The background of the cover is a photograph of a landscape. In the foreground, there is a field of olive trees with sparse, yellowish-green leaves. In the middle ground, a dense forest of trees covers a hillside. At the top of the hill, a traditional stone windmill with four sails is visible against a clear blue sky. The overall scene is bathed in warm, golden light, suggesting late afternoon or early morning.

# Orpalm

*Synthesis*

2022 - No 15 (2)

Île de Porquerolles

**Photo de couverture** : le moulin du bonheur trônant sur la collection variétale d'oliviers de Porquerolles (Photo : A. Guignet).



## ORPALM Synthesis

Revue bisannuelle  
de Paléoécologie  
n°15 (2) - Année 2022

Editeurs en chef  
Jean-Frédéric TERRAL<sup>1,2</sup>  
Serge MULLER<sup>1,2</sup>

Editeurs associés  
Pierre CREUSOT<sup>1,2</sup>  
Vincent GIRARD<sup>1,2</sup>  
Nicolas MOUREAU<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ISEM, <sup>2</sup>UM

### Auteurs

Emma BOUREUX, Pauline  
CHANTREUIL, Cosimo DESMENEZ,  
Laurie DUFOURNET, Mélodie  
FILETTI, Arthur GAIRIN-CALCO,  
Timothée GONIER, Agathe  
GUIGNET, Romane HUBERT, Mathis  
JEAN-SEPET, Vanylle LE CAR,  
Amélie LEMENU, Nina MORVANT,  
Clara SIFFRE, Maud TROISVALLETS

Travail éditorial  
Serge MULLER

Publication  
3<sup>e</sup> trimestre 2022  
Université de Montpellier

## ORPAL 2022 : île de Porquerolles

Une fois n'est pas coutume, l'édito de la cuvée 2022 d'ORPAL se change en remerciements qui saluent l'implication significative d'institutions et de personnalités dans l'organisation et la réalisation de l'école de terrain, qui s'est déroulée du 26 au 28 janvier 2022 :

Merci au **Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed)** dont les missions fondamentales sont d'inventorier la flore sauvage et de cartographier la végétation, de contribuer à la conservation de taxons patrimoniaux (conservation *in-situ* et *ex-situ*, dont l'olivier, modèle central des travaux d'ORPAL2022), de réaliser des expertises auprès des services de l'état et des collectivités et enfin, de communiquer et de diffuser des connaissances et de nombreuses données. L'équipe pédagogique remercie en particulier **Sylvia Lochon-Menseau**, directrice du CBNMed, qui nous a ouvert les portes de la collection variétale d'oliviers. Merci au personnel du Parc et du Conservatoire pour sa patience et sa compréhension.



Merci à **Bruno Bernazeau** (INRAE détaché au CBNMed), encadrant du projet d'insertion en arboriculture "Copains" (Collections Patrimoine Insertion) de l'association de sauvegarde des forêts varoises (ASDFV) qui veille au jour le jour sur la collection d'oliviers : il nous a accueillis et, tout au long de notre séjour nous a guidés, véhiculés, conseillés, coachés et facilités la vie, avec patience et bienveillance.



Merci à **Éric Garnier**, Directeur de Recherche CNRS au Centre Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE) et directeur du LABEX CEMEB (Centre Méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité) : il est probablement l'un des scientifiques les plus influents, inspirants et inspirés de la planète écologie. Les étudiants ORPALiens se sont nourris de ses travaux et en particulier de son ouvrage publié avec Marie-Laure Navas (CEFE), intitulé « *Diversité fonctionnelle des plantes. Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes* ». Il est aussi à l'origine du projet Labex OleaD, coordonné par Catherine Roumet (CEFE) et Jean-Frédéric Terral (ISEM) « *Adaptation de l'olivier (Olea europaea) aux changements climatiques : vers une intégration phénotypique* ».



« *De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans !* ». Au niveau de connaissances, des

compétences et du savoir-faire d'étudiants de 3<sup>ème</sup> année de Licence Sciences de la Vie / Ecologie Biologie des Organismes, les travaux d'ORPAL restent évidemment perfectibles. Toutefois, cette perfectibilité s'efface largement devant le bilan méthodologique, scientifique et humain de cette école de terrain et du stage en laboratoire qui a suivi. La conduite d'ORPAL a su intégrer les multiples facettes du processus de la recherche fondamentale sans en perdre de vue la dimension humaine et tout en apportant une réelle plus-value pédagogique.

Un grand merci à **Dominique Getto** des Jardins de Porquerolles pour ses délicieuses confitures dégustées au petit-déjeuner. Merci également au personnel du *parking indigo la Tour Fondue embarcadère* pour sa compréhension et sa gentillesse en particulier aux alentours de midi, au département Biologie-Ecologie (Faculté des Sciences, Université de Montpellier) et à l'Institut des Sciences de l'Evolution-Montpellier (ISEM, UMR 5554), laboratoire de recherche leader en France, soutien de l'innovation pédagogique et qui nous permet de développer depuis des années, grâce à la mise à disposition de plateaux techniques, cet apprentissage par la recherche et pour la recherche. Merci enfin à Laure Paradis, Sarah Ivorra et Bertrand Limier dont le soutien est, comme chaque année, fondamental. L'équipe pédagogique était cette année constituée de : Vincent Girard, Nicolas Moureau, Pierre Creusot (M2 BEE, parcours CEPAGE, 2021-2022) et Jean-Frédéric Terral.

Jean-Frédéric Terral  
Editeur en chef d'*ORPALM Synthesis*



*Le travail de nos explorateurs-reporters d'ORPAL 2022 a permis de découvrir une colonie d'hominidés insulaires sauvages vivant dans des forêts d'oliviers sur l'île de Porquerolles. L'Homo oleaensis, tel qu'il a été (provisoirement) dénommé, se nourrit essentiellement d'olives, qui lui donnent un curieux teint orangé. L'étude morphométrique du groupe montre clairement une morphologie bimodale, avec des individus (ici, au premier plan) à jambes courtes et de fait, significativement plus petits que les autres. Les anthropologues ne sont pas tous d'accord : certains parlent de nanisme insulaire (cf. Homo floresiensis), tandis que d'autres évoquent une anthropophagie des membres inférieurs (coutume culinaire connue à l'Antiquité pour les membres supérieurs : cf. Vénus de Milo). La moyenne d'âge est autour de 20 ans, mais quelques vieillards, tous de sexe masculin (ici à droite, au second plan), attestent que cette espèce nouvelle pour la science peut atteindre des âges canoniques.*

(Photo : A. Lemenu).

# ORPAL & ORPAM : modules d'enseignement-recherche avec de vrais morceaux d'humain dedans

## ORPAL & ORPAM en bref

ORPAL et ORPAM sont des unités d'enseignement (UE) respectivement proposées en L3 Sciences de la Vie (SV) et en M1 Biodiversité-Ecologie-Evolution parcours Cepage, UFR Fac des Sciences, Département d'enseignement Biologie-Ecologie, Université de Montpellier.

### Contenu pédagogique

Sur la thématique de la reconstruction des environnements passés, ces UE sont quasi-exclusivement dévolues à la pratique et à l'expérimentation. Toute la chaîne opératoire des recherches est considérée : le questionnement, la problématique, la recherche bibliographique, le terrain, le travail en laboratoire, le traitement des résultats, leur interprétation et la diffusion (écrite et orale) de l'information scientifique.

### Apport pour les étudiants

ORPAL et ORPAM sont des UE originales et novatrices. Elles permettent aux étudiants de : découvrir le monde secret de la recherche, se former par la recherche à travers un stage conventionné dans un établissement de l'enseignement supérieur, valider un acquis de l'expérience, ajouter une ligne concrète dans leur CV, découvrir la vie trépidante et tumultueuse d'un laboratoire, etc.

### Organisation des modules

Les étudiants, répartis en binômes ou trinômes, choisissent un sujet sous la direction d'un enseignant-chercheur ou d'un chercheur de l'équipe pédagogique. Ce dernier sera leur référent chargé de suivre et d'évaluer leur progression tout au long de leur parcours.

---

## Déroulement d'ORPAL-ORPAM

### Etape 1/5 : Briefing méthodologique

La reconstruction des paléoenvironnements : pourquoi et comment ? Organisation des modules, objectifs pédagogiques, méthodes.

### Etape 2/5 : Stage de terrain

24 heures de terrain, réparties sur trois jours consécutifs, permettent aux groupes d'appliquer diverses méthodes paléoenvironnementales. Ces stages ont lieu dans des zones bien circonscrites d'un point de vue géographique et écologique : région de Montpellier pour ORPAL ; sites d'étude modifiés chaque année pour ORPAM.

### Etape 3/5 : Stage en laboratoire

Sous la responsabilité d'un encadrant, travail de laboratoire, analyse des données, travail bibliographique. Une journée par semaine.

### Etape 4/5 : Rédaction et présentation orale

Rédaction d'un mémoire synthétique sous la forme d'un article scientifique et intégration des corrections faites par un rapporteur. Le module se clôt par une présentation orale.

### Etape 5/5 : Evaluation et publication

Evaluation des articles par le comité de rédaction de la revue (note initiale réévaluée à l'issue du processus de *reviewing*) et publication des meilleures contributions (critères portant à la fois sur le fond et la forme).

***Mise en garde : Les articles présentés dans cette revue, bien que corrigés par les équipes pédagogiques, sont des travaux réalisés par des étudiants de 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> années. Ce sont des exercices d'initiation à la rédaction scientifique, avec une visée plus méthodologique que factuelle.***

---

**ORPAL** : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Licence ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2006-2007.

**ORPAM** : *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements – Master ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2015-2016.

**ORPALM Synthesis**. Revue bisannuelle, créée en 2008 sous le nom *ORPAL Synthesis* pour publier les travaux réalisés dans le cadre de l'UE ORPAL, et rebaptisée en prévision de l'intégration, en 2015-2016, des travaux de l'UE ORPAM.

---



# ORPAL 2021-2022

## Île de Porquerolles

Gonier T., Jean-Sepet M. & Le Car V. : <i>L'olivier méditerranéen (Olea europaea subsp. europaea) : relation entre traits foliaires, origine géographique, histoire biogéographique et évolutive des variétés cultivées</i> .....	9
Dufournet L., Guignet A. & Lemenu A. : <i>Liens entre traits fonctionnels, climat et origine géographique chez l'olivier d'Europe</i> .....	21
Boureux E., Filetti M. & Gairin-Calco A. : <i>Existe-t-il un lien entre traits fonctionnels foliaires et profil génétique chez l'olivier cultivé (Olea europaea, Oleaceae) ?</i> .....	41
Chantreuil P., Morvant N. & Troisvallets M. : <i>Etude des traits phénotypiques de l'olivier cultivé sur l'île de Porquerolles : relation entre traits foliaires et origine génétique</i> .....	55
Desmenez C., Hubert R. & Siffre C. : <i>Les traits foliaires de différentes variétés d'olivier sont-ils révélateurs de leur histoire évolutive et biogéographique ?</i> .....	65



*Les étudiants levés aux aurores pour échantillonner (Photo : V. Le Car). Ils sont tellement imprégnés de leur sujet d'étude qu'on les prendrait presque pour des oliviers (ndlr).*



# L'OLIVIER MEDITERRANEEN (*OLEA EUROPAEA* SUBSP. *EUROPAEA*) : RELATION ENTRE TRAITS FOLIAIRES, ORIGINE GEOGRAPHIQUE, HISTOIRE BIOGEOGRAPHIQUE ET EVOLUTIVE DES VARIETES CULTIVEES

Gonier Timothée <sup>1</sup>, Jean-Sepet Mathis <sup>2</sup>, Le Car Vanylle <sup>3</sup>

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*

*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

<sup>1</sup> timo.gonier@gmail.com, <sup>2</sup> mathis.jnsp@gmail.com, <sup>3</sup> vanylle.lecar@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard, Pierre Creusot, Nicolas Moureau

*Citation* : Gonier T., Jean-Sepet M. & Le Car V. (2022). L'olivier méditerranéen (*Olea europaea* subsp. *europaea*) : relation entre traits foliaires, origine géographique, histoire biogéographique et évolutive des variétés cultivées. *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 9-19.

---

**Résumé** : L'olivier méditerranéen est une sous-espèce d'olivier composée de nombreuses variétés regroupées au sein des différents profils génétiques. La mesure de traits foliaires sur 15 variétés cultivées au CBN de Porquerolles vise à vérifier l'existence de covariations et de différences de traits phénotypiques entre les différents groupes génétiques. Une ACP a été réalisée afin de discriminer les variétés d'un même groupe génétique et une AFD afin de différencier les groupes génétiques. Aucune distinction effective entre les variétés de lignée maternelle Est / groupe nucléaire Centre n'a été observée et nous obtenons une différenciation évidente de deux profils génétiques par rapport aux autres.

**Mots clés** : oliveraie, morphométrie, variations phénotypiques, profil génétique, écophysiologie

**Abstract**: *Mediterranean olive tree (Olea europaea subsp. europaea): relation between leaf traits, geographical origin, biogeographical and evolutionary history of cultivated varieties.* The Mediterranean olive tree is a subspecies of olive tree composed of numerous varieties and genetic profiles. Measurements of leaf traits performed on 15 varieties in the CBN of Porquerolles aim to identify covariations and differentiations among phenotypic traits between the different genetic groups. A PCA was realized to discriminate the varieties in one genetic group and a FDA to differentiate the genetic groups. No significant differentiations between the varieties from maternal line East / nuclear group Center was evidenced. We obtain an effective differentiation of two genetic profiles among the others.

