	0.0051	0.0211																			
Marrakech	0.044	0.0867	0.0083	0.0455	0.0034																		
Taroudant	0.0527	0.0717	0.0322	0.0147	0.026	0.0343																	
Agadir	0.0626	0.079	0.0134	0.0144	0.0134	0.0248	0.0108																
Aznalcazar	0.0374	0.0246	0.1083	0.0797	0.0837	0.1034	0.0881	0.0901															
Pedrosso	0.0265	0.0221	0.094	0.0727	0.0766	0.0917	0.075	0.0874	0.0138														
Tarifa	0.0872	0.0838	0.1368	0.1175	0.123	0.1303	0.1311	0.1165	0.0898	0.0762													
Mont Boron	0.0336	0.0276	0.0726	0.0608	0.0573	0.0697	0.0523	0.0597	0.0342	0.0222	0.0818												
Minorca	0.0241	0.0266	0.0978	0.0833	0.0874	0.0973	0.0718	0.0855	0.0195	0.0271	0.0922	0.0393											
Ostricone	0.0461	0.0149	0.1001	0.083	0.0897	0.0984	0.0847	0.0863	0.0469	0.0366	0.079	0.0269	0.0358										
Cyrenaïque	0.0611	0.1015	0.0912	0.1106	0.0879	0.0776	0.0903	0.0975	0.107	0.0696	0.1136	0.0591	0.0866	0.0952									
Ali-Messine	0.0388	0.0312	0.0987	0.0877	0.0864	0.0989	0.0743	0.0832	0.0392	0.0371	0.092	0.0281	0.0256	0.0383	0.0799								
Citadella	0.0599	0.0864	0.0949	0.1042	0.0954	0.0955	0.0976	0.0932	0.0785	0.0596	0.095	0.0448	0.0654	0.0641	0.0574	0.0643							
Santa Tegla	0.051	0.0436	0.1073	0.0982	0.0982	0.1046	0.0948	0.0995	0.0501	0.0333	0.0884	0.033	0.0306	0.037	0.0883	0.0393	0.0528						
Gialova	0.0409	0.0649	0.0552	0.075	0.0521	0.0485	0.0672	0.0573	0.0707	0.063	0.0861	0.0382	0.0507	0.0606	0.0418	0.0526	0.0406	0.0525					
Sises	0.0957	0.1501	0.0911	0.1077	0.0853	0.0831	0.0844	0.0988	0.1318	0.1129	0.1594	0.0923	0.1175	0.1503	0.0671	0.1328	0.0932	0.1195	0.0675				
Komos	0.0894	0.1382	0.0868	0.1093	0.0829	0.074	0.0813	0.0898	0.129	0.1082	0.1447	0.0877	0.1017	0.1344	0.0554	0.1145	0.0933	0.1178	0.0489	0.0129			
Stravovourni	0.129	0.1852	0.1215	0.1464	0.1219	0.1126	0.121	0.132	0.1678	0.1382	0.1819	0.114	0.1508	0.1791	0.0982	0.1686	0.1203	0.146	0.0944	0.0181	0.0438		
Harem	0.1352	0.1961	0.1237	0.1498	0.1228	0.1132	0.1227	0.135	0.1667	0.1453	0.2009	0.1156	0.1539	0.1895	0.0895	0.1756	0.1163	0.1589	0.0989	0.0208	0.0461	0.0117	
Al Asharinah	0.1721	0.2304	0.152	0.1844	0.149	0.1343	0.1584	0.1639	0.2161	0.1939	0.2187	0.1561	0.2052	0.2238	0.1202	0.2174	0.155	0.2027	0.1125	0.0413	0.0755	0.0346	0.0438

**Olive diversification Process in Southwestern Mediterranean
Traditional Agro-Ecosystems.**

H Haouane, B. Khadari.

Acta Horticulturae (2011) 918:807-812

Annexe

2

Olive Diversification Process in Southwestern Mediterranean Traditional Agro-Ecosystems

H. Haouane^{1,2,3} and B. Khadari^{1,4,a}

¹ INRA, UMR (DAP) 1098, Campus CIRAD TA A 96/03, Av. Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France

² Montpellier SupAgro, UMR 1098, DAP, Campus CIRAD TA A 96/03, Av. Agropolis, 34398 Montpellier, France

³ Laboratoire de Biotechnologie, Valorisation et Protection des Agro-Ressources, Faculté des Sciences et Techniques Guéliz, 40000 Marrakech, Maroc

⁴ Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, UMR 1098, 76 A, Av. Gambetta, 83400 Hyères, France

Keywords: *Olea europaea* L., domestication, genetic structure, SSRs, chloroplast DNA polymorphism

Abstract

The cultivated olive in the west Mediterranean basin seems derived at least from two processes: (i) domestication from their wild relatives and (ii) introgression related to hybridization between introduced cultivars from east Mediterranean and local cultivars. To test this hypothesis, we analysed the genetic structure of 476 Mediterranean olive cultivars using 12 nuclear SSR loci and chloroplast DNA polymorphism. We confirmed the presence of the East and the West gene pools and we showed that the western gene pool has eastern maternal lineage. These results suggest that cultivated olive is a result of selection of olive seedling issued from crossing between introduced cultivars and local populations. This finding was supported by ethnobiological study conducted on current farming practices in principal traditional agro-ecosystems in the north of Morocco. Hence, olive diversification seems to be a dynamic process that mainly arose through sexual reproduction in traditional agro-ecosystems.

INTRODUCTION

The olive tree (*Olea europaea* L.) is one of the most ancient cultivated Mediterranean fruit species (Zohary and Spiegel-Roy, 1975). Palynological and anthracological (fossil charcoal) data support the occurrence of the wild olive forms in the eastern (Lipshitz et al., 1991) but also in western Mediterranean before the Neolithic (Terral et al., 2004). Morphometric and genetic studies highlighted that cultivated olive was selected from eastern and western populations with a substantial displacement throughout the Mediterranean Basin, especially from East to West (Lumaret et al., 1997; Besnard et al., 2002; Khadari, 2005; Terral et al., 2004; Breton et al., 2006). Hence, in the western Mediterranean areas, we suppose that the olive domestication process includes a local selection but also a secondary diversification. In this paper, we tested this hypothesis at a fine geographical scale in Morocco. Concurrently to the local selection, approximately 80% are characterized by the eastern Mediterranean maternal lineage including the 'Picholine Marocaine' cultivar, the predominant cultivar in traditional orchards (Khadari et al., 2008). Furthermore, a recent ethnobiology study (Aumeeruddy et al., 2010) indicated that selection through seedlings is a common practice maintained in traditional agro-ecosystems, such as northern Morocco. The aim of the present study is to understand the mechanism by which the olive tree has differentiated after domestication, particularly in the traditional agro-ecosystems where the exploitation of oleaster forms and the selection through seedling are common.

^a Khadari@supagro.inra.fr

MATERIALS AND METHODS

Plant Material

We analysed 60 Moroccan SSR genotypes previously identified by Khadari et al. (2008), 31 olive trees collected in northern Morocco and a set of 342 Mediterranean olive accessions issued from the Olive World Germplasm Bank (OWGB; INRA Marrakech, Morocco). These accessions are originated from Portugal, Spain, Italy, France, Greece and Cyprus. We added 43 Lebanese cultivars sampled in traditional orchards from several areas (Table 1).

Molecular Analysis

The analysis was performed using 12 SSRs selected according to their reproducibility, polymorphism and their easy scoring: DCA03, DCA04, DCA05, DCA08, DCA09, DCA11, DCA15, DCA18 (Sefc et al., 2000); GAPU59, GAPU71B (Carriero et al., 2002); EMO90 (De la Rosa et al., 2002); UDO36 (Cipriani et al., 2002). Polymerase Chain Reaction (PCR) was performed in a thermal cycler according to the protocol reported by Khadari et al. (2008). PCR products were analysed in an automated sequencer (ABI Prism 3130 Genetic analyser, Applied Biosystems). Scoring SSR data was performed with the GenMapper v3.7 software (Applied Biosystems).

Genetic Data Analysis

Based on a scored size SSR allele, we computed the following genetic diversity parameters: for each SSR locus, the number of alleles (N_a) and the observed (H_o) and expected (H_e) Hardy-Weinberg heterozygosity were calculated using Genetix software 4.05 (Belkhir et al., 2004).

Genetic relationships among individual genotypes were studied using a multivariate analysis by the software DARwin 3.6 (Perrier et al., 2003). The model-based Bayesian clustering approach (software package STRUCTURE; Pritchard et al., 2000). The reliability of the number of clusters K was performed using the statistics proposed by Evanno et al. (2005).

RESULTS AND DISCUSSION

Nuclear SSR Polymorphism

The analysis of 476 accessions using 12 SSR loci revealed 437 genotypes and 197 alleles with an average of 16.41 alleles per locus (Table 2). The total number of alleles obtained is similar to that observed in Mediterranean wild olive (Breton et al., 2006). The locus DCA4 showed the highest number of alleles, whereas the locus DCA15 and EMO90 revealed the lowest (29 and 10 alleles respectively; Table 2).

DNA Chloroplast Polymorphism

Using the combination of three indel markers; psbK-trnS- polyT-A, trnS-G-indel-1 and trnS-G- indel-2 (Besnard et al., 2007), we detected the three maternal lineages: E1, E2 and E3, as previously defined by Besnard et al. (2003). Detecting 371 E1 among the 437 unique genotypes representing about 84% of the Mediterranean olive, we confirmed the predominance of the eastern maternal lineage (Besnard et al., 2002; Breton et al., 2006; Table 1). All the cultivars from the East (Cyprus and Lebanon) display the E1 chlorotype.

Relationships among Cultivars

The dendrogram based on the pairwise similarity coefficient of the 437 genotypes showed tree main clusters: the first one included eastern cultivars from Cyprus and Lebanon and the two remaining grouped cultivars from Italy, Spain and Morocco (Fig. 1A). This analysis confirmed the genetic structure according to their geographical origin. The dominant 'Picholine Marocaine' cultivar was classified into the Spanish group.

Bayesian Model-Based Clustering Approach

Based on Evanno et al. (2005) statistics, the K=6 cluster was the best genetic structure model. The model-based Bayesian approach displayed a clear distinction between the western (Morocco, Portugal, and Spain) and eastern Mediterranean area (Cyprus and Lebanon; Fig. 1B). Nevertheless, cultivars from Italy, France, and Greece displayed a mix of several gene pools indicating the impact of human displacement on the current olive diversity (Besnard et al., 2000; Khadari, 2005).