**Keywords**: olive grove, morphometry, phenotypic variations, genetic profile, ecophysiology

L'olivier méditerranéen (*Olea europaea* subsp. *europaea*) est une sous-espèce de l'olivier d'Europe et constitue l'arbre fruitier emblématique du bassin méditerranéen (Kaniewski et al., 2012). De renommée mondiale vis à vis de l'huile végétale de haute

qualité qui en est extraite, son empreinte est profonde sur le plan économique, culturel et patrimonial (Zohary & Spiegel, 1975). Il fait partie de la famille des Oleaceae et est un phanérophyste à feuilles sclérophylles, simples et allongées (Bacelar et al., 2004). Sa pollinisation est anémophile et son fruit est

une drupe dont la dispersion se fait essentiellement par zoochorie grâce aux oiseaux, bien que l'Homme y contribue également (Spennemann & Allen, 2000). La subsp. *europaea* s'oppose à cinq autres sous-espèces dont les répartitions sont différentes à travers le globe (Maroc, montagnes du Sahara, Sud de l'Algérie, Madère, Canaries). L'olivier méditerranéen se divise en deux variétés : la forme dite cultivée (subsp. *europaea* var. *europaea*) et la forme dite sauvage (subsp. *europaea* var. *sylvestris*) aussi nommée « oléastre » (Green, 2002). Bien que Zohary (1995) pense que la variété sauvage est plutôt une forme dérivée de la forme cultivée. Aujourd'hui, il apparaît une forte diversité génétique chez cette plante avec plus de 1200 variétés d'oliviers cultivées autour de la Méditerranée (Bartolini et al. 2005). Cette diversité génétique conséquente s'accompagne de nombreuses variations phénotypiques la subdivisant en trois groupes génétiques principaux au sein du bassin méditerranéen (Breton et al., 2006 ; Diez et al., 2015 ; Khadari & Bakkali, 2018). Ils se répartissent comme suit : le groupe « Ouest », le groupe « Centre » et le groupe « Est ». A ceux-ci, il est possible d'ajouter un groupe supplémentaire, dit « Mixte » ou « Mosaique » correspondant aux hybridations entre variétés (Breton et al., 2006 ; Diez et al., 2015 ; Khadari & Bakkali, 2018). D'ores et déjà, des études employant des marqueurs moléculaires et morphologiques ont été réalisées afin de reconnaître les différentes variétés d'olivier (Cantini et al., 2008 ; Trujillo et al., 2014) mais il apparaît nécessaire d'effectuer des travaux pour vérifier l'existence d'une relation entre les différents groupes génétiques de *O.e.* subsp. *europaea* et les traits phénotypiques propres aux variétés.

Les objectifs du présent travail sont : i) Existe-t-il des différences significatives de traits phénotypiques entre les différents groupes génétiques de *O.e.* subsp. *europaea*

présents dans le bassin méditerranéen ? ii) Existe-t-il des covariations parmi ces traits phénotypiques ?

Pour répondre à ces interrogations, nous avons travaillé sur la collection d'oliviers présente sur l'île de Porquerolles. Cette collection regroupe de nombreuses variétés présentes au sein du bassin Méditerranéen dont l'identification a été préalablement établie par marqueurs moléculaires (Khadari & Bakkali, 2018). En outre, toutes les variétés étudiées sont regroupées dans le même verger et sont ainsi soumises aux mêmes conditions environnementales. Les différences ou similitudes observées seront donc plus probablement liées à la composante génétique des individus plutôt qu'à des variables environnementales.

## MATERIELS ET METHODES

### 1- Zone d'étude

Située en France, dans la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur, dans le département du Var (83), l'île de Porquerolles est l'une des quatre îles composant l'archipel d'Hyères. Localisée en Mer Méditerranée, d'une superficie de 1254 ha, cette île est distante de 2,6 km de la côte continentale représentée par la Presqu'île de Giens. Elle appartient au bioclimat thermoméditerranéen (Quézel & Médail, 2003) et se situe dans l'aire de distribution de l'olivier (Rodríguez Sousa et al., 2020). La collection de variétés d'oliviers de l'île, appartenant au Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed), présente des variétés et des lignées maternelles et nucléaires différentes et identifiées. Cette oliveraie, qui constitue notre matériel d'étude, est organisée en rangées et en colonnes numérotées permettant de retrouver les arbres et la variété précise à laquelle chaque individu appartient (Fig. 1).



Figure 1. Localisation géographique de l'île de Porquerolles et de la collection de variétés d'oliviers du Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles.

## 2- Travail de terrain

L'échantillonnage des feuilles d'olivier et la mesure de plusieurs traits fonctionnels ont été réalisés du 26 au 28 janvier 2022 au sein de la collection d'oliviers de Porquerolles. Plusieurs groupes d'opérateurs ont été formés, chacun ayant des variétés différentes à traiter. Notre groupe de travail s'est attaché à l'étude de trois variétés d'olivier de lignée maternelle Est et de groupe nucléaire Centre à savoir les var. Arbequina et Grappola, représentées par trois arbres chacune, et la var. Reyne comportant seulement deux arbres au sein de l'olivieraie. Ces huit arbres ont un emplacement indiqué par des coordonnées qui leurs sont propres dans le verger. Afin de procéder à la récolte des échantillons, il a été nécessaire de s'assurer de travailler sur les

branches les plus ensoleillées suivant une orientation Sud/Sud-Ouest. L'échantillonnage devant être standardisé, les feuilles dépourvues de traces de prédation et situées relativement loin de l'apex des branches dont la période de croissance est en cours ont été sélectionnées. Une récolte de dix feuilles par arbre a été opérée pour les variétés représentées par trois arbres. Pour les variétés représentées par deux arbres, quinze feuilles ont été échantillonnées par arbre. Les feuilles sont ainsi numérotées de 1 à 10-15 pour chaque arbre et ont été conservées dans des sachets hermétiques. L'ensemble des cinq groupes de travail ont réalisé ce protocole sur les arbres des variétés d'une lignée maternelle/pool nucléaire et possèdent un total de 90 feuilles à analyser chacun (Table 1).

Table 1. Variétés concernées par notre étude, associées à leur pays principal de culture, leur lignée maternelle et leur pool nucléaire (d'après Bakkali et al., 2013 ; Besnard et al., 2013 ; Khadari et al., 2019).

Groupe de travail	Lignée maternelle	Pool nucléaire	Nom de la variété	Pays principal de culture
1	Est	Est	Meski	Tunisie
			Blanche de Payzac	France
			Tanche	France
2	Est	Centre	Arbequina	Espagne
			Grappola	Italie
			Reyne (=Reymet)	France
3	Est	Ouest	Barouni	Tunisie
			Manzanilla	Espagne
			Menara	Maroc
4	Est	Mosaïque	Chemlali	Tunisie
			Koroneiki	Grèce
			Verdale de l'Heraut	France
5	Ouest	Mosaïque	Ecijano	Espagne
			Olivière	France
			Picholine	France

### 3- Travail de laboratoire

Toutes les feuilles prélevées ont fait l'objet de mesures en laboratoire. Elles ont été individuellement pesées afin d'évaluer les matières sèche et fraîche, en g, à l'aide de balance "Precisa XB 160M". Ensuite, à l'aide du scanner "Epson Perfection V370 Photo" et d'une feuille de papier millimétrée en guise d'échelle, elles ont été scannées et informatisées. Ces enregistrements ont été traités à l'aide du logiciel "ImageJ" dans le but d'obtenir des données relatives à différents traits de chaque feuille, à savoir : la longueur, la largeur, la surface et le périmètre. Les angles alpha et bêta, respectivement positionnés à l'apex et au niveau du pétiole ont été mesurés en degrés par la formule suivante :

$$4\pi \times (\text{surface/périmètre})^2$$

Afin de pouvoir évaluer l'erreur de mesure des scanners, un seul et même opérateur a scanné l'ensemble des feuilles de son groupe. Une répétition des scans a été réalisée sur les 30 feuilles de la var. Reyne par ce même opérateur et par un autre opérateur du même groupe afin de comparer les erreurs et de

s'assurer de la répétabilité de cette technique. Enfin, l'ensemble des échantillons a été placé durant deux semaines dans une étuve à 45°C afin de pouvoir par la suite peser nos prélèvements et en déterminer la masse sèche. Les mesures de masse sèche et de masse fraîche n'ont pas été répétées par l'opérateur principal et l'opérateur secondaire. L'analyse sur ImageJ a été également répétée par l'opérateur principal et l'opérateur secondaire afin d'acquérir les données nécessaires aux vérifications intra-opérateur et inter-opérateur.

### 4- Traitement des données

L'ensemble des données recueillies sont communiquées entre tous les groupes de travail et sont intégrées sur un tableur Excel. Les analyses statistiques sont réalisées à l'aide du logiciel xlstat.

Une première Analyse en Composantes Principales (ACP) a été effectuée à l'aide des données récoltées par notre groupe de travail à partir des différentes mesures effectuées. Cette ACP a pour but de tester si les var. Arbequina, Grappola et Reyne se différencient, et ce malgré leur appartenance à

un même profil génétique (lignée maternelle Est - groupe nucléaire Centre).

Une seconde ACP a été réalisée dans le but de tester la variance intra-opérateur et inter-opérateur, avec pour objectif d'inférer sur la répétabilité des mesures au scanner. L'analyse n'est opérée que sur les 30 feuilles de la var. Reyne, comme décrit précédemment. Cette analyse se base seulement sur les variables longueur, largeur, surface, périmètre, masse sèche par unité de surface et la mesure des angles puisque les mesures de masse fraîche et masse sèche n'ont pas été répétées. En outre, cette ACP permet de visualiser d'éventuels biais lors de l'acquisition des données.

Enfin une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) est menée sur le jeu de données total, soit sur toutes les feuilles des variétés concernées par l'étude. L'objectif est ici de visualiser de quelle façon les variétés se distinguent entre elles. Afin d'éviter de surcharger l'espace de la représentation graphique, les variétés ne sont représentées que par le barycentre issu des coordonnées graphiques de chaque feuille échantillonnée. La matrice de confusion (comparaison d'attribution des feuilles à une variété *a priori* et *a posteriori*) nous permet d'inférer sur le pourcentage d'attribution *a posteriori* des feuilles à un profil génétique tout en disposant du classement *a priori* de la variété à un profil génétique.

## RESULTATS

### 1- Test de discrimination entre variétés

L'ACP 1 de discrimination des trois var. Arbequina, Grappola et Reyne permet de scinder les résultats des différents traits foliaires mesurés en groupes d'individus (Fig. 2). Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 43% et 21% de la variance totale, soit un total de 64% de variance cumulée expliquée uniquement par les deux premiers axes. L'axe 1 est corrélé aux variables longueur, aire, périmètre, masse de

matière fraîche et masse de matière sèche, tandis que l'axe 2 est corrélé aux variables masse sèche par unité de surface et surface foliaire spécifique. Ainsi les variables largeur, teneur en matière sèche et la mesure des angles ne semblent pas discriminantes vis-à-vis de ces variétés. Il est à noter que la var. Reyne semble suivre un gradient sur l'axe 1 et que la var. Arbequina affiche quant à elle un gradient suivant l'axe 2. Nous observons un regroupement de traits au sein de chaque variété, bien que toutes semblent avant tout partager des similitudes avec les autres variétés de ce groupe à la lignée maternelle Est et au pool nucléaire Centre. Ces tendances sont graphiquement et distinctement représentées par des cercles de couleurs : Arbequina en vert, Reyne en rouge et Grappola en jaune.

### 2- Test de répétabilité de nos mesures au scanner

L'ACP 2 permet de tester les erreurs intra et inter-opérateur sur les 30 feuilles de la var. Reyne (Fig. 3). Pour l'arbre Reyne 3-6, les cercles vert et bleu représentent les mesures d'erreurs intra-opérateurs. L'ACP montre un léger décalage du nuage de points. Pour ce même arbre, la répétabilité avec le deuxième opérateur est visible graphiquement par le cercle rouge. Les nuages de points se recoupent davantage pour deux des cercles inter-opérateurs, le rouge et le bleu. Les mesures d'erreur de l'arbre 4-6 intra-opérateur, violet et orange, montrent de nouveau des nuages de points légèrement décalés mais restent cependant superposés. Le cercle jaune, représentant les mesures de l'opérateur 2, permet d'observer une forte similarité de mesure inter-opérateur.

Ainsi, les biais semblent potentiellement faibles et les mesures répétables malgré un léger décalage des nuages concernant l'erreur intra-opérateur sur l'arbre 3-6.

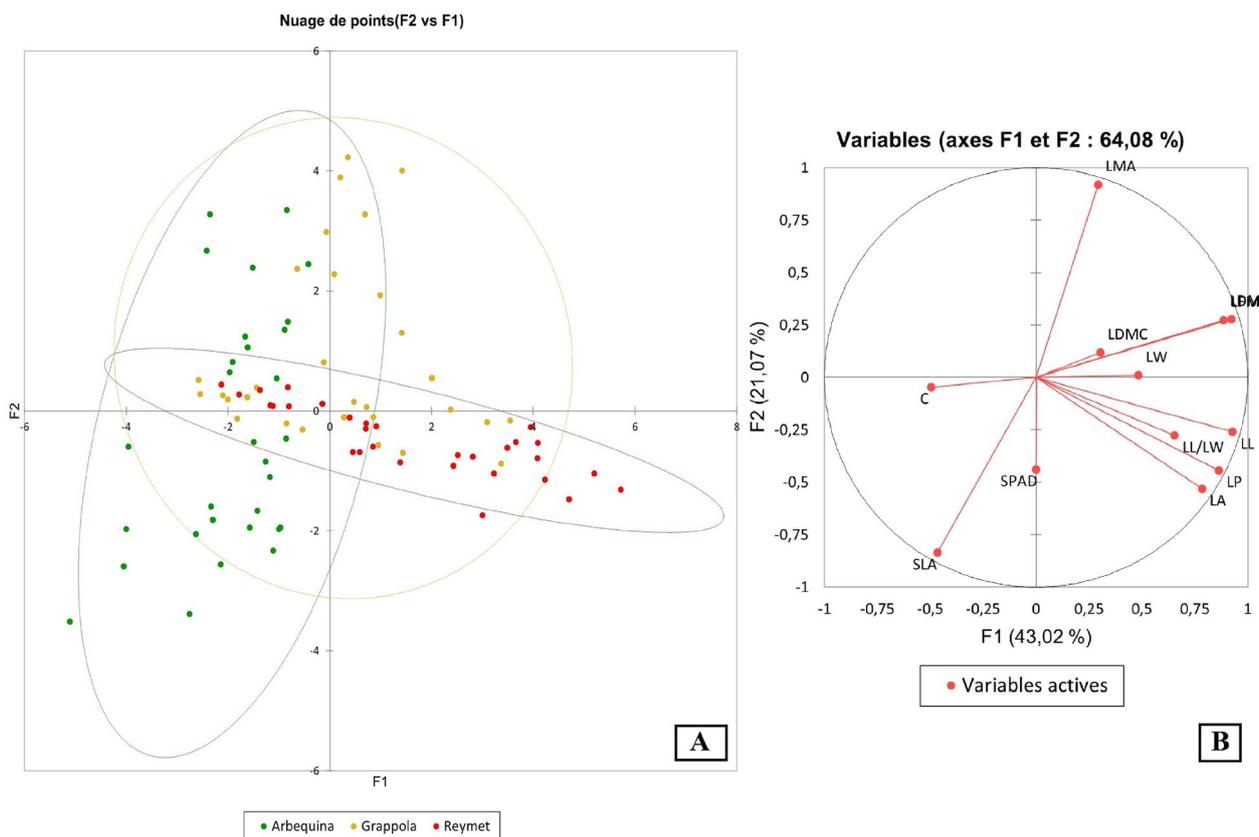


Figure 2. A. ACPI de discrimination des variétés Arbequina (vert), Grappola (jaune) et Reyne (rouge) de lignée maternelle Est et de groupe nucléaire Centre. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 43% et 21% de variabilité (64% de variabilité cumulée). L'axe 1 est corrélé à la longueur (0,93), à l'aire (0,78), au périmètre (0,86), à la masse sèche (0,92) et à la masse fraîche (0,88). L'axe 2 est corrélé négativement à la surface foliaire spécifique (-0,83) et positivement à la masse par unité de surface (0,92). B. Cercle de corrélation de l'ACP 1 présentant les 12 variables et 90 observations.

### 3- Test de discrimination entre toutes les variétés

L'AFD effectuée pour tester la discrimination parmi toutes les variétés du jeu de données complet montre que 3 groupes se distinguent par leur barycentre respectif (Fig. 4). L'axe 1 corrélé à la longueur et à la largeur des feuilles explique 68% de la variance ce qui est non négligeable. L'axe 2 représenté par le périmètre et les angles de la feuille explique 15% de la variance. Les deux axes expliquent donc à eux seuls 83% de la variabilité totale. Un premier groupe concerne les var. Olivière, Picholine et Ecijano. Ces trois variétés sont de lignée maternelle Ouest et de groupe nucléaire

admixé (ou mosaïque). Elles semblent corrélées à l'axe 2, lui-même corrélé positivement au périmètre (LP) et négativement aux angles (C).

Le second groupe est composé cette fois-ci des var. Barouni et Manzanilla, toutes deux de lignée maternelle Est et de groupe nucléaire Ouest. Ces variétés semblent déterminées par l'axe 1, corrélé positivement à la longueur (LL) et la largeur (LW) de la feuille. Le barycentre de la troisième variété correspondant à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Ouest (Menara) n'est pas regroupé avec les autres variétés de ce même pool génétique.

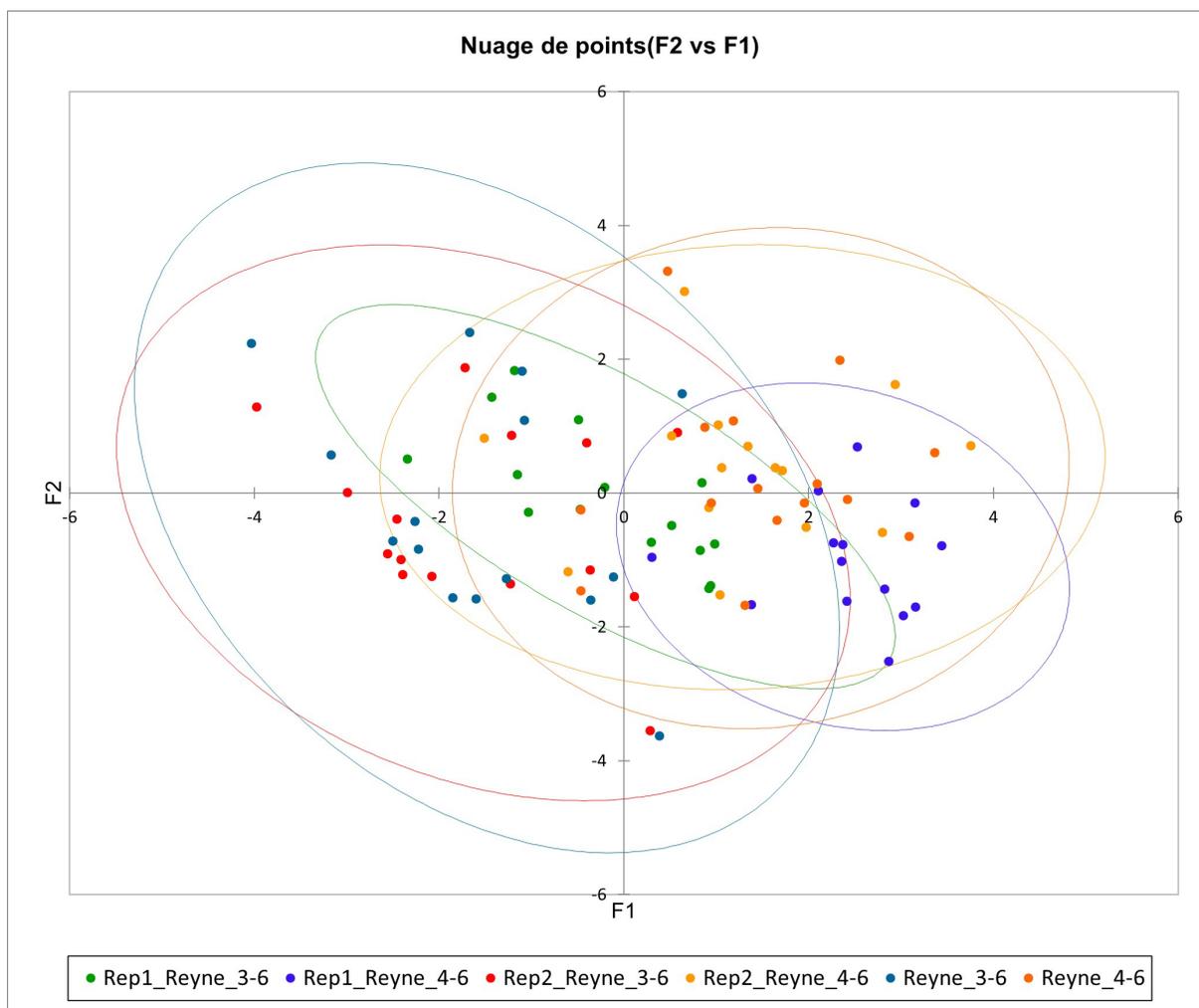


Figure 3. ACP2 de vérification des données des variétés Arbequina, Grappola et Reyne (lignée maternelle Est - groupe nucléaire Centre) sur 6 variables et 30 observations. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 59% et 36% de la variabilité (95% de variabilité cumulée).

Enfin, les barycentres des autres variétés se superposent et ne forment pas de groupes distincts. Ces variétés correspondent à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Est (Meski, Blanche de Payzac, Tanche), à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Centre (Arbequina, Grappola, Reyne), à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire mosaïque (Chemlali, Koroneiki, Verdale de l'Hérault) et enfin à la troisième variété de la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Ouest (Menara).

Cependant, ces résultats sont à nuancer. En effet, si les barycentres des variétés permettent de distinguer des groupes, nous constatons que les nuages de points se

chevauchent, à l'exception des var. Manzanilla et Barouni.

La matrice de corrélation établie depuis l'AFD permet d'attribuer une valeur de corrélation comprise entre -1 et 1 par paire de traits étudiés. Il convient de souligner plusieurs corrélations positives telles que la masse fraîche avec la masse sèche (0,87), la longueur avec la largeur (0,83) et la masse sèche avec la surface foliaire (0,82). Enfin, la matrice de confusion associée à cette AFD reprend les 450 feuilles échantillonnées pour tous les groupes de travail (Table 2, [Dufournet et al., 2023](#)). Parmi elles, 58% sont assignées à la même variété *a priori* et *a posteriori*. La var. Chemlali détient le plus

faible pourcentage d'attribution correcte à la

variété désignée *a priori*.

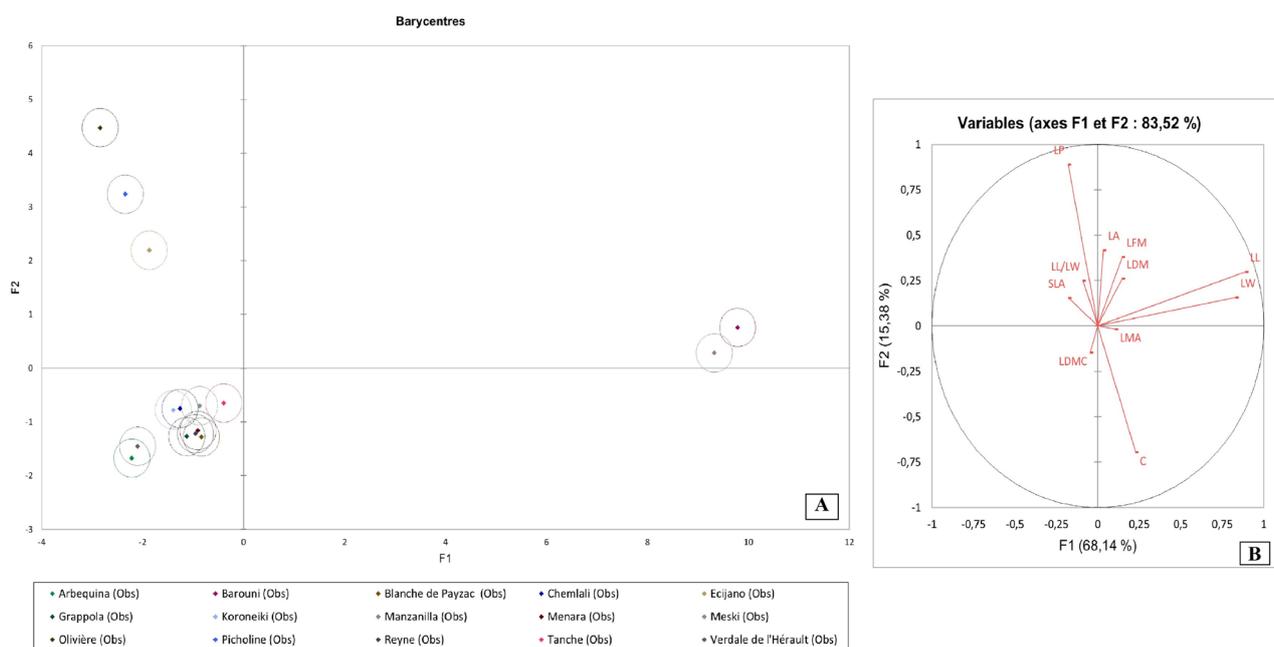


Figure 4. AFD de différenciation de toutes les variétés. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 68% et 15% de variabilité (83% de variabilité cumulée). L'axe 1 est corrélé positivement à la longueur (0,89) et à la largeur des feuilles (0,83). L'axe 2 est corrélé positivement au périmètre de la feuille (0,89) et négativement à la mesure des angles de l'apex et du pétiole de la feuille (-0,69). B. Cercle de corrélation de l'AFD présentant les 11 variables et 450 observations.

Neuf des trente feuilles échantillonnées comme appartenant *a priori* à la var. Chemlali sont placées dans cette même variété *a posteriori*. En revanche, sept autres feuilles de cette même variété sont placées dans la var. Koroneiki *a posteriori*. Les traits foliaires des var. Chemlali et Koroneiki semblent proches. De plus, ces deux variétés font partie de la lignée maternelle Est - groupe nucléaire admixé ou mosaïque. Près de 76% des feuilles de la var. Manzanilla sont attribuées à ce même groupe *a priori* et *a posteriori*, ce qui constitue le pourcentage le plus élevé. Cette variété appartient à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Ouest.

## DISCUSSION

L'étude de différentes variétés d'olivier d'Europe révèle des variations de leurs traits phénotypiques, notamment visibles depuis l'AFD. En raison de conditions environnementales et d'un protocole

d'échantillonnage standardisés, les variations relevées peuvent être imputées aux différences génotypiques entre variétés. Cependant, bien qu'homogènes, certaines conditions ont pu induire des biais. Certains individus de petite taille se trouvaient à l'ombre d'individus de plus grande taille et certains arbres étaient soumis à des contraintes parasitaires relativement importantes ce qui peut altérer leur morphologie foliaire. Nous avons récolté les feuilles les plus éclairées, orientées vers le Sud / Sud-Ouest car elles possèdent une plus grande surface foliaire. Certains individus faisant l'objet d'autres études présentaient des balises à l'aisselle de leurs branches. Ainsi, il a été impossible d'en récolter les feuilles, entraînant l'obligation de changer de branche tout en conservant une orientation proche de celle initialement convenue. Ceci peut constituer un biais d'autant plus que les feuilles fortement éclairées ont des surfaces plus grandes. Pour un même arbre, nous

pouvons avoir des surfaces foliaires différentes selon qu'elles soient exposées au soleil ou situées à l'intérieur de la frondaison (Ben Rouina et al., 2002). Nous pouvons également suggérer que des erreurs de manipulation puissent avoir été commises durant l'étude, impactant de ce fait les résultats issus de l'analyse de notre jeu de données. En effet, la matrice de confusion associée à l'AFD attribue une forte proportion des feuilles de la var. Chemlali à la var. Koroneiki *a posteriori*, toutes deux des variétés à la charge d'un même groupe de travail. Il est à envisager la possibilité qu'une erreur ait été réalisée au moment de la manipulation de ces feuilles, conduisant à l'attribution à une mauvaise variété.