The analysis also split clearly the Moroccan genotypes into two groups: one group included the local genotypes as defined by Khadari et al. (2008) and a group containing genotypes that are more related to Portugal and the Spanish gene pool including the dominant 'Picholine Marocaine' cultivar. For the first group, 50% of local genotypes are carrying the western maternal lineage (Fig. 1B) indicating their selection from local oleaster populations.

Based on the admixture model, the Bayesian model-based clustering method revealed the specificity of domesticated olive in western Mediterranean areas especially in Morocco, Portugal and Spain. Under the assumption that several local domestication events have occurred, the ancient introduction of material and their introgression by local olives is the most likely scenario to explain these results. The recent ethnobiology study in northern Morocco (Aumeeruddy et al., 2010) indicated that selection through seedlings is a common practice maintained in traditional agro-ecosystems.

CONCLUSION

This study showed the hybrid status of western cultivars. Indeed, nuclear and cytoplasmic analysis revealed the contrasting cyto-nuclear lineages indicate a diversification through sexual reproduction. Taking into account the diffusion of cultivars from East to West Mediterranean areas, most western cultivars may be suspected to derive from hybrid between the two gene pools (Besnard et al., 2002). Our results indicated that selection of olive trees coming from seedlings is a common practice used by farmers over many generations as supported by the recent ethnobiological study in northern Morocco (Aumeeruddy et al., 2010). Similar results have been observed in fig trees (Achtak et al., 2010).

ACKNOWLEDGEMENTS

The Ph.D. student, Hicham Haouane, was supported by fellowships from Averroes, Fruitmed N°0901-007 (Agropolis Fondation), PRAD 08-11, and Volubilis Ma-08-197. This work was performed in the laboratory "Atelier de Marquage Moléculaire" UMR DiA-PC, INRA Montpellier. We thank all members of the laboratory for their technical support.

Literature Cited

- Achtak, H., Ater, M., Oukabli, A., Santoni, S., Kjellberg, F. and Khadari, B. 2010. Traditional agroecosystems as conservatories and incubators of cultivated plant varietal diversity: the case of fig (*Ficus carica* L.) in Morocco. BMC Plant Biology. p.10-28.
- Aumeeruddy-Thomas, Y., Hmimsa, Y., Ater, M. and Khadari, B. 2010. Beyond the divide between wild and domesticated: spatiality, domesticity and practices pertaining to fig (*Ficus carica* L.) and olive (*Olea europaea* L.) agroecosystems in Morocco. In: A. Chevalier, E. Marinova and L. Peña-Chocarro (eds.), Crops and people: choices and diversity through time. Earth EU, Brussels, OXFAM, London.
- Belkhir, K., Borsari, P., Chikhi, L., Raufaste, N. and Bonhomme, F. 2004. GENETIX 4.05, logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, Centre National de la Recherche Scientifique, Unité Mixte de Recherche 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Besnard, G. and Bervillé, A. 2000. Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. CR

- Acad. Sci. Ser. 323:173-81.
- Besnard, G., Breton, C., Baradat, P., Khadari, B. and Berville, A. 2001. Cultivar identification in olive (*Olea europaea* L.) based on RAPDs. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126:668-675.
- Besnard, G., Khadari, B., Baradat, P. and Bervillé, A. 2002. *Olea europaea* (*Oleaceae*) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theor. Appl. Genet.* 104:1353-1361.
- Besnard, G., de Casas, R. and Vargas, P. 2003. A set of primers for length and nucleotide-substitution polymorphism in chloroplastic DNA of *Olea europaea* L. (*Oleaceae*). *Mol. Ecol. Notes* 3:65-653.
- Besnard, G., Rubio de Casas, R. and Vargas, P. 2007. Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *J. Biogeogr.* 34:736-752.
- Breton, C., Tersac, M. and Bervillé, A. 2006. Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive: several plio-pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J. Biogeogr.* 33:1916-1928.
- Carriero, F., Fontanazza, G., Cellini, F. and Giorio, G. 2002. Identification of simple sequence repeats (SSRs) in olive (*Olea europaea* L.). *Theor. Appl. Genet.* 104:301-307.
- Cipriani, G., Marrazzo, M.T., Marconi, R., Cimato, A. and Testolin, R. 2002. Microsatellite markers isolated in olive (*Olea europaea* L.) are suitable for individual fingerprinting and reveal polymorphism within ancient cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 104:223-228.
- de La Rosa, R., James, C.M. and Tobutt, K.R. 2002. Isolation and characterization of polymorphic microsatellites in olive (*Olea europaea* L.) and their transferability to other genera in the *Oleaceae*. *Mol. Ecol. Notes* 2:265-267.
- Evanno, G., Regnaut, S. and Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 14:2611-2620.
- Khadari, B. 2005. Domestication et flux de gènes chez une espèce méditerranéenne, ligneuse et pérenne, l'Olivier, *Olea europaea* L. Thèse de Doctorat d'état, Université Abdelmalek Essaadi, Tetouan. 529p.
- Khadari, B., Charafi, J., Moukhli, A. and Ater, M. 2008. Substantial genetic diversity in cultivated Moroccan olive despite a single major cultivar: a paradoxical situation evidenced by the use of SSR loci. *Tree Genet. Genomes* 4:213-221.
- Lumaret, R. and Ouazzani, N. 2001. Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature* 413:700.
- Lumaret, R., Ouazzani, N., Michaud, H. and Villemur, P. 1997. Cultivated olive and oleaster: two closely connected partners of the same species (*Olea europaea* L.): evidence from allozyme polymorphism. *Bocconea* 7:39-42.
- Perrier, X., Flori, A. and Bonnot, F. 2003. Data analysis methods. DARwin software <http://darwin.cirad.fr/darwin>.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. and Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.
- Rosenberg, N.A. 2004. DISTRUCT: a program for the graphical display of population. *Mol. Ecol. Notes* 4:137-138.
- Sefc, K.M., Lopes, M.S., Mendonça, D., Rodrigues, D.S.M., Da Cámara Machado, L. and Machado, D.C. 2000. Identification of microsatellites loci in Olive (*Olea europaea* L.) and their characterization in Italian and Iberian trees. *Mol. Ecol.* 9:171-1193.
- Terral, J.F. and Arnold-Simard, G. 1996. Beginnings of olive cultivation in eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quat. Res.* 46:176-185.
- Terral, J.F., Alonso, N., Capdevila, R.B., Chatti, N., Fabre, L., Fiorentino, G., Marival, P., Jordá, G.P., Pradat, B., Rovira, N. and Alibert, P. 2004. Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry

applied to biological and archaeological material. *J. Biogeogr.* 31:63-77.
 Zohary, D. and Spiegel-Roy, P. 1975. Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* 187:319-327.

Tables

Table 1. List and origin of plant material analysed in this study.

Country	Olive tree or accessions	Genotypes	Chlorotypes ^a	Origin
Morocco	47	26	17E1, 5E2, 4E3	North-west ^b
Morocco	13	13	8E1, 4 E2, 1E3	North-centre ^b
Morocco	25	25	22E1, 3E3	Atlas ^b
Morocco	6	6	4E1, 2 E3	South-west ^b
Portugal	14	14	13E1	Collection ^c
Spain	91	91	77E1, 7 E2, 1 E3	Collection ^c
France	13	13	9E1, 2 E2, 1E3	Collection ^c
Italy	170	160	152E1, 1E2, 2E3	Collection ^c
Grece	15	14	12 E1, 1E2, 1E3	Collection ^c
Lebanon	43	23	23 E1	Lebanon ^b
Cyprus	28	25	23 E1	Collection ^c
Total	476	437	402E1, 20E2, 15E3	-

^a Number of individuals classified into the three maternal lineages: E1 from eastern. E2 and E3 from western Mediterranean as defined by Besnard et al. (2007).

^b Sampled from in situ areas.

^c Accessions from the Olive World Germplasm Bank (OWGB; INRA Marrakech, Morocco).

Table 2. Genetic parameters for each of the 12 SSR loci.

Loci	Alleles				F _{is}	P-val
	N _a	Size range (bp)	H _o	H _e		
DCA03	13	222-260	0.916	0.784	-0.062	0.0000
DCA04	29	124-193	0.713	0.842	0.253	0.0000
DCA05	12	192-214	0.448	0.446	-0.025	0.0092
DCA08	20	125-166	0.920	0.757	-0.128	0.0000
DCA09	22	162-211	0.893	0.835	-0.035	0.0000
DCA11	23	126-183	0.669	0.784	0.081	0.0000
DCA15	10	231-266	0.636	0.575	-0.056	0.0242
DCA18	18	155-207	0.842	0.771	0.002	0.0000
EMO90	10	178-208	0.808	0.624	-0.169	0.0000
GAPU59	13	207-241	0.646	0.576	-0.046	0.0000
GAPU71B	13	117-166	0.914	0.827	-0.078	0.0000
UDO36	14	134-168	0.800	0.702	-0.077	0.0000
Mean	16.41	-----	0.767	0.710	-0.028	0.0027

N_a, the number of alleles detected; H_o, observed heterozygosity; H_e, expected heterozygosity; F_{is}, inbreeding coefficient. Levels of significance for exact test of F_{is}: *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.00.

Figures

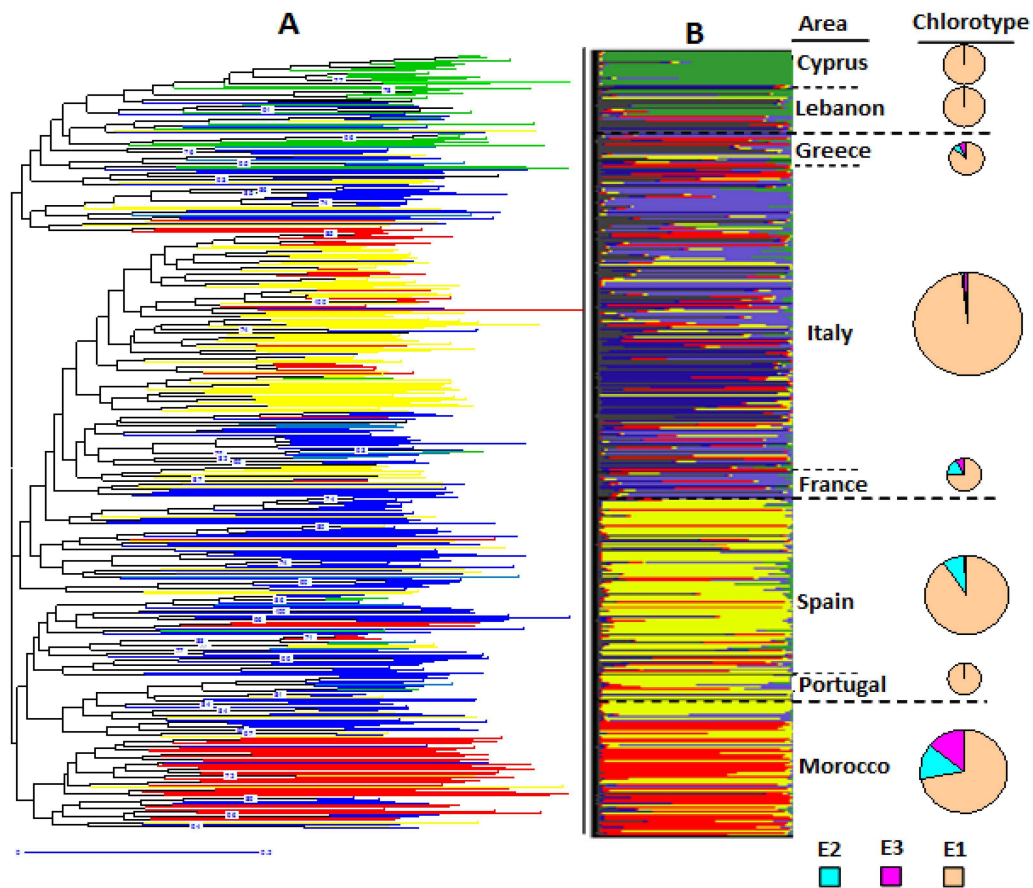


Fig. 1. Classification and genetic structure of 437 genotypes based on 12 microsatellite markers. A: the Neighbour-joining clustering dendrogram. B: the analysis by the STRUCTURE program for $(K=6)$ with the proportion of each geographical area chlorotypes. Bar graphs were performed with the program DISTRUCT 1.1 (Rosenberg, 2004).

Annexe

Genetic diversity of on-farm selected olive trees in Moroccan traditional olive orchards

Ahmed El Bakkali, **Hicham Haouane**, Amal Hadiddou, Ahmed Oukabli, Sylvain Santoni, Sripada M. Udupa, Patrick Van Damme, Bouchaib Khadari

Plant genetic resources (sous press)

3

1 Genetic diversity of on-farm selected olive 2 trees in Moroccan traditional olive orchards

3 Ahmed El Bakkali^{1,2,3,4}, Hicham Haouane^{1,2}, Amal Hadiddou³,
4 Ahmed Oukabli³, Sylvain Santoni¹, Sripada M. Udupa^{5,6},
5 Patrick Van Damme⁴ and Bouchaib Khadari^{1,7*}

6 ¹INRA, UMR 1334 Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes (AGAP), F-34070
7 Montpellier, France, ²Montpellier SupAgro UMR 1334, AGAP, F-34070 Montpellier,
8 France, ³INRA, CRRA-Meknes, UR Amélioration des Plantes et Conservation des
9 Ressources Phytogénétiques (APCRPG), BP 578 Meknes, Morocco, ⁴Ghent University,
10 Faculty of Bioscience Engineering, Department of Plant Production, Coupure Links 653,
11 B-9000 Ghent, Belgium, ⁵ICARDA-INRA Cooperative Research Project, ICARDA, BP
12 6299, Rabat Morocco, ⁶INRA, CRRA-Rabat, BP 415, Rabat, Morocco and ⁷CBNMED,
13 UMR 1334 AGAP, F-34398 Montpellier, France

14 Received 23 June 2012; Accepted 25 October 2012

15 Abstract

16 Selecting desired agronomic traits may lead to a loss of genetic diversity in crop species.
17 A molecular investigation was conducted to determine how well a set of olive (*Olea europaea*
18 L.) accessions sampled in Moroccan traditional orchards represented the entire Moroccan olive
19 diversity range. We therefore collected, in traditional agroecosystems from northern and
20 central Morocco, a total of 88 olive trees chosen for their agronomic traits based on local
21 farmers' knowledge. Using 12 SSR loci, 45 trees (51.1%) had a genotype identical to the
22 'Picholine Marocaine' variety, while the remaining samples were classified into 27 different
23 SSR profiles. Two categories of genotypes were identified: (i) genotypes closely related to
24 the 'Picholine Marocaine' variety and probably resulting from intensive vegetative propagation
25 from a limited number of clones, and (ii) genotypes displaying a high number of dissimilar
26 alleles which may have originated from selected spontaneous seedlings. A significant difference
27 in allelic richness was revealed between the 28 on-farm selected genotypes and the
28 overall olive diversity, represented by 57 local genotypes, indicating that the on-farm selected
29 trees represented a subsample of Moroccan genetic diversity. This could be explained by the
30 prevalence of 'Picholine Marocaine' in traditional orchards, while some original genotypes
31 with favourable agronomic traits resulting from local farmers' selection were also identified.
32 Applying an ethnobotany approach combined with criteria to fulfil farmers' household
33 needs could be particularly relevant and better explain the obtained results.

34 **Keywords:** intra-varietal variation; local farmers' knowledge; olive (*Olea europaea* L.); olive breeding; 'Picholine
35 Marocaine' variety; SSR markers

Introduction

36

Olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) is one of the
oldest Mediterranean crops (Zohary and Hopf, 2000).
Because of the nutritional value of its products, its economic
importance and agroecological resilience, olive is

37
38
39
40

* Corresponding author. E-mail: khadari@supagro.inra.fr

41 cultivated under contrasting environmental conditions
 42 in more than 24 countries (Bartolini *et al.*, 1998). In
 43 Morocco, olive cultivation is an ancient practice that was
 44 further developed during the Roman era (2nd and 3rd
 45 centuries AD; Lenoir and Akerraz, 1984). With about
 46 740,000 ha, olive represents more than 55% of Morocco's
 47 current fruit tree orchards, giving it a prominent socio-
 48 economic role. A single variety, 'Picholine Marocaine'
 49 (PM), prevails in traditional olive orchards and accounts
 50 for about 98% of the total olive cropping area (Boulouha
 51 *et al.*, 1992). Indeed, this variety is highly appreciated
 52 by farmers due to its wide array of favourable agro-
 53 nomic traits, i.e. high oil and canned fruit quality and
 54 high adaptability to local environmental conditions.
 55 However, it also has unwanted traits such as alternate
 56 bearing and susceptibility to peacock spot (*Spilocaea*
 57 *oleagina* Cast.) and verticillium wilt (*Verticillium dahliae*
 58 Kleb.; Barranco *et al.*, 2000). A recent molecular study
 59 highlighted broad genetic diversity in Moroccan culti-
 60 vated olives (Khadari *et al.*, 2008). The identification
 61 and characterization of local germplasm could therefore
 62 yield information on outstanding accessions that could
 63 then be used for the selection of olive trees with more
 64 useful agronomic traits, thus offering potential alter-
 65 natives to PM cultivation.

66 Climate change, particularly drought risk, pests and
 67 diseases are all threatening olive production in Morocco
 68 as well as in the Mediterranean Basin. Local varieties
 69 represent an important gene pool that could serve as
 70 an allele source for improved adaptation and tolerance
 71 to many biotic and abiotic stresses. These genetic
 72 resources are continuously subject to genetic erosion
 73 due mainly to habitat degradation. Selection and conser-
 74 vation of local varieties, by applying local knowledge
 75 and farmers' preference criteria, is thus crucial. The
 76 results of many studies in several species have revealed
 77 the value of participatory varietal selection in maintaining
 78 a high level of genetic diversity (Almekinders and Elings,
 79 2001; Zhang *et al.*, 2011). They indicated that farmers'
 80 knowledge-based approaches are efficient in identifying
 81 high-yielding genotypes with traits of interest for their
 82 specific cropping environment, therefore highlighting
 83 farmers' know-how in selecting and conserving local
 84 genetic resources (Fufa *et al.*, 2007, 2010).

85 Here, we used SSR markers to study genetic diversity in
 86 a collection of olive trees from different traditional agro-
 87 ecosystems in Morocco, featuring interesting agronomic
 88 traits that had been selected *in situ* by local farmers on
 89 the basis of their preferred criteria. The estimated diver-
 90 sity was compared with the overall genetic diversity pre-
 91 sent in Moroccan traditional olive orchards, as previously
 92 studied by Khadari *et al.* (2008). We specifically aimed to:
 93 (i) test whether the olive tree samples, selected on the
 94 basis of local farmers' knowledge, represented the overall

genetic diversity in Morocco; (ii) investigate the genetic
 relationship between the selected olive trees and the
 PM variety, and (iii) estimate the extent of genetic diver-
 sity within the selected olive trees.

Materials and methods

Plant material

Olive tree sampling was conducted in different
 traditional orchards during the fruit ripening period
 (October–December). Trees were sampled in nine distinct
 geographical areas (Fig. 1 and Table 1): North West
 [Chefchaouen (5 trees) and Ouazzane (5)]; North Centre
 [Taounate (6), Sefrou (7) and Moulay Driss-Zerhoun
 (11)]; North East [Taza (18) and Outat El-Haj (7)]; Centre
 South [Er-Rachidia (23)]; Middle Atlas [Khenifra (6)].

A total of 88 accessions (trees), for which the farmers
 had no denomination, were selected according to the
 main agronomic traits targeted in olive breeding and
 which fulfil local farmers' needs: low alternate bearing;
 high productivity; use for either oil or canned fruit; oil
 yield (% fresh matter); fruit size; pulp-to-pit ratio (Sup-
 plementary Table S1, available online only at [http://](http://journals.cambridge.org)
 journals.cambridge.org). Leaves sampled from each
 selected olive tree were lyophilized and stored at
 –80°C until DNA extraction.