## 1- Variations des traits phénotypiques entre les différentes variétés

Bien que, sur l'ACP 1, nous puissions observer quelques différences phénotypiques intra-groupe génétique liées à des rôles fonctionnels précis, les variétés considérées pour le groupe de la lignée maternelle Est et au pool nucléaire Centre paraissent semblables. La structuration de la variabilité du jeu de données s'explique avec l'axe 1 par les traits longueur, aire, périmètre, masse de matière fraîche et masse de matière sèche qui sont des critères liés à la capture des ressources et la captation de la lumière (Kassout et al., 2019). La variable surface foliaire spécifique associée à l'axe 2 est liée à la capture des ressources, la balance hydrique et au taux de croissance. Ainsi, les résultats de l'ACP 1 ne permettent pas de conclure sur une différence de traits et sur une distinction effective de l'écophysiologie de ces variétés issues d'un même groupe d'après les traits foliaires étudiés.

Dans l'AFD, les traits phénotypiques sont associés aux axes et permettent de discriminer les groupes génétiques définis. Les mesures de la longueur et de la largeur décrivent l'axe 1 et ont pour rôles fonctionnels principaux l'interception de la lumière et la captation des ressources (Kassout et al., 2019). Une forte surface foliaire engendre une plus forte capture de ressources. Il en va de même pour

l'axe 2, expliqué par le périmètre et la mesure des angles foliaires. Il est à noter que les variétés à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Mosaïque sont relativement distinctes des autres groupes. Deux variétés de la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Ouest se distinguent très bien des autres, hormis la var. Menara. A ce titre, nous pouvons supposer qu'une erreur de collecte puisse avoir été faite en échantillonnant les feuilles d'un autre individu ou bien que l'étiquetage des arbres puisse être erroné. Par ailleurs, peu de données traitent de cette question mais il apparaît aussi dans la littérature que les variétés appartenant au groupe nucléaire Ouest se différencient des autres groupes nucléaires, notamment avec une morphologie foliaire plus lancéolée (Garnier et al., 2021). Actuellement la discrimination des variétés se fait essentiellement par la forme de la feuille mesurée par le ratio longueur sur largeur (Moutier et al., 2004) alors que dans notre étude aucun des axes n'est corrélé à ce ratio. Il semble en effet que la longueur et la largeur des feuilles soient de bons descripteurs, tout comme le périmètre des feuilles et les angles de celles-ci. Dans l'ensemble, les lignées maternelles Est aux groupes nucléaires Est, Est/Centre et Est/Mosaïque semblent relativement proches et non dissociables.

Les traits phénotypiques que nous avons étudiés ne permettent ainsi qu'une discrimination restreinte des groupes génétiques identifiés dans tout le bassin méditerranéen. Il serait intéressant d'étudier un plus grand nombre de variétés afin de conforter nos résultats, de mesurer d'autres caractères morphologiques comme l'épaisseur de la feuille et la densité des trichomes ou encore de fixer de façon solide l'appartenance de certaines variétés à un groupe génétique, puisque celles-ci font encore l'objet de débat dans la littérature scientifique (Diez et al., 2015 ; Besnard & Rubio de Casas, 2016).

## 2- Covariations des traits phénotypiques

Au sein de tous nos groupes génétiques, la matrice de corrélation a permis de mettre en

avant la forte corrélation positive entre la masse fraîche et la masse sèche. Nous pouvons ainsi supposer que les feuilles contiennent peu d'eau. En effet, du fait de leur masse importante, les feuilles de l'olivier méditerranéen nécessitent de résister à la gravité en augmentant leur teneur en tissus rigides (Milla & Reich, 2007). Au sein des variétés de lignée maternelle Est et de groupe nucléaire Centre nous trouvons les mêmes covariations de traits. Ces résultats sont cohérents avec d'autres travaux qui démontrent une relation positive entre la masse de matière fraîche et celle de matière sèche (Garnier et al., 2021). Ceci est interprété comme un accroissement plus rapide de la masse de la feuille que de la taille de la feuille en lien avec le fait que l'olivier est une espèce aux feuilles sclérophylles afin de résister à la contrainte gravitaire (Milla & Reich, 2007).

## CONCLUSION

Notre étude a permis de mettre en évidence l'absence de distinction effective entre les variétés (Arbequina, Grappola et Reyne) du groupe de lignée maternelle Est et de groupe nucléaire Centre pour les traits évalués. Également, nous avons démontré qu'il est possible de dissocier les profils génétiques de nos différentes variétés en trois groupes distincts pour les traits étudiés. En revanche, ces résultats impliquent que les traits foliaires mesurés ne permettent pas la distinction complète de certaines variétés et de certains profils génétiques.

De ce fait, concernant les travaux en laboratoire, il pourrait être opportun de mener des tests de répétabilité pour toutes mesures, en l'occurrence ici pour la masse sèche et la masse fraîche, afin de s'assurer de l'absence de biais issus de l'opérateur. Une étude pourrait être réalisée afin de redéfinir les profils génétiques, cytoplasmiques et nucléaires des variétés présentes. Il aurait aussi été intéressant de suivre le protocole de Garnier (2001) de réhydratation des feuilles pour la mesure de masse fraîche et les mesures au scanner afin de limiter les biais liés à la déshydratation des feuilles. En effet,

la surface spécifique foliaire et le taux de matière sèche (le ratio entre la matière sèche et la matière fraîche) dépendent de l'hydratation de la feuille. En outre, Garnier (2001) pense que des mesures de surface spécifique foliaire et de taux de matière sèche à hydratation maximale permettrait de standardiser les mesures, et donc de mieux comparer des espèces entre elles. Enfin pour mieux différencier les variétés et les groupes, il serait intéressant d'étudier d'autres traits foliaires tels que la densité des trichomes et l'épaisseur des feuilles. Nous aurions également pu étudier d'autres caractéristiques comme des critères associés à l'appareil végétatif (la taille végétative, la taille des entre nœuds, le nombre de feuilles par axe, etc.) afin de pouvoir mettre plus en avant d'autres rôles fonctionnels comme le taux de croissance, la compétition ou encore la tolérance aux perturbations.

## REFERENCES

- Bacelar E.A., Correia C.M., Moutinho-Pereira J.M., Gonçalves B.C., Lopes J.I. & Torres Pereira J.M.G. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24 : 233-239.
- Bartolini G., Prevost G., Messeric C. & Carignani C. (2005). Olive germplasm: cultivars and world-wide collections. FAO, Rome.
- Ben-Rouina B., Trigui A. & Boukhris M. (2002). Effect of tree growth and nutrients status of "Chemlali de Sfax" olive trees and their productivity. *Acta Horticulturae*, 586 : 349-352.
- Besnard G. & Rubio de Casas R. (2016). Single vs multiple independent olive domestications: the jury is (still) out. *New Phytologist*, 209 : 466-470.
- Breton C., Tersac M. & Berville 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. *Journal of Biogeography*, 33 : 1916-1928.

- Cantini C., Cimato A., Autino A., Redi A. & Cresti M. (2008). Assessment of the Tuscan olive germplasm by microsatellite markers reveals genetic identities and different discrimination capacity among and within cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 133 : 598-604.
- Diez C.M., Trujillo I., Martinez-Urdiroz N., Barranco D., Rallo L., Marfil P. & Gaut B.S. (2015). Olive domestication and diversification in the Mediterranean Basin. *New Phytologist*, 206 : 436-447.
- Dufournet L., Guignet A. & Lemenu A. (2022). Liens entre traits fonctionnels, climat et origine géographique chez l'olivier. *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 21-38.
- Garnier E., Shipley B., Roumet C. & Laurent G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 15 : 688-695.
- Garnier E., Leca E. & Barkaoui K. (2021). Leaf and pit traits of 35 olive varieties from different genetic groups growing in the French germplasm collection of the Porquerolles Island (Provence, France). *Science Report Port-Cros National Park*, 35 : 235-260.
- Green P.S. (2002). A Revision of *Olea* L. (Oleaceae). *Kew Bulletin*, 57 : 91-140.
- Kaniewski D., Van Campo E., Boiy T., Terral J.-F., Khadari B. & Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidence from the Middle East. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87 : 885-899.
- Kassout J., Terral J.F., Hodgson J.G. & Ater M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE*, 14(7) : e0219908.
- Khadari B. & Bakkali A.E. (2018). Primary Selection and Secondary Diversification: Two Key Processes in the History of Olive Domestication. *International Journal of Agronomy and Agricultural Research*, 2018 : 5607903.
- Khadari B., Bakkali A.E., Essalouh L., Tollon C., Pinatel C. & Besnard G. (2019). Cultivated Olive Diversification at Local and Regional Scales: Evidence From the Genetic Characterization of French Genetic Resources. *Frontiers in Plant Science*, 10 : 902-922.
- Milla R. & Reich P. B. (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1622) : 2109-2115.
- Moutier N., Pinatel C., Martre A., Roger J.P., Khadari B., Burgevin J.F., Ollivier D. & Artaud J. (2004). *Identification et caractérisation des variétés d'oliviers cultivées en France*. Tome 1. Naturalia publications, Turriers, 245p.
- Trujillo I., Ojeda M.A., Urdiroz N.M., Potter D., Barranco D., Rallo L. & Diez C.M. (2014). Identification of the Worldwide Olive Germplasm Bank of Córdoba (Spain) using SSR and morphological markers. *Tree Genetics & Genomes*, 10 : 141-155.
- Quézel P. & Médail F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 576p.
- Rodríguez Sousa A.A., Barandica J.M., Aguilera P.A. & Rescia A.J. (2020). Examining Potential Environmental Consequences of Climate Change and Other Driving Forces on the Sustainability of Spanish Olive Groves under a Socio-Ecological Approach. *Agriculture*, 10 : 509.
- Spennemann D. & Allen L. (2000). Feral olives (*Olea europaea*) as future woody weeds in Australia: A review. *Animal Production Sciences*, 40 : 889-901.
- Zohary D. & Spiegel-Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the old world. *Science*, 187 : 319-327.
- Zohary D. (1995). Olive: *Olea europaea* (Oleaceae). In : J. Smartt & N.W. Simmonds (éds.), *Evolution of crop plants*. Longman, London, pp. 379-382.



# LIENS ENTRE TRAITS FONCTIONNELS, CLIMAT ET ORIGINE GEOGRAPHIQUE CHEZ L'OLIVIER D'EUROPE

Dufournet Laurie <sup>1</sup>, Guignet Agathe <sup>2</sup>, Lemenu Amélie <sup>3</sup>

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*  
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

<sup>1</sup> lauriedufournet@gmail.com, <sup>2</sup> agatheguignet@gmail.com, <sup>3</sup> lemenuo@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard, Pierre Creusot, Nicolas Moureau

*Citation* : Dufournet L., Guignet A. & Lemenu A. (2022). Liens entre traits fonctionnels, climat et origine géographique chez l'olivier d'Europe. *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 21-38.

**Résumé** : L'olivier, espèce emblématique du bassin Méditerranéen, est caractérisé par une grande diversité génétique probablement liée à l'ampleur de sa distribution et son histoire évolutive. Dans cette étude, nous comparons la morphologie foliaire du groupe génétique Est-Ouest à d'autres, du CBNMed de Porquerolles. Pour le groupe Est-Ouest, nous observons des caractéristiques foliaires proches entre les var. Barouni et Manzanilla mais différentes de la var. Menara. Trois morphotypes se différencient Ouest-Mosaïque (petites feuilles peu circulaires), Est-Ouest (grandes feuilles peu circulaires) et le reste des variétés (petites feuilles circulaires), traduisant une potentielle différence d'acclimatation. Les feuilles de grande taille permettraient une forte acquisition de ressources.

**Mots clés** : variation phénotypique, morphométrie, morphologie foliaire, variétés, *Olea europaea* L. subsp. *europaea*

**Abstract**: *Relations between functional traits, climate and geographic origin in European olive tree.* The olive tree, an emblematic species of the Mediterranean basin, has a great genetic diversity depending on its original geographical area and its history. In this study, we compare the leaf morphology of the East-West genetic group to others, from the CBNMed of Porquerolles. For the East-West group, we observe similar leaf characteristics between var. Barouni and Manzanilla but those characteristics are different from var. Menara. Three groups can be distinguished: West-Mosaic (low circularity and small leaves), East-West (low circularity and small leaves) and the rest of the varieties (small circular leaves). translating a potential difference of acclimatization. The large leaves allow a strong acquisition of resources.

**Keywords**: phenotypic variation, morphometrics, leaf morphology, cultivars, *Olea europaea* L. subsp. *europaea*

Depuis l'Holocène, les populations humaines domestiquent des espèces végétales pour les cultiver. Les cultures servent dans un premier temps à l'alimentation de la population puis, plus tard, du bétail. L'arbre le plus emblématique du bassin méditerranéen, du fait de son importance culturelle, économique et écologique est l'olivier

d'Europe (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) (Ellstrand, 2003) : sous sa forme sauvage (var. *sylvestris*) dite "oléastres" (Breton et al., 2020), puis sous sa forme cultivée (var. *europaea*). L'olivier est une ancienne culture que les scientifiques considèrent comme l'un des meilleurs indicateurs biologiques du climat méditerranéen (Khadari et al., 2019). C'est un arbre fruitier cultivé pour différents

usages : son huile, ses fruits, ou encore, son bois. Sa culture, l'oléiculture, a accompagné l'émergence des premières civilisations méditerranéennes, et a débuté au Proche-Orient entre 7400 et 6700 cal. BP (années calendaires *before present*) (Zohary & Spiegel-Roy, 1975 ; Galili et al., 1988 ; Khadari et al., 2019 ; Langgut et al., 2019), mais des études montrent que des sites de domestication à l'Ouest ont également existé (Lanfranchi & Bui Thi Mai, 1995 ; Figueiral & Terral, 2002 ; Langgut et al., 2019). Il existe plus de 1200 variétés cultivées décrites, correspondant à une grande diversité génétique. Celle-ci s'explique par différents traits sélectionnés au cours du temps, par les civilisations ou par la nature (Besnard et al., 2001), dépendant des conditions climatiques de leur zone géographique d'origine (Garnier et al., 2021). Les oliviers ont été sélectionnés en fonction des différentes caractéristiques favorisant la taille du fruit ou la production d'huile. Ainsi, les oliviers cultivés sont distinguables des oliviers sauvages (Terral et al., 2021) ; les individus sauvages possèdent des cernes de croissances étroits contrairement à ceux des individus cultivés qui sont plus larges. La quantité de vaisseaux diffère également en fonction de la domestication ou non de l'individu (Terral et al., 2012). Parmi cette grande diversité, il est distingué 3 groupes nucléaires principaux, dits aussi "pools génétiques", correspondant à 3 lignées maternelles (Breton et al., 2006 ; Diez et al., 2015 ; Khadari & El Bakkali, 2018). Ces lignées semblent se distinguer par leur origine géographique, mais une absence de consensus persiste dans la littérature scientifique. Nous décidons de garder pour notre étude l'hypothèse qu'il existe les groupes : "Est", "Centre" et "Ouest", et un groupe supplémentaire appelé "Admixé" ou "Mosaïque" regroupant les variétés issues d'hybridation entre plusieurs groupes nucléaires (Khadari & El Bakkali, 2018). Nous n'utiliserons ici le terme "Mosaïques" pour définir ces hybrides.

Plusieurs scénarios expliquent la diversité génétique des différentes variétés : originaire de l'Est (Zohary & Spiegel-Roy, 1975), l'olivier a été disséminé par les oiseaux et les

populations humaines vers le Centre puis vers l'Ouest (Herrera et al., 1995 ; Fig. 1). Par la suite, l'olivier cultivé s'est croisé avec des formes sauvages (Besnard et al., 2013). Des études utilisant des marqueurs morphologiques et moléculaires (Gilbert et al., 1999 ; Carlos et al., 2000) ont permis de réaliser une différenciation entre les nombreuses variétés d'oliviers. Pour comprendre l'histoire et le patrimoine génétique des variétés d'oliviers il est important d'étudier leur groupe génétique pour éviter une confusion entre variétés (Ben Ayed, 2021). Il est également intéressant d'étudier la morphométrie des feuilles qui s'avère être un outil efficace pour différencier les variétés (Terral et al., 2004).

Notre étude a pour objectif d'observer les traits phénotypiques de feuilles d'oliviers en fonction de leur origine génétique, nous étudions les variétés du groupe Est-Ouest. Dans ce cadre, nous pouvons nous demander : i) Les variétés d'oliviers étudiées possèdent-elles une gamme de variation des traits phénotypiques foliaires ? ; ii) dans quelle(s) mesure(s) ces traits varient-ils intra-variétés et inter-variétés ? ; et iii) les traits phénotypiques se différencient-ils entre groupes génétiques et donc, en fonction de l'histoire biogéographique et évolutive des variétés ?

Nous émettons plusieurs hypothèses. D'abord, nous supposons que le groupe nucléaire Mosaïque, aura une plus grande variabilité de traits phénotypiques foliaires due à son origine diversifiée. Ensuite, nous pensons que les traits foliaires intra-variétés seront similaires mais que les traits foliaires inter-variétés varieront selon leur groupe d'appartenance. Enfin, nous émettons l'hypothèse que l'histoire biogéographique aura un impact sur les traits phénotypiques puisque les variétés ne sont pas issues des mêmes groupes génétiques. De plus, certaines ressemblances pourraient être visibles concernant les variétés appartenant à au groupe nucléaire Mosaïque (de lignée maternelle Est ou Ouest), car issus d'hybridations.

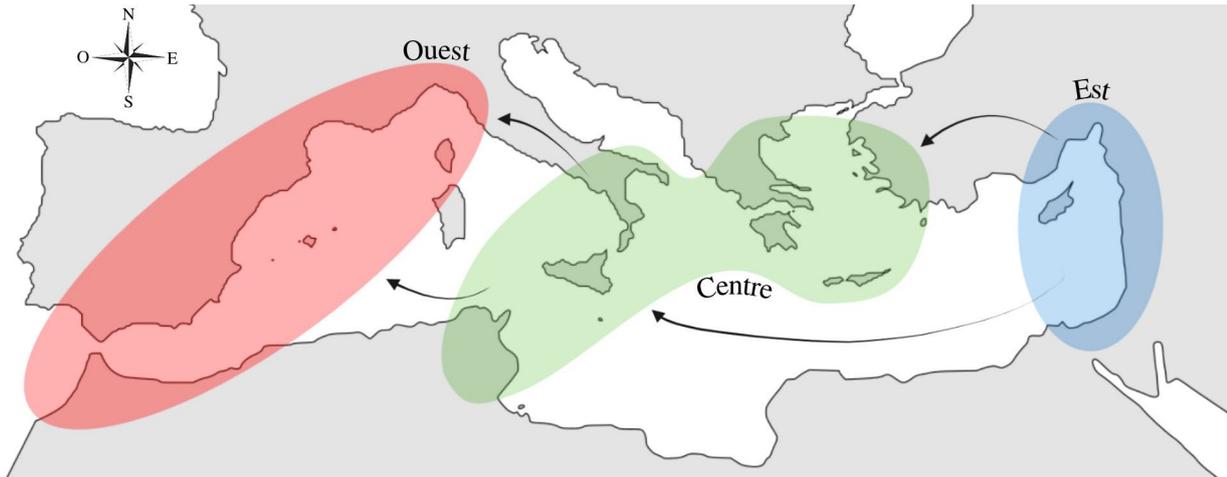


Figure 1. Principales voies de diffusion de l'oléiculture en Méditerranée. "Est", "Centre" et "Ouest" représentent les groupes nucléaires auxquels ils peuvent appartenir. Le groupe "Mosaïque" n'est pas représenté (d'après Terral et al., 2012).

## MATERIELS ET METHODES

### 1- Site et zone d'étude

Les arbres étudiés se situent dans la collection de variétés d'oliviers du Conservatoire

Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed), située sur l'île de Porquerolles (43° 00' 02" N, 6° 13' 38" E), dans le département du Var, en France (Fig. 2).



Figure 2. Localisation de la parcelle de culture des oliviers étudiés, au Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed), Var (83) (source : Géoportail).

C'est un ensemble de variétés d'oliviers originaires de différentes régions et cultivées actuellement sur une même parcelle. Parmi les oliviers de cette oliveraie, nous distinguons plusieurs lignées maternelles et des groupes nucléaires différents. L'étude de terrain a été partagée entre plusieurs groupes (1 à 5), étudiant chacun 3 variétés différentes mais issues d'une même lignée et groupe nucléaire (Fig. 3). Pour notre part, nous avons travaillé sur 3 variétés du profil Est-Ouest, dont 3 arbres ont été échantillonnés. (Fig. 3).

Afin de pouvoir comparer l'ensemble des résultats, chaque groupe réalise les mêmes mesures et études en utilisant des méthodes identiques. La parcelle, sur l'île de Porquerolles, est soumise à un climat méditerranéen : les hivers sont doux (+4°C) et les étés sont chauds (+15°C) (Tassin, 2012). La température moyenne annuelle est de 17,4°C, l'ensoleillement est de 114 h/mois, les précipitations s'élèvent à 584 mm/an (données 1975-2022 de la station météorologique de l'île de Porquerolles, ID : 83069002).

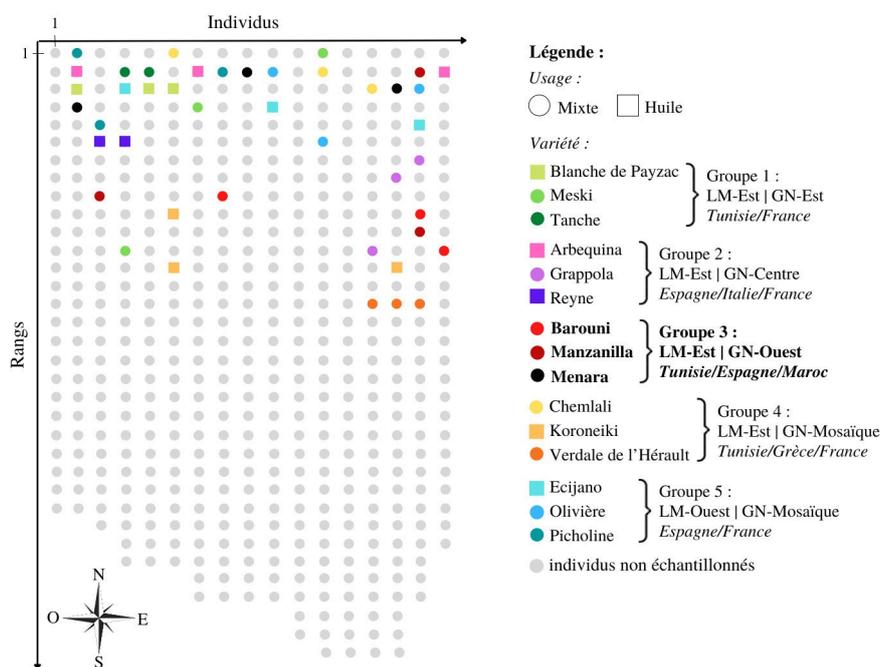


Figure 3. Emplacement des individus distribués par usage, variété, groupe et origine, sur la parcelle de culture du CBNMed. LM : lignée maternelle ; GN : groupe nucléaire ; en italique : les pays cultivateurs principaux (Besnard et al., 2013 ; El Bakkali et al., 2013 ; Khadari et al., 2019) ; en gras, le groupe nous concernant.

## 2- Travail de terrain

Sur chaque individu, seules les feuilles saines, dépourvues de traces de prédateurs ou parasitisme, sur les branches hautes, loin de l'apex des axes, ont été échantillonnées et mesurées. Afin de standardiser la collecte, nous avons récolté les feuilles orientées de Sud à Sud-Ouest, sur les branches les plus ensoleillées. Sur une branche par arbre, 10 feuilles ont été récoltées, soit 30 par variété, donc 90 feuilles par groupe. Une fois

récoltées, les feuilles ont été numérotées et pesées dans le but d'obtenir leur masse de matière fraîche. Elles ont ensuite été scannées face adaxiale sur feuille millimétrée. A l'aide du logiciel *ImageJ*, nous avons mesuré le périmètre (LP), l'aire (LA), la longueur (LL), et la largeur (LW) de chaque feuille. Enfin, les feuilles ont été séchées à l'étuve à une température de 50°C durant 2 semaines puis ont été pesées afin d'obtenir leur masse de matière sèche.

Sachant que tous les arbres échantillonnés sont cultivés dans les mêmes conditions environnementales et que les feuilles sont prélevées de manière à minimiser les variations des conditions expérimentales, les variations observables sont largement attribuables aux différences génotypiques intrinsèques entre ces variétés (Garnier et al., 2021). De plus, un lien entre différentes caractéristiques foliaires et l'exploitation ainsi que la conservation des ressources a été démontré par différentes études (Givnish, 1982 ; Westoby, 1998 ; Wilson et al., 1999 ; Nicotra et al., 2008 ; Nicotra et al., 2011 ; Table 1). Ainsi, les calculs de ratios et caractères (d'après Garnier & Navas, 2013 ; Kassout et al., 2019 ; Garnier et al., 2021) nous permettront de répondre aux différentes hypothèses.

Au préalable, un test de répétabilité, permettant de tester si nos mesures sont répétables, donc statistiquement correctes, a été effectué pour calculer les éventuelles erreurs de mesure ainsi que des analyses statistiques afin de comparer statistiquement nos résultats. Le test de répétabilité a été effectué, au hasard, sur 20 feuilles de 2 variétés différentes parmi le groupe Est-Ouest et dont les mesures ont été répétées 3 fois par des opérateurs différents. Le test a été analysé par la méthode de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) qui nous indique si nos mesures sont répétables et donc correctes (non liées à l'expérimentateur), en fonction de la superposition des nuages de points.

Une ACP a par la suite été réalisée avec l'ensemble des variables mesurées et calculées pour la totalité des feuilles du groupe Est-Ouest. Cette ACP permet de visualiser les variables, en diminuant le nombre de dimensions et en calculant l'inertie, expliquant le plus de variabilités parmi nos données en définissant 2 axes principaux (Dim1 et Dim2).

Enfin, nous avons procédé à une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) sur l'ensemble des groupes, donc toutes les données récoltées lors de l'étude de terrain. L'AFD permet de confirmer ou infirmer l'appartenance originelle de chaque individu à

une variété parmi celles étudiées après avoir calculé à nouveau les centres de gravité pour chaque variété. Un pourcentage de discrimination est ainsi donné entre les variétés grâce aux logiciels XLSTAT et R version 4.1.3, avec les packages "FactoMineR" (Lê et al., 2008) et "factoextra" (Kassambara & Mundt, 2017).

## RESULTATS

### 1- Analyse du groupe génétique Est-Ouest

Concernant le test de répétabilité du groupe Est-Ouest, le résultat montre que les erreurs ne sont pas significatives pour une comparaison inter-variété (Annexe 1). En effet, il est attendu que la variabilité entre variétés soit plus importante que la variabilité générée par les mesures, à différentes sessions et par différents opérateurs, de feuilles d'une même variété. Nos résultats sont donc reproductibles.

Les données obtenues d'après les 90 feuilles échantillonnées ont été regroupées sous forme de tableau. Les mesures et calculs supplémentaires sur le sous-échantillon ont été analysés par la méthode de l'Analyse en Composantes Principales (ACP).

Nous avons par la suite procédé à une ACP sur les données concernant les variétés du groupe génétique Est-Ouest (Barouni, Manzanilla et Menara). Le cercle des corrélations (Fig. 4) démontre que les variables masse sèche par unité de surface (LMA) et surface foliaire spécifique (SLA) apportent des informations identiques (corrélation de -1) de même pour les variables masse fraîche (LFM) et masse sèche (LDM) qui ont une corrélation proche de 1. Les duos Longueur/Masse sèche par unité de surface (LL/LMA) et Aire/Périmètre (LA/LP) sont corrélés et tendent à fournir une information semblable.