In addition, a set of 57 genotypes previously identified
 by Khadari *et al.* (2008) representing the overall olive
 genetic diversity in Moroccan orchards was analysed
 using the same set of SSR loci. These genotypes included
 eight traditional varieties, namely PM, 'Bouchouk',
 'Bouchouika', 'Meslala', 'Hamrani', 'Bouchouk Rkik',
 'Bouchouk Laghlid' and 'Fakhfoukha', and 49 local geno-
 types without any specific denomination originating
 from limited areas often not exceeding the village scale.
 Moreover, a total of 474 Mediterranean olive geno-
 types, derived from 13 countries and maintained at the
 worldwide olive germplasm bank, Marrakech, Morocco
 (WOGB; Haouane *et al.*, 2011), were used to compare
 local genotypes with foreign cultivars.

Molecular analysis

Total DNA was extracted from 40 mg of lyophilized
 leaves of the sampled trees following the modified
 CTAB procedure, as described by Udupa *et al.* (1999).
 DNA quality was determined using 1% agarose gel
 stained with ethidium bromide. The extracted DNA was
 quantified using a spectrofluorometer (GENios Plus;
 Tecan, Grödig, Austria), and was diluted to 20 ng/μl.

Twelve nuclear SSR loci were used: ssrOeUA-DCA03;
 ssrOeUA-DCA04; ssrOeUA-DCA05; ssrOeUA-DCA08; ssrOeUA-

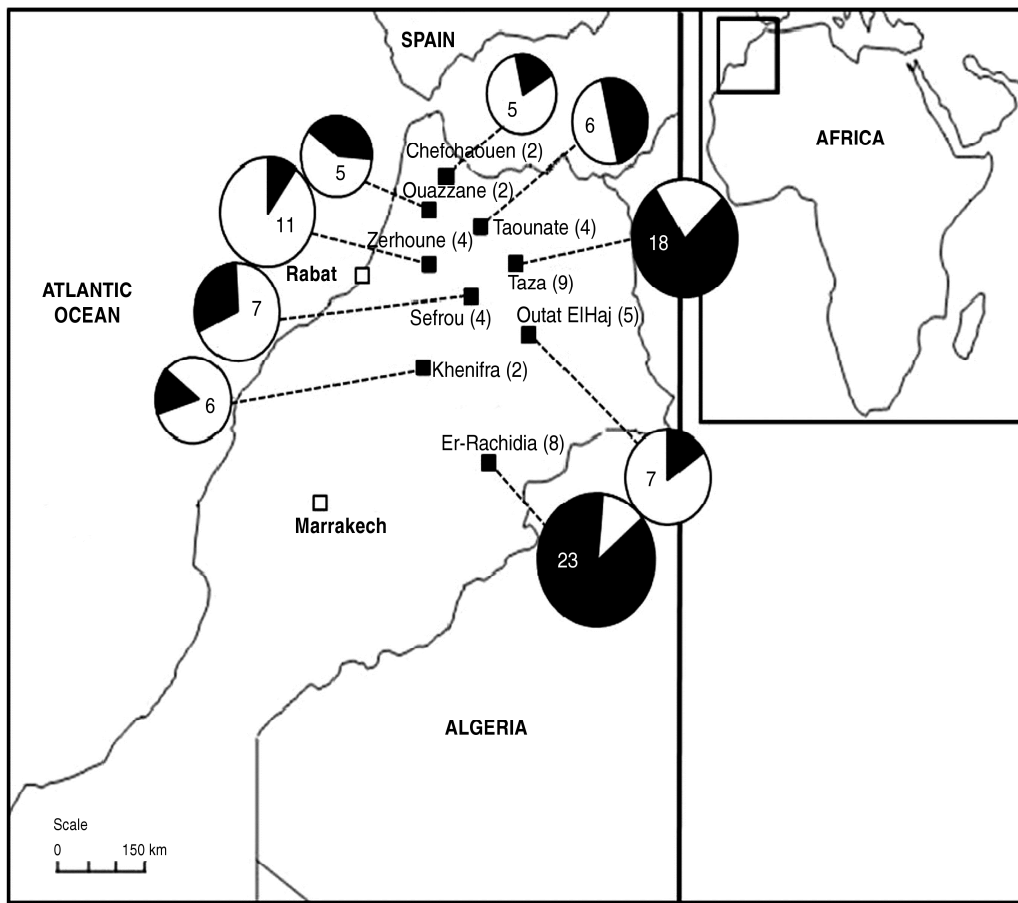


Fig. 1. Sampling areas. Numbers in brackets indicate the number of sampling sites within the area. The pie diagrams indicate the proportion of the PM variety (in black) and olive forms (in white) present at each sampling site. The number within the pie diagrams indicates the number of sampled trees.

143 DCA09; *ssrOeUA-DCA11*; *ssrOeUA-DCA15*; *ssrOeUA-DCA18*
 144 (*Sefc et al.*, 2000); *ssrOe-GAPU59* and *ssrOe-GAPU71B*
 145 (*Cariero et al.*, 2002); *UDO99-36* (*Cipriani et al.*, 2002); *EMO90*
 146 (*De La Rosa et al.*, 2002). These SSR loci were selected on the
 147 basis of their clear amplification and high polymorphism
 148 observed in previous studies (*Sami et al.*, 2006; *Khadari et al.*,
 149 2008; *Baldoni et al.*, 2009; *Haouane et al.*, 2011). Six and eight
 150 among the 12 SSR loci are distributed throughout six and
 151 seven linkage groups, respectively (*Khadari et al.*, 2010; *Zine*
 152 *El Aabidine et al.*, 2010). PCR amplification was carried out
 153 as described by *Haouane et al.* (2011). The amplification
 154 products were separated using an automated capillary sequen-
 155 Q3 cer (ABI prism 3130XL Genetic Analyzer; Applied Biosystems,
 156 Foster City, CA, USA) and fragment analysis was performed
 157 using GENEMAPPER v3.7 software (Applied Biosystems).

158 **Data analysis**

159 The number of alleles per locus (N_a), matching acces-
 160 sions, allelic frequencies (p_i), expected (H_c ; *Nei*, 1987)
 161 and observed heterozygosity (H_o) were estimated using

the excel microsatellite toolkit v3.1 (*Park*, 2001). The
 162 discrimination power of each SSR locus (D_j) was calcula-
 163 ted as defined by *Tessier et al.* (1999):
 164

$$D_j = 1 - \sum p_i [(N_g p_i - 1) / (N_g - 1)],$$

where p_i is the frequency of the i th molecular pattern
 165 revealed by locus j and N_g is the number of genotypes.
 166 The genetic distance between genotypes was calculated
 167 based on the *Nei* and *Li* coefficient (1979) and the den-
 168 drogram was drawn based on the UPGMA algorithm
 169 (*Sneath and Sokal*, 1973) using the NTSYS-PC v2.11 pack-
 170 age (*Rohlf*, 2000).
 171

Model-based Bayesian clustering was implemented in
 172 *structure* v2.2 to assess the genetic structure (*Pritchard*
 173 *et al.*, 2000). The program was run using the admixture
 174 model with correlated frequencies and ten trials of
 175 1,000,000 repeats following an introduction period
 176 (burn-in/MCMC) of 200,000 repeats for $K = 1$ to 10.
 177 Q2 The reliability of the number of K clusters was checked
 178 using the *ad hoc* measure ΔK of *Evanno et al.* (2005),
 179 with the R v2.13.0 program (R Development Core
 180

181 Team, 2011), and the similarity coefficient between
182 runs (H') for the same K clusters was calculated using
183 the CLUMPP program (Jakobsson and Rosenberg, 2007).

184 Results

185 Using the 12 SSR loci, the 88 on-farm selected olive trees
186 were classified into 28 distinct SSR profiles (Table 1).
187 A total of 60 alleles were revealed, ranging from 3 to 12
188 per locus, with an average of five alleles per locus
189 (Table 2). The analysis of the 57 local genotypes pre-
190 viously defined by Khadari *et al.* (2008) revealed 139
191 alleles, ranging from 4 to 22 per locus, with a mean of
192 11.6 alleles per locus (Table 2). Among the 60 alleles
193 detected in the 28 selected genotypes, 55 alleles were
194 observed in the 57 local genotypes. When examining
195 the relationships between the 57 local genotypes and
196 the 28 SSR profiles, two genotypes occurred in both
197 datasets, i.e. the PM variety and selected olive no. 13
198 (similar to local olive no. 10). The comparison of the 83
199 identified genotypes, both local and selected genotypes,
200 with Mediterranean genotypes indicated that all alleles
201 revealed in the present study were present in WOGB
202 Marrakech, and there was no full matching with respect
203 to the 12 SSR loci when comparing the Moroccan geno-
204 types and foreign cultivars.

205 Among the 88 sampled trees, 45 (51.1%) were found
206 to share the same profile, previously defined as the PM
207 variety. The prevalence of this variety ranged from 10%
208 in the Moulay Driss-Zerhoun area to 87% in Er-Rachidia
209 (Fig. 1 and Table 1). All 27 genotypes differing from
210 the PM variety were each found at only one sampling
211 site, except for six genotypes that were found at different
212 locations; selected olive no. 1, 2, 3, 4, 5 and 6 were noted
213 six, two, two, three, two and five times, respectively
214 (Table 1).