Table 1. Traits et caractères mesurés ou calculés pour chaque feuille, en lien avec son rôle fonctionnel

Groupement des traits	Caractères / Traits	Abréviation	Unité	Rôle fonctionnel putatif	Références
<b>Taille et forme (feuille entière)</b>	Aire	LA	cm <sup>2</sup>	Capture de ressources, balance hydrique, taux de croissance	<a href="#">Givnish, 1982</a> <a href="#">Nicotra et al., 2011</a>
	Longueur	LL	cm	Interception de lumière, capture des ressources, taux de croissance.	
	Largeur	LW	cm		
	Périmètre	LP	cm	Interception de lumière, thermorégulation	<a href="#">Nicotra et al., 2008</a>
	Longueur/Largeur	LL/LW			
	Circularité	C	$4.\pi.LMA/LP^2$		
<b>Allocation structurelle (feuille entière)</b>	Masse fraîche	LFM	g	Acquisition de ressources	<a href="#">Wilson et al., 1999</a>
	Masse sèche	LDM	g		
	Surface foliaire spécifique (=LA/LDM)	SLA	m <sup>2</sup> .kg <sup>-1</sup>	Capture de ressource, balance hydrique, taux de croissance	
	Masse sèche par unité de surface (=LDM/LA)	LMA	g.m <sup>-2</sup>		
	Teneur en matière sèche (=LDM/LFM)	LDMC	mg.g <sup>-1</sup>	Résistance physique, tolérance de stress, taux de croissance	

L'axe 1 explique 52,5 % de la variance totale. LFM et LDM sont les variables contribuant à cet axe. L'axe 2 représente seulement 16,2 % de la variance totale et traduit des variations de LA, LMA et donc de SLA. Ensemble, ces deux axes expliquent 68,7 % de la variance totale observée.

Nous pouvons observer que les var. Barouni et Manzanilla se superposent en grande partie et sont expliquées par l'axe 1 et 2 de façon réciproque (Fig. 4). Leur ellipse de concentration est très étendue sur les deux axes, ceci s'explique par une grande variabilité des caractéristiques foliaires pour chaque arbre. Les traits masse sèche (LDM) et aire (LA) montrent une variabilité importante, avec une tendance positive telle que : plus l'aire est grande, plus la masse de matière sèche l'est aussi, donc plus la surface est grande plus on obtient une biomasse élevée. Les var. Barouni et Manzanilla semblent

posséder des feuilles très variées concernant l'aire et la masse (fraîche ou sèche) donc la taille et l'épaisseur de la feuille. Hormis la 7<sup>e</sup> feuille de l'individu 9-2 chevauchant l'ellipse de concentration de la var. Manzanilla, la var. Menara paraît isolée et semble être mieux expliquée par l'axe 2. Ceci démontre des caractéristiques foliaires intra-variété plus homogènes. La var. Menara semble être plus variable concernant la balance hydrique et le taux de croissance (LA) à la différence de la masse sèche (LDM), traduisant l'acquisition des ressources, qui semble homogène pour cette variété. Une tendance positive entre LDM et LA est tout de même remarquable. Morphologiquement, les feuilles de la var. Menara semblent être de taille variable, relativement grande et plus fine en comparaison aux 2 autres variétés de ce groupe.

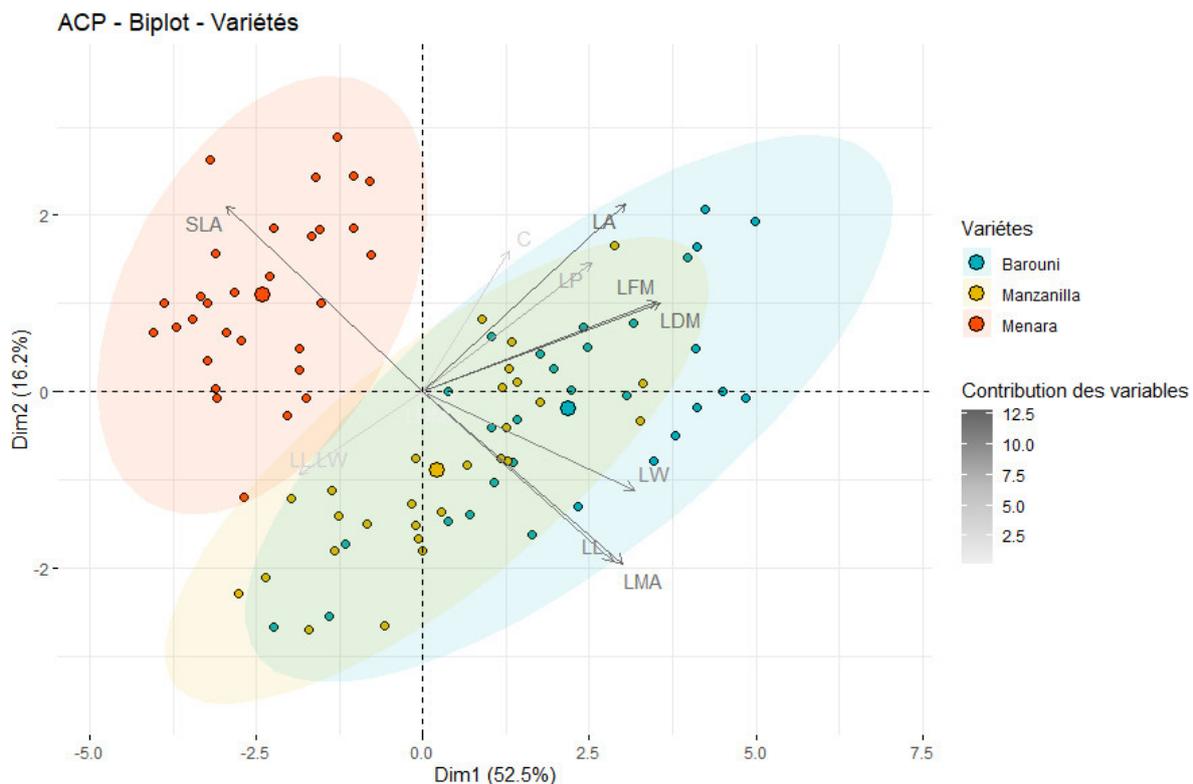


Figure 4. Analyse en Composantes Principales (ACP) des 90 feuilles issues des 3 variétés du groupe génétique Est-Ouest (var. Barouni, Manzanilla et Menara) couplé à un cercle des corrélations des 11 variables en transparence. Les points les plus larges illustrent les barycentres des 3 ellipses de concentration.

## 2- Analyse de l'ensemble des variétés

L'axe 1 de l'Analyse Factorielle Discriminante (AFD) représente 68,1 % de la variance totale et est représenté majoritairement par les variables longueur (LL) et largeur (LW), qui sont bien corrélées entre elles (Fig. 5). Le deuxième axe représente seulement 15,4 % de la variance totale. Il traduit des variations de périmètre (LP) et de circularité (C) (Fig. 5), dont aucune étude n'a encore prouvé le rôle

fonctionnel (Table 1). Les deux axes expliquent 83,5 % de la variance inter-variété. Les variables C et LP sont corrélées négativement avec une valeur approchant -1. Les variétés étudiées se distinguent principalement par la forme de leur feuille plus que par la masse ou l'aire. Les différences notables concernent l'interception de lumière, la capture des ressources et le taux de croissance (Table 1).

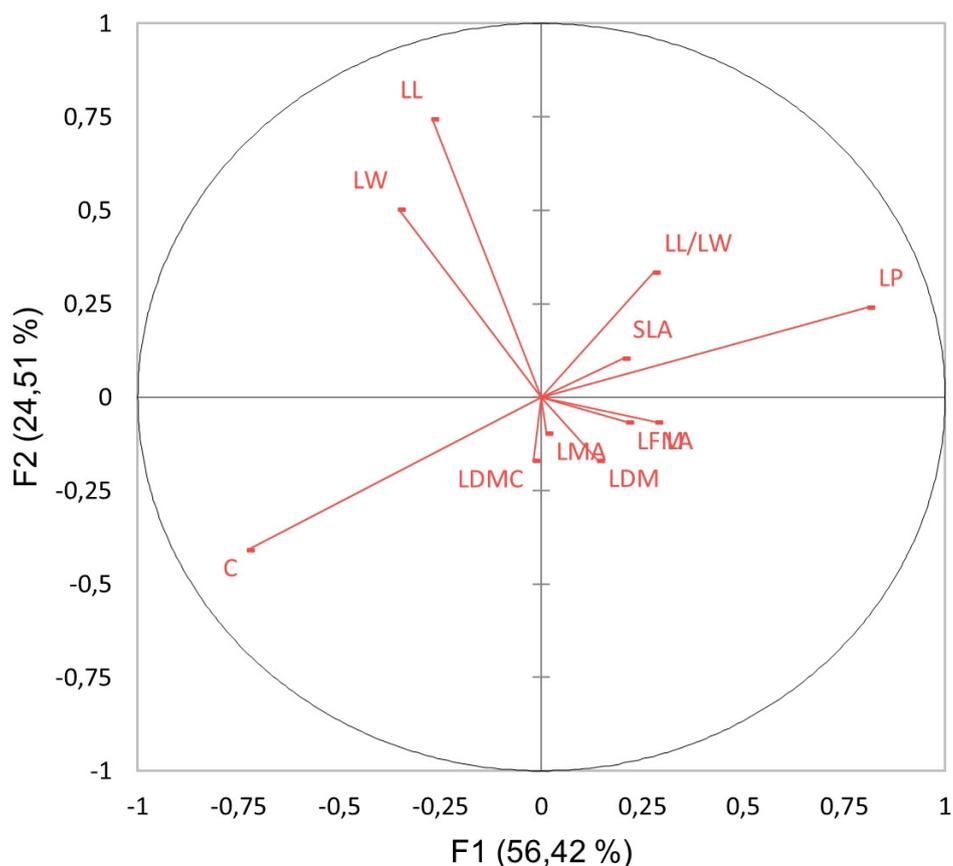


Figure 5. Cercle des corrélations des 11 variables pour les axes 1 et 2 de l'Analyse Factorielle Discriminante (AFD) inter-variétés des 15 variétés. Le nombre d'observations total s'élève à 450. F1 : axe 1 ; F2 : axe 2.

Dans le plan 1-2 de l'AFD (Fig. 6), 3 peuvent être distingués sur la base de la position des barycentres de chacune des variétés : un premier concerne les var. Arbequina, Blanche de Payzac, Chemlali, Grappola, Koroneiki, Menara, Meski, Reyne, Tanche et Verdale de l'Hérault (des groupes Est-Mosaïque, Est-Ouest, Est-Centre et Est-Est). En effet, ces derniers sont très proches et se superposent pour la plupart. Les barycentres ont des

coordonnées négatives sur les axes 1 et 2. Ils sont caractérisés par des valeurs faibles de longueur (LL), largeur (LW), périmètre (LP) et une forte valeur de circularité (C), puisque LP et C sont négativement corrélées. Ces valeurs traduisent des feuilles de petites tailles avec une circularité élevée, donc une capture de ressources, une interception de lumière et un taux de croissance relativement faible (Table 1).

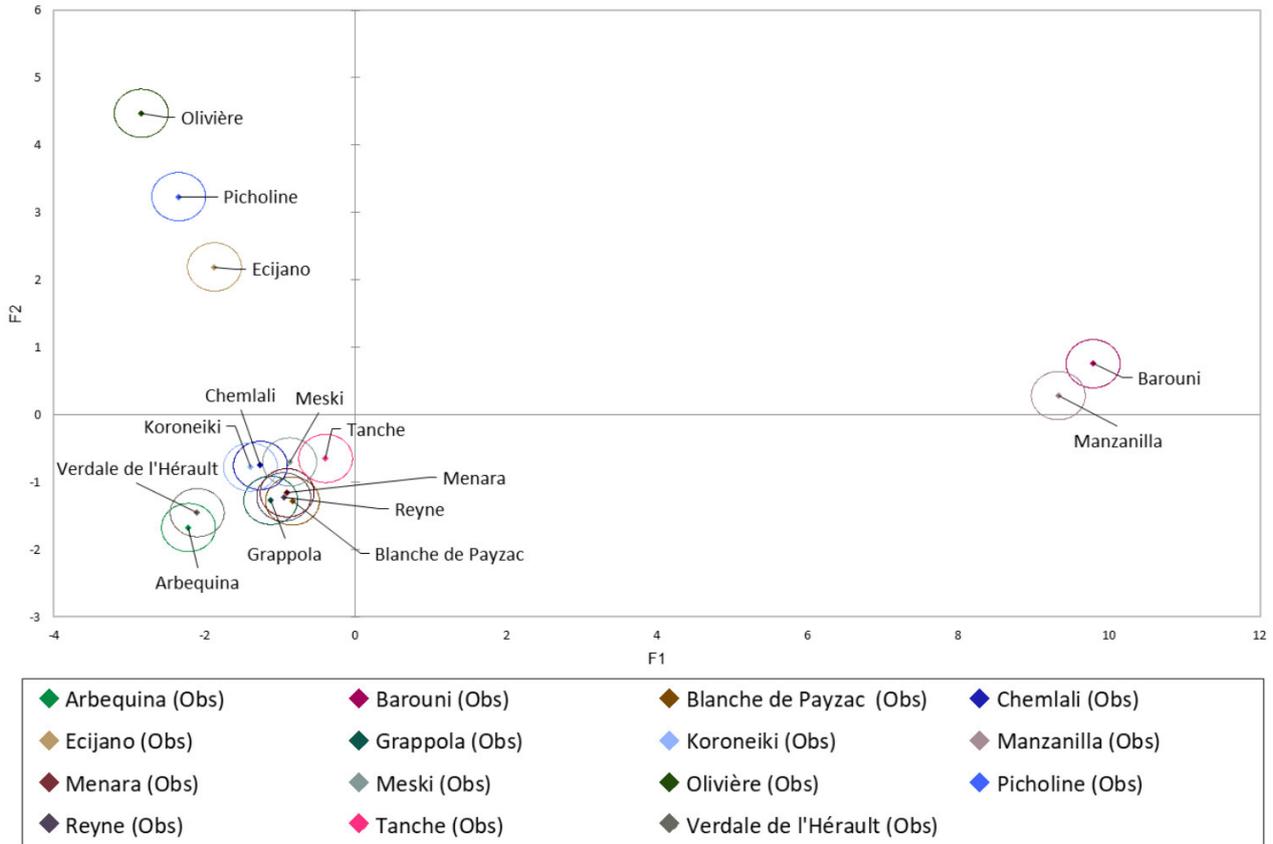


Figure 6. AFD des 15 variétés d'olivier étudiées par les différents groupes en fonction des 11 variables, avec la représentation des barycentres seulement. Le nombre d'observations total s'élève à 450. F1 : axe 1 ; F2 : axe 2.