215 For the 28 on-farm selected genotypes, the observed
216 heterozygosity (H_o) ranged from 0.07 to 1 and the
217 expected heterozygosity (H_e) ranged from 0.07 to 0.8,
218 with an average of 0.83 and 0.53, respectively, while for
219 the 57 local genotypes, H_o ranged from 0.59 to 0.98
220 and H_e from 0.52 to 0.86, with an average of 0.76
221 and 0.75, respectively (Table 2). For each SSR locus, the
222 discrimination power (D_j) ranged from 0.52 at EMO90
223 to 0.95 at DCA9, with a mean of 0.8. Based on D_j , eight
224 out of the 12 SSR loci were able to discriminate total
225 genetic diversity [selected olive (28) and local olive
226 (57); Supplementary Table S2, available online only at
227 <http://journals.cambridge.org>]. Allelic richness (A_r), com-
228 puted at 28 individuals of the standardized G value
229 using the ADZE program (Szpiech *et al.*, 2008), was
230 significantly higher in the 57 local genotypes than the
231 value observed in the 28 on-farm selected genotypes

Table 1. Olive forms within each of the sampling areas and geographical zones

Sampling area	Geographical zone	Trees ^a	Number ^b	Trees specific to area	Redundant genotypes ^c
Er-Rachidia (8) ^d	Centre South	23	4 (1) ^e	Selected olive no. 8	PM (20; 86.9%) ^f Selected olive no. 1 (1) Selected olive no. 3 (1)
Ouazzane (2)	North West	5	4 (3)	Selected olive no. 19, 20 and 21	PM (2; 40%)
Chefchaouen (2)		5	5 (3)	Selected olive no. 22, 23 and 24	PM (1; 20%) Selected olive no. 1 (1)
Sefrou (4)	North Centre	7	3 (2)	Selected olive no. 25 and 26	PM (2; 28.5%) Selected olive no. 1 (3)
Taounate (4)		6	4		PM (3; 50%) Selected olive no. 4 (1), 5 (1) and 6 (1)
Moulay Driss-Zerhoun (4)		11	11 (8)	Selected olive no. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 and 16	PM (1; 10%) Selected olive no. 1 (1) and 2 (1)
Taza (9)	North East	18	5		PM (14; 77.7%) Selected olive no. 2 (1), 3 (1), 4 (1) and 5 (1)
Outat El-Haj (5)		7	4 (2)	Selected olive no. 17 and 18	PM (1; 14.2%) Selected olive no. 6 (4)
Khenifra (2)	Middle Atlas	6	4 (2)	Selected olive no. 27 and 7 (3)	PM (1; 16.6%) Selected olive no. 4 (1)

PM, Picholine Marocaine.

^aNumber of studied trees. ^bNumber of trees genetically different per area. ^cGenotypes observed in different sampling areas.

^dNumber of studied sites. ^eNumber of trees specific to one area. ^fNumber of accessions observed as PM within each geographical zone and proportion.

232 (Mann–Whitney U test, $P < 0.01$, two-tailed; Supplemen- 262
233 tary Table S3, available online only at [http://journals.](http://journals.cambridge.org) 263
234 [cambridge.org](http://journals.cambridge.org)).

235 Two range sizes for dissimilar alleles were noted 264
236 among the 378 pairwise comparisons obtained from 265
237 the 28 selected genotypes (Fig. 2). The first ranged 266
238 from 0 to 14, whereas the second had between 16 267
239 and 32 dissimilar alleles. Most pairwise comparisons 268
240 were distinguished by less than 14 dissimilar alleles 269
241 (275 pairwise SSR profiles; 72.7%), whereas only 103 270
242 pairwise profiles differed by 16 to 32 dissimilar alleles. 271
243 Otherwise, among the 1596 pairwise comparisons of all 272
244 57 local genotypes, only four combinations revealed a 273
245 difference of one to three alleles (local olive no. 10/ 274
246 PM; local olive no. 23/PM; local olive no. 42/local 275
247 olive no. 39; local olive no. 10/local olive no. 23), 276
248 while 99.7% (1592) displayed 7 to 38 dissimilar alleles 277
249 (Fig. 2). The PM variety was distinct from the 27
250 selected olive genotypes by one to six dissimilar alleles, 278
251 except for selected olive no. 8, 12, 14, 16, 22 and 24, 281
252 which were distinct by 31, 19, 8, 10, 19 and 17 dissim- 282
253 ilar alleles, respectively (Supplementary Figs S1 and 283
254 S2, available online only at [http://journals.cambridge.](http://journals.cambridge.org) 284
255 [org](http://journals.cambridge.org)). Assuming that no variation occurred in flanking 285
256 sequences of microsatellites, most variations were 286
257 observed by a gain or loss of dinucleotide repeat 287
258 units (Supplementary Table S4, available online only 288
259 at <http://journals.cambridge.org>), i.e. a gain of two 289
260 dinucleotide units and a loss of six at the DCA09 290
261 locus for selected olive no. 2 and 26, respectively, 291

and by a loss and gain of two dinucleotide repeat 262
units for selected olive no. 25 at DCA08 and DCA18 263
04 loci, respectively. Two among the six highly distinct 264
genotypes from PM, i.e. selected olive no. 22 and 24, 265
were genetically close to the 'Bouchouk' variety (only 266
three dissimilar alleles; Supplementary Fig. S3, available 267
online only at <http://journals.cambridge.org>). Compar- 268
ing both the PM variety and highly distinct genotypes 269
from PM (six genotypes) with Mediterranean cultivars 270
revealed that the closest foreign cultivars to these geno- 271
types ranged from 8 to 18 dissimilar alleles, i.e. 272
selected olive no. 8/'Angellina' and 'Frantoio' from 273
Italy were distinct by eight dissimilar alleles and the 274
closest cultivar to the PM variety was found to be 275
'Negrillo de Estepa' from Spain by ten dissimilar alleles 276
(Supplementary Table S5, available online only at 277
<http://journals.cambridge.org>).

The results obtained through the STRUCTURE program 279
on 83 unique genotypes indicated that the $K = 4$ cluster 280
was the best genetic structure model based on the 281
ad hoc measure of Evanno *et al.* (2005; $\Delta K = 113.01$) 282
and the similarity coefficient between runs for each 283
 K ($H' = 0.997$; Jakobsson and Rosenberg, 2007; Sup- 284
plementary Fig. S4, available online only at [http://](http://journals.cambridge.org) 285
journals.cambridge.org). The first cluster included eight 286
genotypes with six traditional varieties ('Bouchouk', 287
'Bouchouk Rkik', 'Bouchouk Laghliid', 'Bouchouika', 288
'Fakhfoukha' and 'Meslala'), the second and third 289
included 11 and 22 individuals, respectively, without 290
specific names, whereas the fourth group included 291

Table 2. Genetic parameters of the 12 SSR loci used in the study for on-farm selected olive (SO), local olive (LO) and total genetic diversity

	Repeat motif	Size range (bp)	N_a		H_o		H_e		Total genetic diversity ^a	
			SO ^b	LO ^c	SO ^b	LO ^c	SO ^b	LO ^c	N_a	D_j
ssrOeUA-DCA03 ^d	(GA) ₁₉	229–260	3	9	1.00	0.754	0.559	0.764	9 (3) ^e	0.799
ssrOeUA-DCA04 ^d	(GA) ₁₆	124–193	5	22	0.178	0.596	0.202	0.834	23 (4)	0.858
ssrOeUA-DCA05 ^d	(GA) ₁₅	192–214	3	10	0.071	0.684	0.07	0.625	10 (3)	0.723
ssrOeUA-DCA08 ^d	(GA) ₁₈	125–164	5	16	1.00	0.982	0.659	0.86	16 (5)	0.868
ssrOeUA-DCA09 ^d	(GA) ₂₃	162–209	12	20	0.857	0.929	0.801	0.868	20 (12)	0.951
ssrOeUA-DCA11 ^d	(GA) ₂₆ (GGGA) ₄	126–183	7	15	0.928	0.719	0.644	0.796	18 (4)	0.854
ssrOeUA-DCA15 ^d	(CA) ₃ G(AC) ₁₄	243–266	3	4	0.964	0.631	0.551	0.706	4 (3)	0.789
ssrOeUA-DCA18 ^d	(CA) ₄ CT(CA) ₃ (GA) ₁₉	161–187	7	12	1.00	0.912	0.690	0.845	12 (7)	0.842
ssrOe-GAPU59 ^f	(CT) ₉	209–233	3	8	1.00	0.649	0.542	0.666	8 (3)	0.757
ssrOe-GAPU71B ^f	GA(AG) ₆ (AAG) ₈	130–160	5	6	1.00	0.964	0.622	0.799	6 (5)	0.841
UDO99–36 ^g	(GT) ₁₉ (AG) ₅	134–166	4	12	1.00	0.754	0.560	0.772	13 (3)	0.845
EMO90 ^h	(CA) ₁₀	178–191	3	5	1.00	0.631	0.526	0.528	5 (3)	0.52
Mean	–	–	5	11.6	0.833	0.767	0.535	0.755	12 (4.58)	0.803
Total	–	–	60	139	–	–	–	–	144 (55)	–

N_a , number of alleles observed; D_j , power of discrimination; H_e , expected heterozygosity; H_o , observed heterozygosity.

^a Genetic parameters calculated on 83 unique genotypes representative of the total genetic diversity. ^b Genetic parameters calculated on selected olive (28 SSR profiles). ^c Genetic parameters calculated on local olive (57 local genotypes identified by Khadari *et al.* (2008)). ^d Sefc *et al.* (2000). ^e Number of shared alleles between the selected and local olive. ^f Carriero *et al.* (2002). ^g Cipriani *et al.* (2002). ^h De La Rosa *et al.* (2002).

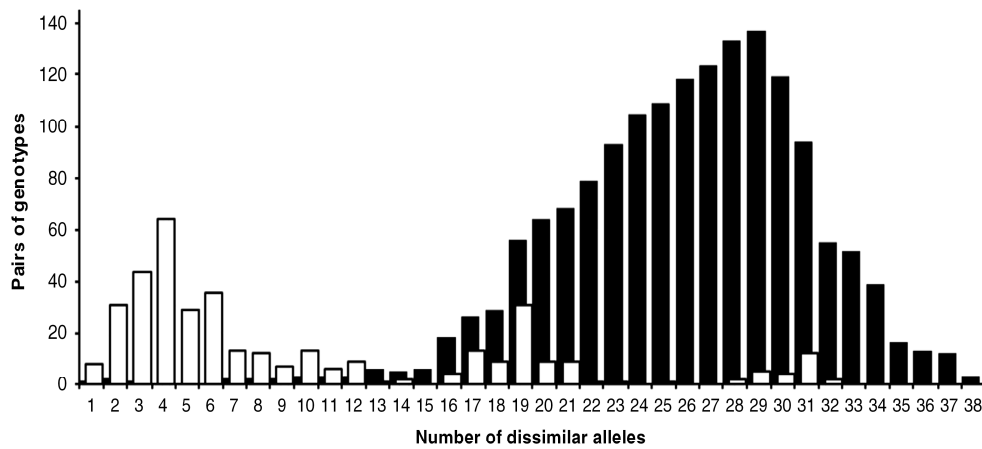


Fig. 2. Frequency distribution of dissimilar alleles for all pairwise combinations between the selected olive genotypes (28, in white) and the local genotypes (57, in black). For the 28 SSR profiles, most pairwise comparisons were distinguished by less than 14 dissimilar alleles (72.7%), while for the 57 genotypes, 98.1% of pairwise comparisons had more than 14 dissimilar alleles.

292 genotypes closely related to PM (Table 3; Fig. 3; 324
 293 Supplementary Table S6, available online only at [http://](http://journals.cambridge.org) 325
 294 journals.cambridge.org).

295 Discussion

296 A significant loss of genetic diversity was revealed to be 329
 297 likely due to the selection process performed using 330
 298 local farmers' knowledge when compared with the 331
 299 sampling approach used in Khadari *et al.* (2008). This 332
 300 loss of diversity could be explained by the selection 333
 301 pressure induced by past farming practices, and also by 334
 302 the sampling strategy adopted for collecting olive trees 335
 303 (i.e. selection for desired agronomic traits). Indeed, 336
 304 Padula *et al.* (2008) demonstrated a significant effect of 337
 305 environmental conditions on the major agronomic traits 338
 306 used in the present study (fruit size, pulp-to-pit ratio, 339
 307 fruit yield and oil content). Taking into account our 340
 308 experimental design (one tree per site, trait monitoring 341
 309 over 1–2 years) and the lack of quantitative assessment 342
 310 of the environmental versus genotypic effects on the 343
 311 used traits, we consider that, rather than selection pressure, 344
 312 this loss of diversity could be explained more by the 345
 313 prevalence of the PM variety and possible sampling-linked 346
 314 distortion.

315 When focusing on the selected olive trees, the results 347
 316 were quite similar (51.1 and 52%, respectively) to those 348
 317 obtained by Khadari *et al.* (2008) in terms of the 349
 318 number of trees displaying the same genetic profile as 350
 319 the PM variety, thus confirming its prevalence in Moroccan 351
 320 traditional orchards. A narrow genetic base within the 352
 321 on-farm selected olive trees was detected, with accessions 353
 322 being closely related or identical to the PM variety, 354
 323 clearly constituting a homogeneous subsample within the 355

324 global olive diversity in traditional orchards. These geno- 325
 326 types can be considered as sports mutations of the PM 326
 327 variety and may have arisen as a result of an accumu- 327
 328 lation of somatic mutations in microsatellite motif repeats. 328
 329 As PM is considered to be a partially self-compatible variety 329
 330 (Barranco *et al.*, 2000), a self-crossing hypothesis to 330
 331 explain the occurrence of closely related genotypes to 331
 332 PM is not excluded. However, a more plausible hypothesis 332
 333 of the clonal variation origin is proposed based on the 333
 334 following reasons: (i) the SSR profiles of the closely 334
 335 related genotypes do not reflect self-crossing segregation; 335
 336 (ii) olive tree is a highly heterozygous species (Green and 336
 337 Wickens, 1989) and very sensitive to inbreeding 337
 338 depression, probably leading to very limited fitness of 338
 339 self-crossed olive trees; (iii) the observed heterozygosity 339
 340 (H_o) of the PM variety is 0.83, whereas the H_o noted 340
 341 for closely related genotypes ranged from 0.75 to 0.91, 341
 342 indicating their high heterozygosity, but this level 342
 343 cannot have been the result of self-fertilization; (iv) 343
 344 most variations were noted for loci with dinucleotides 344
 345 and abundant GA repeat units; several studies have 345
 346 reported that such loci are more susceptible to mutation 346
 347 and slippage (Chakraborty *et al.*, 1997; Kruglyak *et al.*, 347
 1998; Schug *et al.*, 1998; Bachtrog *et al.*, 2000).

348 Clonal variation was also observed for a local tradi- 348
 349 tional variety, i.e. 'Bouchouk', and has already been 349
 350 reported in olive, including relict olive trees in the 350
 351 Hoggar Mountains (Cipriani *et al.*, 2002; Lopes *et al.*, 351
 352 2004; Baali-Cherif and Besnard, 2005; Khadari *et al.*, 352
 353 2008), and in other fruit crops such as grapevine 353
 354 (Ibanez *et al.*, 2009) and Fig. (Achak *et al.*, 2010). 354
 355 Two key elements could explain the occurrence of 355
 356 sports mutations in the PM variety: (i) the prevalence 356
 357 of PM in Morocco and adjacent regions (PM is also 357
 358 known as 'Sigoise' in western Algeria and 'Canivano 358

Olive genetic diversity in Moroccan orchards

Table 3. Number and proportion of genotypes of both datasets, selected olive (28 genotypes) and local olive (57 genotypes), assigned to the four clusters identified by structure

	Genotype number	Assigned genotypes ^a	Cluster 1		Cluster 2		Cluster 3		Cluster 4	
			N	%	N	%	N	%	N	%
Selected olive	28	25	3	10.7					22	78.5
Local olive	57	44	8	14	11	19.3	22	38.6	3	5.2

^aUnder the assignment probability $P(q) \geq 80\%$.

359 Blanco' in southern Spain; Besnard *et al.*, 2001) prob- 370
 360 ably linked to the ability of PM to adapt to a wide 371
 361 range of contrasting ecological and climatic conditions; 372
 362 (ii) the ancient planting of this variety in traditional 373
 363 orchards, as supported by the study of Charafi *et al.* 374
 364 (2007) in the Menara gardens, which was established 375
 365 during the 12th century in Morocco, and the extensive 376
 366 propagation of this variety for many centuries. 377

367 In contrast, the diversity observed in our study includes 378
 368 genotypes highly distinct from the PM variety. These may 379
 369 have originated from seedlings since the high observed 380

polymorphism was quite similar to that noted within a 370
 F1 progeny (distinct by 8–40 dissimilar alleles; Zine El 371
 Aabidine *et al.*, 2010). When comparing the allelic simi- 372
 larity for both the PM variety and highly distinct genotypes 373
 from PM with Mediterranean olive cultivars, the closest 374
 foreign cultivars were from Spain, Portugal or Italy. This 375
 finding could mainly be explained by the geographical 376
 proximity to Spain and Portugal and by the historical 377
 diffusion of olive cultivation from Italy. The exact origin 378
 of such genotypes could be determined by including 379
 local wild olives and using more molecular markers. 380

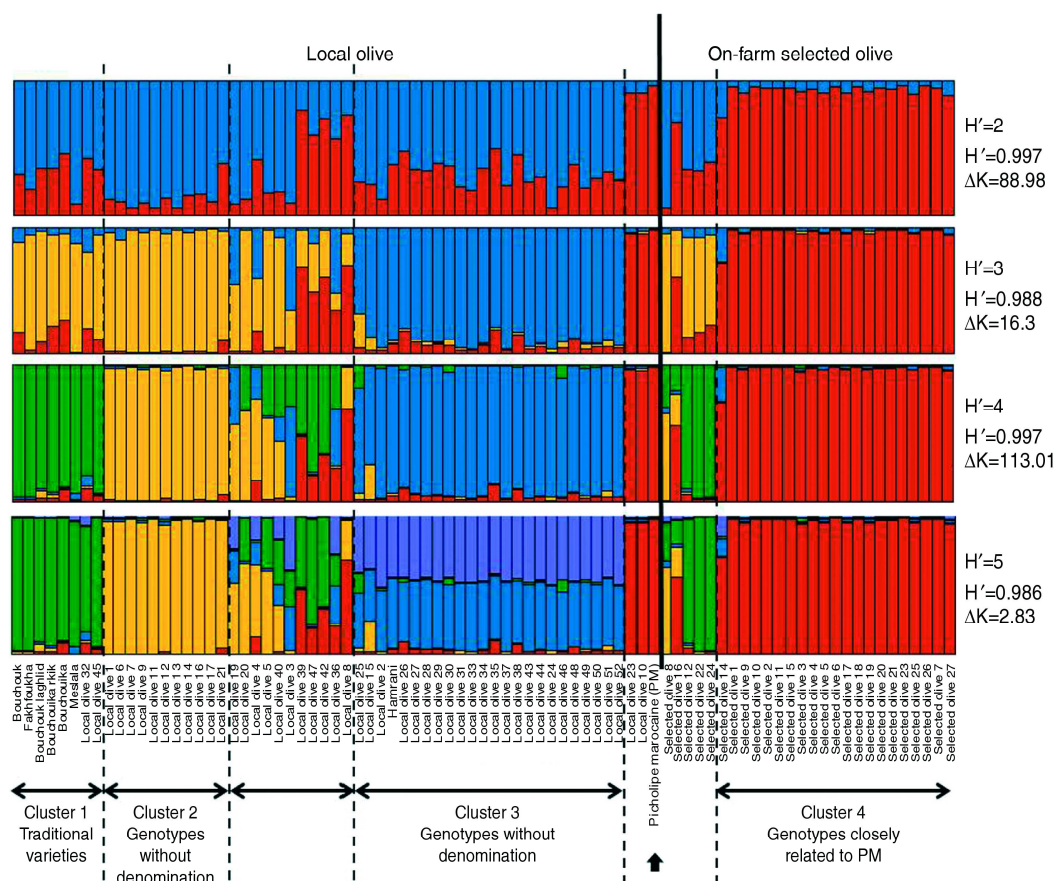



Fig. 3. Genetic structure plot for the total genetic diversity (83 olive genotypes) for $K = 2$ to $K = 5$. Each bar in the histogram-like graph represents a single individual and its inferred proportion of admixture (q value). H' represents the similarity coefficient between runs for each K and ΔK represents the *ad hoc* measure of Evanno *et al.* (2005). The identification name of each genotype is indicated. Based on ΔK and H' , $K = 4$ clusters were revealed as being the best genetic structure model.

381 Participatory varietal selection has been advocated as an
 382 efficient approach to promote on-farm conservation and
 383 maintain a high level of genetic diversity for many annual
 384 crop species (Almekinders and Elings, 2001; Zhang *et al.*,
 385 2011). However, studies have shown that genotypes
 386 identified by scientists rarely correspond to varieties as
 387 perceived by local farmers (Caillon *et al.*, 2006; Barnaud
 388 *et al.*, 2007). Here, the approach used to select outstanding
 389 trees, by applying farmers' preference criteria, resulted in
 390 obtaining genotypes closely related or identical to the PM
 391 variety. Haouane *et al.* (unpublished data) showed that
 392 local farmers refer to visible features and agronomic criteria
 393 to distinguish between their olive trees but also to the
 394 cultural background, including specific community rituals
 395 and beliefs. The emphasis on suitable perceptual distinctiveness
 396 criteria (Boster, 1985) with agro-morphological
 397 traits in breeding programmes and *in situ* conservation
 398 seems important to be able to recognize, manage and
 399 make effective use of the genetic resources, especially in
 400 low-input farming systems (Gibson *et al.*, 2009).