Les var. Barouni et Manzanilla (groupe Est-Ouest) constituent le second ensemble (Fig. 6). Ces deux variétés se superposent partiellement et sont très éloignées des autres groupes sur l'axe 1 de part des valeurs de LL et/ou LW élevées, traduisant des feuilles de grande taille, ainsi une capture de ressources, une interception de lumière et un taux de croissance élevé (Table 1).

Enfin, le troisième ensemble constitué par les var. Olivière, Picholine et Ecijano (groupe Ouest-Mosaïque) ont des barycentres proches, sans superposition *a contrario* de leur nuage de points, éloignés principalement sur l'axe 2 (Fig. 6). Ces variétés ont leur barycentre positionné à des valeurs hautes de l'axe 1, traduisant phénotypiquement des valeurs fortes de LP et des valeurs faibles de C.

Les différentes variétés d'oliviers correspondent *a priori* à une lignée et un groupe nucléaire selon les données génétiques (Breton et al., 2006 ; Diez et al., 2015 ; Khadari & El Bakkali, 2018). Cependant, les caractéristiques des traits fonctionnels permettent *a posteriori* de les classer dans le groupe génétique correct et dans la bonne variété labellisée *a priori* (Table 2 ; Annexe 2).

Nous pouvons constater qu'aucune des variétés ne possède l'intégralité de ses feuilles bien classées. Cependant, certaines variétés ont un pourcentage supérieur à 70 % de feuilles correctement attribuées postérieurement : Manzanilla, Verdale de l'Hérault, Blanche de Payzac, Olivière et Koroneiki (Table 2).

Table 2. Pourcentages de discrimination de l'AFD inter-variétés des 15 variétés étudiées, sur la base de 450 observations

de \ à	Arbequina	Barouni	Blanche de Payzac	Chemlali	Ecijano	Grappola	Koroneiki	Manzanilla	Menara	Meski	Olivière	Picholine	Reyne	Tanche	Verdale de l'Hérault	Total	% correct
Arbequina	19	0	0	0	0	8	2	0	1	0	0	0	0	0	0	30	63,33%
Barouni	0	19	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	1	0	30	63,33%
Blanche de Payzac	0	0	22	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	30	73,33%
Chemlali	0	0	1	9	2	1	7	0	3	1	0	0	2	2	2	30	30,00%
Ecijano	0	0	0	2	14	0	0	0	1	4	2	5	0	0	2	30	46,67%
Grappola	5	0	0	3	0	12	3	0	1	1	0	0	5	0	0	30	40,00%
Koroneiki	1	0	0	4	0	0	21	0	2	1	0	0	0	0	1	30	70,00%
Manzanilla	0	6	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	0	1	0	30	76,67%
Menara	1	0	0	2	0	3	3	0	16	0	0	0	4	0	1	30	53,33%
Meski	0	0	0	4	1	4	1	0	0	16	0	0	0	4	0	30	53,33%
Olivière	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	22	7	0	0	0	30	73,33%
Picholine	0	0	0	0	5	0	3	0	0	0	9	13	0	0	0	30	43,33%
Reyne	2	0	0	0	0	5	1	0	4	1	0	0	15	1	1	30	50,00%
Tanche	0	0	2	1	0	0	0	0	0	7	0	0	1	19	0	30	63,33%
Verdale de l'Hérault	0	0	0	1	2	0	2	0	1	0	0	0	2	0	22	30	73,33%
Total	28	25	25	29	25	35	43	33	29	31	33	25	29	31	29	450	58,22%

Quatre variétés possèdent un faible pourcentage de feuilles bien classées : Chemlali (30 %), Grappola (40 %), Picholine (43 %) et Ecijano (47 %). Parmi ces variétés, 3 sont issues de groupes nucléaires dits Mosaïques (de lignée maternelle Ouest ou Est) et une seule appartient à la lignée Est de groupe nucléaire Centre : Grappola.

La plupart des feuilles mal classées, hormis le groupe nucléaire Mosaïque, sont classées *a posteriori* dans des variétés issues du même groupe génétique. Par exemple, la var. Barouni possède 19 feuilles bien classées postérieurement, 1 feuille appartiendrait plutôt à la var. Tanche (Est-Est) et 10 sont classées dans la var. Manzanilla, issue de la même lignée maternelle et du même groupe nucléaire : Est-Ouest (Table 2). Une variété se distingue des autres : parmi les feuilles mal classées de la var. Menara, aucune ne se trouve *a posteriori* dans une variété du même groupe (Est-Ouest), ceci est appuyé par la matrice de confusion de l'AFD des groupes nucléaires (Annexe 2).

Chacune des variétés issues du groupe nucléaire Mosaïque (de lignée maternelle Ouest ou Est), possède des feuilles correctement classées *a posteriori* dans le groupe nucléaire mais dans la mauvaise lignée maternelle et certaines feuilles sont classées hors du groupe génétique.

## DISCUSSION

### 1- Comparaison des variétés du groupe Est-Ouest

Les ellipses de concentration des var. Barouni et Manzanilla se superposent en grande partie sur l'ACP (Fig. 4), et sont très étendues sur les axes 1 et 2. Les traits LDM (matière sèche) et LA (aire) montrent une variabilité importante telle que l'acquisition des ressources (LDM) (Wilson et al., 1999), la balance hydrique et le taux de croissance (LA) (Givnish, 1982) sont corrélés, mais hétérogènes, pour les deux variétés (Table 1 ; Fig. 4). D'après Kassout (2019), il est commun d'être confronté à une variabilité intra-individu importante concernant les traits fonctionnels liés à l'utilisation et la

conservation de ressources (ex. SLA, LDMC).

La var. Menara se distingue des deux autres variétés de son groupe Est-Ouest, qui possèdent des caractéristiques foliaires communes. Comme elle est originaire du Maroc, nous nous attendions à des feuilles plus grandes pour compenser une température plus basse (Smith & Nobel, 1977). Nous supposons donc qu'elle s'acclimate moins efficacement que les autres variétés du groupe Est-Ouest, ou qu'une erreur dans l'échantillonnage a été commise.

### 2- Mise en relation de l'ensemble des variétés et des groupes nucléaires correspondants

Sur l'AFD (Fig. 6), 10 variétés groupées (Arbequina, Blanche de Payzac, Chemlali, Grappola, Koroneiki, Menara, Meski, Reyne, Tanche et Verdale de l'Hérault) vers des valeurs négatives des 2 axes peuvent être distinguées. Ce groupement indique une homogénéité probable concernant l'ensemble de leurs caractéristiques foliaires. Ainsi, les axes étant représentés par les traits longueur (LL) et circularité (C), ces variétés sont caractérisées par une interception de lumière, une capture de ressources et un taux de croissance (Table 1 ; Nicotra et al., 2011) significativement plus faibles par leurs valeurs négatives sur l'axe 1 (représenté par LP) que les var. Barouni et Manzanilla. Ces dernières étant issues du groupe génétique Est-Ouest, la superposition minime de leurs barycentres et intervalles sur l'AFD (Fig. 6) révèle des caractéristiques foliaires proches, donc une acquisition, une utilisation de ressources et une acclimatation à la saisonnalité semblables (Wilson et al., 1999 ; Nicotra et al., 2011). Ces variétés sont toutefois différentes, bien qu'elles présentent un usage commun, comme l'huile et le fruit, et ont parfois la même origine, comme les var. Meski et Barouni qui sont originaires de Tunisie. Les variétés du groupe génétique Est-Ouest semblent posséder des feuilles de grande taille, leur permettant une forte acquisition de ressources, dont en particulier la lumière.

Les var. Olivière, Picholine et Ecijano, appartenant au groupe nucléaire Ouest-Mosaïque, se discriminent par des valeurs relativement élevées de LP et faibles de C, LL et LW (Fig. 6). Ces variétés possèdent des caractéristiques phénotypiques comparables, à savoir des feuilles de petite taille, et donc une faible acquisition de ressources (lumière notamment) et un taux de croissance faible (Givnish, 1979 ; Table 1). Nous observons une légère différence chez les var. françaises Olivière et Picholine en comparaison à la var. Ecijano cultivée en Espagne (Andalousie). Puisque que la var. Ecijano provient d'un climat plus chaud, les arbres possédant une surface foliaire plus grande ont été avantagés, ce qui semble indiquer que la var. Ecijano a une grande capacité de modulation de son phénotype. Nous nous attendions à observer des petites feuilles sur l'ensemble des variétés de l'olivieraie, en excluant celles majoritairement cultivées en France. En effet, les var. françaises telles que Blanche de Payzac, Tanche, Reyne, Verdale de l'Hérault, Olivière et Picholine, profitent d'un climat d'origine moins chaud et sec que les autres variétés. Cependant la var. Blanche de Payzac subit un climat plus chaud et sec à l'île de Porquerolles que dans son département d'origine : l'Ardèche.

D'après la Table 2, les feuilles des variétés des groupes Mosaïques sont, comme attendu, classées *a posteriori* parmi divers groupes : Est-Ouest, Est-Est, Est-Centre, Est-Mosaïque et Ouest-Mosaïque (Annexe 2). Ceci s'explique par l'histoire génétique des groupes Mosaïques issus d'hybridations entre plusieurs groupes nucléaires (Khadari & El Bakkali, 2018) : les traces de ces hybridations se retrouvent dans les traits phénotypiques foliaires. Cette étude a démontré que la présence de variétés hautement apparentées indique que la diversification basée sur les croisements entre les oliviers cultivés est un processus clé de la domestication et de la diversification de l'olivier dans le bassin méditerranéen central et occidental. Il est ainsi compréhensible que certaines feuilles d'une variété présentent des caractéristiques semblables à celles de variétés issues d'un même groupe génétique.

### 3- Limites

Nous avons, au cours de notre travail, pu constater des limites à nos expériences avec une possibilité d'erreurs au niveau des résultats. Une des variétés du groupe Est-Est, la var. Meski, était parasitée par des cochenilles, s'attaquant aux feuilles et faisant possiblement varier les traits foliaires par sa prédation, notamment l'aire (LA), la surface foliaire spécifique (SLA) ainsi que la masse fraîche et sèche (LFM et LDM).

De plus, lors de la conservation des feuilles au réfrigérateur, afin de maintenir la matière fraîche avant le scan, une panne de 48 heures a eu lieu. Cette panne pourrait avoir modifié certaines feuilles au niveau morphologique, avec l'apparition d'une couleur noire, un aspect de moisissure, et un recourbement dû au dessèchement. Certaines mesures, pour certains groupes, sont donc erronées avec *ImageJ*.

Au cours de nos recherches, nous avons également la présence d'ombres lors du scan des feuilles. Nous aurions pu pratiquer d'autres techniques pour calculer l'aire en minimisant la présence d'ombre comme, en mesurant la surface foliaire fraîche projetée obtenu par le système d'analyse d'images *Delta-T Devices* (Gratani et al., 2013) ou avec un compteur de surface (AM-100 AreaMeter) (Medrano et al., 2008).

Lors des manipulations, nous avons tenté la réalisation d'empreintes épidermiques afin de calculer la densité des trichomes à l'aide de plusieurs couches de vernis transparent déposées sur la partie inférieure de la feuille. Finalement, cette expérience n'a pas abouti car le vernis ne se décollait pas correctement. Il est donc possible d'avoir un biais au niveau du poids des feuilles lors de la pesée de la matière sèche avec la présence de vernis sur ces dernières. Cependant, ce biais ne concerne pas le groupe Est-Ouest où la masse de la matière fraîche des feuilles ne varie pas en présence de vernis.

Pour finir, nous savons que toutes les feuilles de la var. Menara sont *a posteriori* mal classées. Nous pouvons émettre plusieurs hypothèses : des erreurs de mesures, qui nous

semblent peu envisageables avec un taux d'erreur aussi élevé ; une erreur de collecte, qui semble également peu probable car cela signifierait qu'une erreur a été faite sur les 3 arbres ; un mauvais étiquetage sur le plan et dans le champ de la var. Menara, ce qui est envisageable car rapporté auparavant (J.-F. Terral, [comme pers.](#)) ; ou finalement, le fait que cette variété s'acclimate très mal à l'île de Porquerolles lui provoquant un stress et donc un mauvais développement des feuilles donnant une réponse phénotypique anormale. Cette dernière hypothèse pourrait être vérifiée en réitérant les mesures et ratios sur des arbres de la var. Menara dans le pays principal de culture (Maroc), et en les comparant aux données de notre étude.

Il est intéressant de noter qu'il existe une continuité entre les stratégies fonctionnelles à l'échelle globale sur les traits foliaires chez une espèce, nommée "*World-wide Leaf Economics Spectrum*" (LES) (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004 ; Reich, 2014). Des valeurs élevées de SLA (surface spécifique foliaire) et de concentration en nitrogène foliaire chez les plantes à croissance rapide mènent à une activité respiratoire et une photosynthèse importante. Cependant, chez les plantes à croissance lente, le rapport du carbone sur azote (C/N) foliaire et le LDMC (teneur en matière sèche) ont des valeurs élevées, ce qui représente des caractéristiques opposées aux plantes à croissance rapide (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004). Il serait intéressant de comparer le LES de l'espèce *Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *europaea* à nos données afin de différencier les métabolismes des variétés en fonction de l'origine génétique et géographique.