401 Conclusion

402 The sampling strategy used in our survey was aimed at
 403 collecting trees on the basis of farmers' local knowledge
 404 through *in situ* observations of agronomic traits. This
 405 strategy allowed us to identify a subset of accessions closely
 406 related to the PM variety, probably reflecting somatic
 407 clonal variations accumulated over time. This finding
 408 highlights the need for additional research to validate
 409 the somatic mutation hypothesis concerning the origin
 410 of genotypes closely related to the PM variety. Multidisciplinary
 411 approaches, combining genetic characterization,
 412 phenotypic description and ethnobotany analyses,
 413 should be used to select olive genotypes highly distinct
 414 from the PM variety. In addition, a set of genotypes
 415 with attractive agronomic characteristics was identified
 416 from locally selected trees, thus providing, for the first
 417 time, some evidence of farmers' active participation in
 418 fostering and preserving genetic diversity.

420 Acknowledgements

421  All molecular genotyping was performed in the 'Atelier de
 422 marquage moléculaire' UMRAGAP laboratory. The authors
 423 thank all members of the laboratory for their technical
 424 support, and particularly Ch. Tollon for her participation
 425 in microsatellite genotyping. Dr Ph. Chatelet is also
 426 thanked for his kind remarks on an earlier version of the
 427 manuscript. The authors are also grateful to Dr A. Bervillé
 428 for comments on the final version of the manuscript. This
 429 study was supported by PRAD 08-01, IDB Merit Scholarship

Program for High Technology and Agropolis Fondation 430
 FruiMed No. 0901-007. A. El Bakkali was supported by 431
 fellowships from IDB 1430H/2009 and PRAD 08-01. 432

References 433

- Achak H, Ater M, Oukabli A, Santoni S, Kjellberg F and Khadari B 434
 (2010) Traditional agroecosystems as conservatories and 435
 incubators of cultivated plant varietal diversity: the case of 436
 Fig (*Ficus carica* L.) in Morocco. *BMC Plant Biology* 10: 28. 437
 Almekinders CJM and Elings A (2001) Collaboration of farmers 438
 and breeders: participatory crop improvement in perspec- 439
 tive. *Euphytica* 122: 425–438. 440
 Baali-Cherif D and Besnard G (2005) High genetic diversity 441
 and clonal growth in relict populations of *Olea europaea* 442
 subsp. *laperrinei* (Oleaceae) from Hoggar Algeria. *Annals* 443
of Botany 96: 823–830. 444
 Bachtrog D, Agis M, Imhof M and Schlotterer C (2000) Micro- 445
 satellite variability differs between dinucleotide repeat 446
 Motifs – evidence from *Drosophila melanogaster*. *Molecular* 447
Biology and Evolution 17: 1277–1285. 448
 Baldoni L, Cultrera NG, Mariotti R, Ricciolini C, Arcioni S, 449
 Vendramin GG, Buonamici A, Porceddu A, Sarri V, 450
 Ojeda MA, Trujillo I, Rallo L, Belaj A, Perri E, Salimonti A, 451
 Muzzalupo I, Casagrande A, Lain O, Messina R and Testolin 452
 R (2009) A consensus list of microsatellite markers for olive 453
 genotyping. *Molecular Breeding* 24: 213–231. 454
 Barnaud A, Monique D, Garine E, Mckey D and Joly H 455
 (2007) Local genetic diversity of sorghum in a village in 456
 northern Cameroon: structure and dynamics of landraces. 457
Theoretical and Applied Genetics 114: 237–248. 458
 Barranco ND, Cimato A, Fiorino P, Rallo RL, Touzani A, Casta- 459
 ñeda C, Serafini E and Trujillo NI (2000) *World Catalogue* 460
of Olive Varieties, COI. Madrid: Mundi-Prensa, p. 360. 461
 Bartolini G, Prevost G, Messeri C and Carignani G (1998) *Olive* 462
Germplasm: Cultivars and World-wide Collections. Rome: 463
 FAO Library. 464
 Besnard G, Breton C, Baradat P, Khadari B and Berville A (2001) 465
 Variety identification in olive (*Olea europaea* L.) based on 466
 RAPDs. *Journal of the American Society for Horticultural* 467
Science 126: 668–675. 468
 Boster JS (1985) Selection for perceptual distinctiveness: 469
 evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. 470
Economic Botany 39: 310–325. 471
 Boulouha B, Loussert R and Saadi R (1992) Etude de la varia- 472
 bilité phénotypique de la variété population (Picholine 473
 Marocaine) dans la région de Haouz. *Olivae* 43: 30–33. 474
 Caillon S, Quero-Garcia J, Lescure JP and Lebot V (2006) Nature 475
 of taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) genetic diversity 476
 prevalent in a Pacific Ocean island, Vanua Lava, Vanuatu. 477
Genetic Resources and Crop Evolution 53: 1273–1289. 478
 Carriero F, Fontanazza G, Cellini F and Giorio G (2002) 479
 Identification of simple sequence repeats (SSRs) in olive 480
 (*Olea europaea* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 104: 481
 301–307. 482
 Chakraborty R, Kimmel M, Stivers DN, Davison IJ and 483
 Deka R (1997) Relative mutation rates at di-, tri-, and tetra- 484
 nucleotide microsatellite loci. *Proceedings of the National* 485
Academy of Science 94: 1041–1046. 486
 Charafi J, El Meziane A, Moukhli A, Boulouha B, El Modafar C 487
 and Khadari B (2007) Menara gardens: a Moroccan olive 488
 germplasm collection identified by SSR locus genetic 489
 study. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55: 893–900. 490

- 491 Cipriani G, Marrazzo MT, Marconi R and Gimato A (2002) Micro-
492 satellite markers isolated in olive (*Olea europaea* L.) are
493 suitable for individual fingerprinting and reveal poly-
494 morphism within ancient varieties. *Theoretical and Applied*
495 *Genetics* 104: 223–228.
- 496 De La Rosa R, James CM and Tobutt KR (2002) Isolation
497 and characterization of polymorphic microsatellites in olive
498 (*Olea europaea* L.) and their transferability to other genera
499 in the *Oleaceae*. *Molecular Ecology Notes* 2: 265–267.
- 500 Evanno G, Regnaut S and Goudet J (2005) Detecting the number
501 of clusters of individuals using the software Structure, a
502 simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- 503 Fufa F, Baum M, Grando S, Kafawin O and Ceccarelli S (2007) Con-
504 sequences of a decentralized participatory barley breeding
505 programme on changes in SSR allele frequency and diversity
506 in one cycle of selection. *Plant Breeding* 126: 527–532.
- 507 Fufa F, Grando S, Kafawin O, Shakhathreh Y and Ceccarelli S
508 (2010) Efficiency of farmers' selection in a participatory
509 barley breeding programme in Jordan. *Plant Breeding*
510 129: 156–161.
- 511 Gibson RW (2009) A review of perceptual distinctiveness in
512 landraces including an analysis of how its roles have
513 been overlooked in plant breeding for low-input farming
514 systems. *Economic Botany* 63: 242–255.
- 515 Green PS and Wickens GE (1989) The *Olea europaea* complex.
516 In: Kit Tan (ed.) *The Davis & Hedge Festschrift*. Edinburgh:
517 Edinburgh University Press, pp. 287–299.
- 518 Haouane H, El Bakkali A, Moukhli A, Tollon C, Santoni S,
519 Oukabli A, El Modafar C and Khadari B (2011) Genetic
520 structure and core collection of the World Olive Germ-
521 plasm Bank of Marrakech: towards the optimised manage-
522 ment and use of Mediterranean olive genetic resources.
523 *Genetica* 139: 1083–1094.
- 524 Ibanez J, Velez MD, De Andres MT and Borrego J (2009)
525 Molecular markers for establishing distinctness in vege-
526 tatively propagated crops: a case study in grapevine.
527 *Theoretical and Applied Genetics* 119: 1214–1222.
- 528 Jakobsson M and Rosenberg NA (2007) Clump: a cluster
529 matching and permutation program for dealing with label
530 switching and multimodality in analysis of population
531 structure. *Bioinformatics* 23: 1801–1806.
- 532 Khadari B, Charafi J, Moukhli A and Ater M (2008) Substantial
533 genetic diversity in cultivated Moroccan olive despite a
534 single major variety: a paradoxical situation evidenced by
535 the use of SSR loci. *Tree Genetics and Genomes* 4: 213–221.
- 536 Khadari B, Zine El Aabidine A, Grout C, Ben Sadok I, Doligez A,
537 Moutier N, Santoni S and Costes E (2010) A genetic
538 linkage map of olive based on amplified fragment length
539 polymorphism, intersimple sequence repeat and simple
540 sequence repeat markers. *Journal of the American Society*
541 *for Horticultural Science* 135: 548–555.
- 542 Kruglyak S, Durrett RT, Schug M and Aquadro CF (1998) Equi-
543 librium distributions of microsatellite repeat length resulting
544 from a balance between slippage events and point
545 mutations. *Proceedings of the National Academy of Science*
546 95: 10774–10778.
- 547 Lenoir M and Akerraz A (1984) L'oléiculture dans le Maroc
548 antique. *Olivae* 3: 12–17.
- 549 Lopes MS, Mendonça D, Sefc KM, Gil FS and Machado AC
550 (2004) Genetic evidence of intra-variety variability within
551 Iberian olive varieties. *HortScience* 39: 1562–1565.
- 552 Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. New York:
553 Columbia University Press.
- 554 Nei M and Li W (1979) Mathematical model for studying genetic
555 variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings*
556 *of the National Academy of Science* 76: 5269–5273.
- 557 Padula G, Giordani E, Bellini E, Rosati A, Pandolfi S, Paoletti A,
558 Pannelli G, Ripa V, De Rose F, Perri E, Buccoliero A
559 and Mennone C (2008) Field evaluation of new olive
560 (*Olea europaea* L.) selections and effects of genotype
561 and environment on productivity and fruit characteristics.
562 *Advances in Horticultural Science* 22: 87–94.
- 563 Park SDE (2001) Trypanotolerance in West African cattle and
564 the population genetic effects of selection. PhD Thesis,
565 University of Dublin.
- 566 Pritchard JK, Stephens M and Donnelly P (2000) Inference
567 of population structure from multilocus genotype data.
568 *Genetics* 155: 945–959.
- 569 R Development Core Team (2011) *R: A Language and*
570 *Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Founda-
571 tion for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
572 URL: <http://www.R-project.org/>
- 573 Rohlf FJ (2000) *NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivari-*
574 *ate Analysis System*. New York: Exeter Software.
- 575 Sarri V, Baldoni L, Porceddu A, Cultrera NGM, Contento A,
576 Frediani M, Bclaj A, Trujillo I and Cionini PG (2006) Micro-
577 satellite markers are powerful tools for discriminating
578 among olive varieties and assigning them to geographically
579 defined populations. *Genome* 49: 1606–1615.
- 580 Schug MD, Hutter CM, Wetterstrand KA, Gaudette MS, Mackay
581 TF and Aquadro CF (1998) The mutation rates of di-, tri-
582 and tetranucleotide repeats in *Drosophila melanogaster*.
583 *Molecular Biology and Evolution* 15: 1751–1760.
- 584 Sefc KM, Lopes MS, Mendonça D, Rodrigues Dos Santos M,
585 Laimer Da Camara Machado M and Da Camara Machado A
586 (2000) Identification of microsatellite loci in olive (*Olea*
587 *europaea*) and their characterization in Italian and Iberian
588 olive trees. *Molecular Ecology* 9: 1171–1193.
- 589 Sneath PHA and Sokal RR (1973) *Numerical Taxonomy*.
590 San Francisco, CA: WH Freeman.
- 591 Szpiech ZA, Jakobsson M and Rosenberg NA (2008) ADZE:
592 a rarefaction approach for counting alleles private to com-
593 binations of populations. *Bioinformatics* 24: 2498–2504.
- 594 Tessier C, David J, This P, Boursiquot JM and Charrier A (1999)
595 Optimization of the choice of molecular markers for
596 varietal identification in *Vitis vinifera* L. *Theoretical and*
597 *Applied Genetics* 98: 171–177.
- 598 Udupa SM, Robertson LD, Weigand F, Baum M and Kahl G
599 (1999) Allelic variation at (TAA)_n microsatellite loci in a
600 world collection of chickpea (*Cicer arietinum* L.) germ-
601 plasm. *Molecular and General Genetics* 261: 354–363.
- 602 Zhang D, Arevalo Gardini E, Motilal LA, Baligar V, Bailey B,
603 Zuñiga-Cernades L, Arevalo-Arevalo CE and Meinhardt L
604 (2011) Dissecting genetic structure in farmer selections of
605 Theobroma Cacao in the Peruvian Amazon: implications
606 for on farm conservation and rehabilitation. *Tropical*
607 *Plant Biology* 4: 106–116.
- 608 Zine El Aabidine A, Charafi J, Grout C, Doligez A, Santoni S,
609 Moukhli A, Jay-Allemand C, El Modafar C and Khadari B
610 (2010) Construction of a genetic linkage map for the
611 olive based on AFLP and SSR markers. *Crop Science* 50:
612 2291–2302.
- 613 Zohary D and Hopf M (2000) *Domestication of Plants in the Old*
614 *World: The Origin and Spread of Cultivated Plants in West*
615 *Asia, Europe, and the Nile Valley*. New York: Oxford
616 University Press.

Annexe 4 : Comparaison des oliviers marocains *in situ* et *ex-situ*

Méthodologies d'analyses

L'analyse de la diversité génétique à l'aide des 16 locus SSR a permis d'identifier 38 profils SSR sur la base des 40 accessions marocaines en collection mondiale OWGB Marrakech. L'analyse de comparaison deux à deux entre ces 38 profils montre qu'il y a des génotypes proches par 1 à 3 allèles tandis que les plus éloignés sont distincts par un maximum de 43 allèles. Cette analyse nous a permis d'identifier 8 clones correspondant à des individus issus vraisemblablement de la variation somaclonale. Ces individus ont été éliminés de l'analyse de comparaison de diversité avec les génotypes identifiés *in situ*. Egalement, nous avons éliminé huit individus de la collection (VS5, VS6, VS3, VS1, OMDZ, OZ1, OT2, OZ2) qui correspondent à des oliviers féraux.

➤ Paramètres de diversité génétique

La comparaison des paramètres de diversité génétique entre les génotypes de la collection et les génotypes identifiés dans les agro-écosystèmes traditionnels au Maroc à deux niveaux (régional et global) sont décrits dans le Tableau (IV-1). L'analyse de comparaison au niveau régional montre des niveaux de diversité similaires entre la collection et les quatre zones géographiques (nord ouest, nord centre, atlas et sud-ouest). Par ailleurs, l'analyse au niveau global montre une différence significative entre les indices de diversité: hétérozygotie observée (H_o) et hétérozygotie attendue (H_e) entre la collection et les génotypes identifiés *in situ*. Par ailleurs, une réduction significative des paramètres de la richesse allélique et la richesse en allèles privées estimées à 27 et 60 %, respectivement, a été montrée entre les deux bases génétiques

➤ Structure de la diversité

L'analyse en coordonnées principales entre les génotypes identifiés *in situ* et ceux de la collection montrent que cette dernière ne couvre pas la diversité globale (Figure IV-2). Cette analyse confirme les résultats de la différence de paramètres de diversité observée, suggérant une base génétique très étroite de la collection par rapport à la diversité génétique identifiée dans les agro-écosystèmes au Maroc.

Tableaux S3. Comparaison de nombre des paramètres de diversité à l'échelle régionale et globale entre les oliviers échantillonnés dans les quatre zones géographiques (*in situ*) et la collection (*ex situ*).

Matériel	G	N _a	H _o	H _e	F _{is}	A _r *	A _{pr} *
Ex situ (A)	30	5.438	0.815	0.614	-0.320	4.46	1.05
Nord ouest	12	6.438	0.739	0.681	-0.079	3.91	0.44
Nord centre	15	6.188	0.723	0.699	-0.037	4.10	0.76
Atlas	23	7.688	0.782	0.702	-0.122	4.11	0.94
Sud ouest	09	5.313	0.714	0.660	-0.080	3.99	0.84
In situ (B)	69	11.125	0.747	0.720	-0.043	6.14	2.73
P (A vs. B)		0.511	-0.09103	0.147	---	0.273	0.615

F_{is} indice de fixation, la significativité des testes définis à *P < 0.001, ** P < 0.0001, and *** P < 10⁻⁵

G : le nombre de génotypes, Na est le nombre moyen d'allèles par locus. H_o est l'hétérozygotie observée et H_e l'hétérozygotie attendue.

*A_r et A_{pr} sont respectivement la richesse allélique et la richesse en allèles privées estimées pour une valeur (G standard= 22 individus), calculées par le logiciel ADZE (Szpiech et al. 2008).

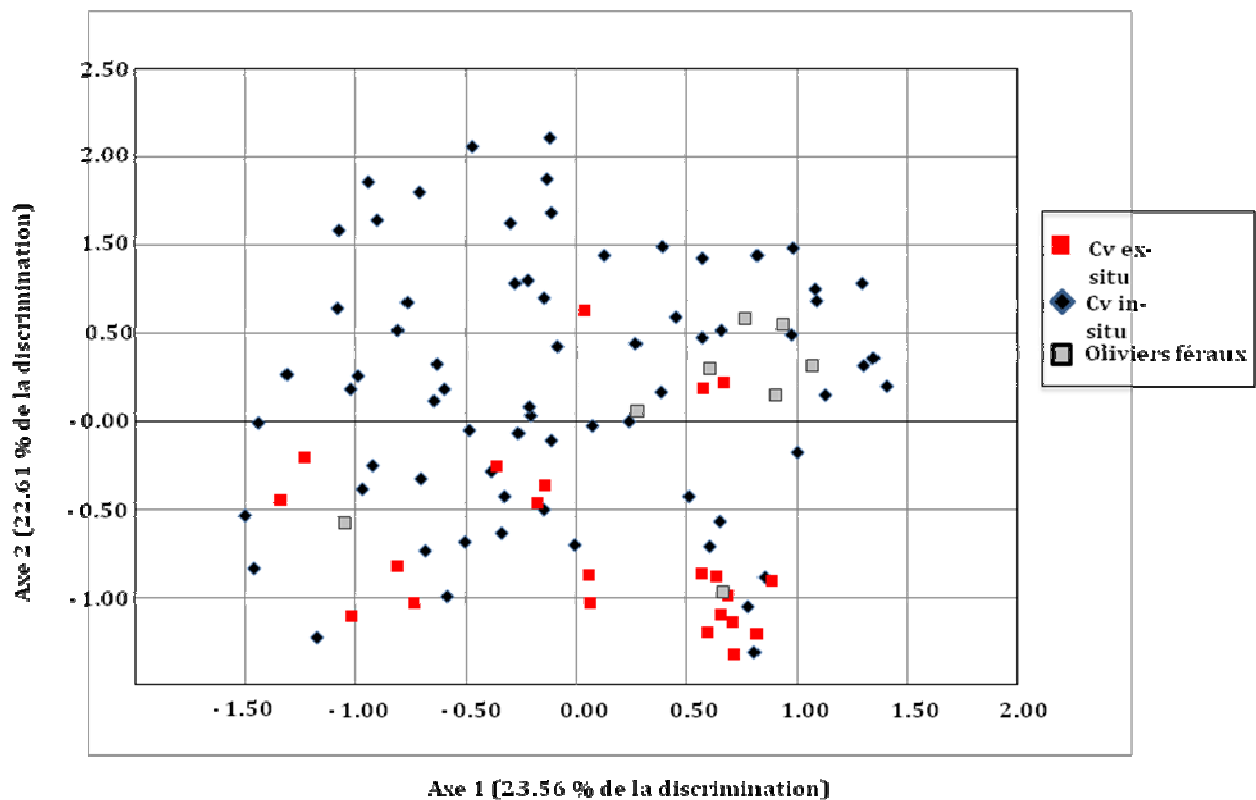


Figure S3. Analyse en coordonnées principales sur les deux premiers axes (1/2) pour les génotypes identifiés dans les agroécosystèmes traditionnels (*in situ*) et les génotypes de la collection (*ex situ*).