## CONCLUSION

Les variétés étudiées semblent posséder une gamme plus ou moins restreinte de variation des traits phénotypiques foliaires, illustrée par les nuages de points relativement regroupés et non éparvés ([Fig. 6](#)). Ces traits semblent varier davantage entre groupes génétiques qu'au sein d'une même variété, malgré une gamme large de variations chez une variété en

particulier, la var. Ecijano. Nos résultats confirment l'hypothèse selon laquelle le groupe nucléaire Mosaïque possède une grande variabilité phénotypique foliaire, appuyé par la matrice de confusion de l'AFD (Annexe 2). L'histoire biogéographique, allant du pays d'origine à la migration des graines par les oiseaux et/ou les populations humaines, jusqu'à l'hybridation des variétés, semble expliquer en partie les différentes gammes des variations des traits, notamment les groupes Est-Ouest (hormis la var. Menara) et Ouest-Mosaïque.

Cependant, la variabilité mesurée des traits foliaires peut résulter de deux processus : la diversité génétique et/ou la plasticité phénotypique (Geber & Griffen, 2003 ; Albert et al., 2010 ; Niinments, 2015), ce qui ne nous permet pas de confirmer que la variabilité mesurée est une réponse à une acclimatation à l'île de Porquerolles.

De plus, des approches alternatives peuvent être réalisées en mesurant des traits mécanistiques ou écophysiologicals (Brodrigg, 2017) pouvant amener une compréhension sur la performance des plantes face à l'impact du climat (Brodrigg, 2017 ; Larter et al., 2017). Nous pourrions prendre pour exemple, grâce à Gates (1975) et Michaletz et al. (2015), l'idée d'une réponse thermique foliaire face aux flux énergétiques de surface venant d'une tolérance à la sécheresse. Cependant, cette dernière aurait un impact sur le processus d'assimilation du carbone ainsi que sur la densité stomatique, la teneur en matière sèche, le poids frais et la morphologie foliaire (Michaletz et al., 2015).

## REFERENCES

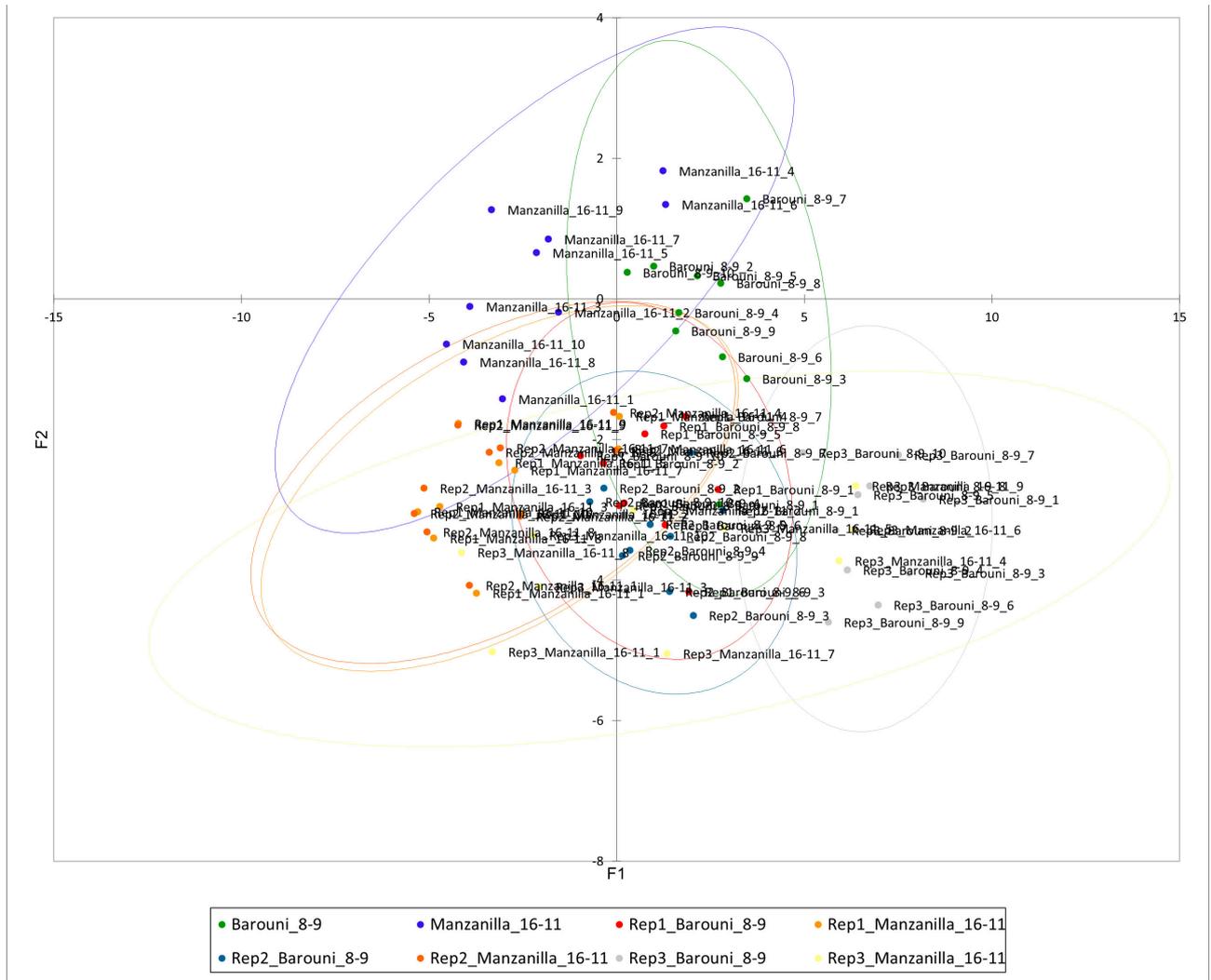
- Albert C., Thuiller W., Yoccoz N., Douzet R., Aubert S. & Lavorel S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-versus interspecific variability. *Functional Ecology*, 24 : 1192-1201.
- Ben Ayed R. (2021). Pertinence des marqueurs microsatellites (SSR) et apport de la bioinformatique en vue de la valorisation de l'huile d'olive. *Science et technologie des aliments*, 4 : 1.

- Besnard G., Baradat P., Chevalier D., Tagmount A. & Bervillé A. (2001). Genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.) revealed by RAPDs and RFLPs in the rRNA genes. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 48 : 165-82.
- Besnard G., Khadari B., Navascués M., Fernández-Mazuecos M., El Bakkali A., Arrigo N., Baali-Chérif D., Brunini-Bronzini de Caraffa V., Santoni S., Vargaset P. & Savolainen V. (2013). L'histoire complexe de l'olivier : de la diversification quaternaire tardive des lignages méditerranéens à la domestication primaire au nord du Levant. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1756) : 20122833.
- 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. *Journal of Biogeography*, 33(11) : 1916-1928.
- Breton C., Medail F., Pinatel C., & Berville A. (2020). De l'olivier à l'oléastre : origine et domestication de l'*Olea europaea* L. dans le Bassin méditerranéen. *Cahiers Agricultures*, 15(4) : 329-336.
- Brodribb T.J. (2017). Progressing from "functional" to mechanistic traits. *New Phytologist*. 215 : 9-11.
- Diaz S., Hodgson J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J.H.C., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime J.P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S.R., Basconcelo S., Castro-Díez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Pérez-Harguindeguy N., Pérez-Rontomé M.C., Shirvany F.A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martínez M., Romo-Díez A., Shaw S., Villar-Salvador P. & Zak M.R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3) : 295-304.
- Diaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C., Wright I.J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C., Prentice I.C., Garnier E., Bönsch G., Westoby M., Poorter H., Reich P.B., Moles A.T., Dickie J., Gillison A.N., Zanne A.E., Chave J., Wright S.J., Sheremet'ev S.N., Jactel H., Baraloto C., Cerabolini B., Pierce S., Shipley B., Kirkup D., Casanoves F., Joswig J.S., Günther A., Falczuk V., Rüger N., Mahecha M.D. & Gorné L.D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529 : 167-171
- Diez C.M., Trujillo I., Martínez-Urdiroz N., Barranco D., Rallo L., Marfil P. & Gaut B.S. (2015). Olive domestication and diversification in the Mediterranean Basin. *New Phytologist*, 206 : 436-447.
- El Bakkali A., Haouane H., Moukhli A., Costes E., Van Damme P. & Khadari B. (2013). Construction of core collections suiTable for association mapping to optimize use of Mediterranean olive (*Olea europaea* L.) genetic resources. *PLoS One*, 8(5) : 1-13.
- Ellstrand NC. (2003). *Dangerous liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives*. Synthesis in Ecology and Evolution. J. Hopkins University Press, Baltimore, London.
- Figueiral I. & Terral J.-F. (2002). Late quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based paleovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 21(4) : 549-558.
- Galili E., Weinstein-Evron M. & Zohary D. (1988). Appearance of olives in submerged Neolithic sites along the Carmel coast. *Journal of the Israel Prehistoric Society*, 22 : 95-97.
- Garnier E. & Navas M.-L. (2013). Diversité fonctionnelle des plantes. In : J.-D. Lebreton (contributeur), *Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. De Boeck, Bruxelles, 353p.
- Garnier E., Leca E. & Barkaoui K. (2021). Leaf and pit traits of 35 olive varieties from different genetic groups growing in the French germplasm collection of the Porquerolles Island (Provence, France). *Scientific Reports of the Port-Cros National*

- Park*, 35: 235-260.
- Gates D.M., (1975). Introduction: Biophysical Ecology. In : D.M. Gates, R.B. Schmerl (eds), *Perspectives of Biophysical Ecology*, Springer Berlin, Heidelberg, 12: 1-28.
- Geber M.A., & Griffen L.R. (2003). Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3) : S21-S42.
- Gilbert J., Lewis R., Wilkinson M. & Caligari P. (1999). Developing an appropriate strategy to assess genetic variability in plant germplasm collections. *Theoretical and Applied Genetics*, 98: 1125-1131.
- Givnish T.J. (1979). On the adaptive significance of leaf form. In : O.T. Solbrig, J. Subodh, G.B. Johnson, P.H. Raven (eds), *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York.
- Givnish T.J. (1982). On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*, 120(3) : 353-381.
- Gratani L., Catoni R. & Varone L. (2013). Morphological, anatomical and physiological leaf traits of *Q. ilex*, *P. latifolia*, *P. lentiscus*, and *M. communis* and their response to Mediterranean climate stress factors. *Botanical Studies*, 54 : 35.
- Herrera C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 26 : 705-727.
- Kassambara A. & Mundt F. (2017). Package 'factoextra'. *Extract and visualize the results of multivariate data analyses*, 76.
- Kassout J., Terral J.-F., Hodgson J.G. & Ater M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE*, 14(7) : e0219908.
- Kassout J. (2019). *Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (Olea europaea L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, 287p.
- Khadari B. & El Bakkali A. (2018). Primary selection and secondary diversification: two key processes in the history of olive domestication. *International Journal of Agronomy*, 18: 1-9.
- Khadari B., El Bakkali A., Essalouh L., Tollon C., Pinatel C. & Besnard G. (2019). Cultivated olive diversification at local and regional scales: evidence from the genetic characterization of french genetic resources. *Frontiers in Plant Science*, 10 : 1593.
- Lanfranchi F. & Bui Thi M. (1995). Oléastre et lentisque, plantes oléagineuses utilisées en Corse au néolithique. *Harvard University Press, Ann Arbor*.
- Langgut D., Cheddadi R., Carrión J.S., Cavanagh M., Colombaroli D., Eastwood W.J., Greenberg R., Litt T., Mercuri A.M., Miebach A., Roberts C.N., Woldring H. & Woodbridge J. (2019). The origin and spread of olive cultivation in the Mediterranean Basin: The fossil pollen evidence. *The Holocene*, 29 : 902-922.
- Larter M., Pfautsch S., Domec J.-C., Trueba S., Nagalingum N., Delzon S. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callistris*. *New Phytologist*, 215 : 97-112.
- Lê S., Josse J. & Husson F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1) : 1-18.
- Medrano H., Flexas J. & Galmés J. (2008). Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms. *Plant and Soil*, 317 : 17-29.
- Michaletz S.T., Weiser M.D., Zhou J., Kaspari M., Helliker B.R., Enquist B.J. (2015). Plant thermoregulation: energetics, trait-environment interactions, and carbon economics. *Trends in Ecology and Evolution* 30 : 714-724.
- Nicotra A.B., Cosgrove M.J., Cowling A., Schlichting C.D. & Jones C.S. (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154(4) : 625-635.

- Nicotra A.B., Leigh A., Boyce C.K., Jones C.S., Niklas K.J., Royer D.L. & Tsukaya H. (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology*, 38 : 535-552.
- Niinemets Ü. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205 : 79-96.
- Reich P.B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102 : 275-301.
- Tassin C. (2012). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale*. IRD Éditions, Marseille, pp. 15-38.
- Terral J.-F., Alonso N., Capdevila R., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marival P., Pérez Jordá G., 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. *Journal of Biogeography*, 31 : 63-77.
- Terral J.-F., Newton C., Durand A., Bouby L. & Ivorra S. (2012). La domestication de l’olivier en Méditerranée nord-occidentale révélée par l’archéobiologie. In : A. Berville & C. Breton (eds.), *Histoire de l’Olivier : l’arbre des temps*. Quae, Versailles, pp.73-87.
- Terral J.-F., Bonhomme V., Pagnoux C., Ivorra S., Newton C., Paradis L., Aster M., Kassout J., Limier B., Bouby L., Cornet F., Barazani O., Dag A. & Galili E. (2021). The shape diversity of olive stones resulting from domestication and diversification unveils traits of the oldest known 6500-years-old Table olives from hishuley carmel site (Israel). *Agronomy* 11(11) : 2187.
- Westoby M. (1998). A Leaf-Height-Seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2) : 213-227.
- Wilson P.J., Thompson K., & Hodgson J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155-162.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavander-Baer J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B..B, Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. & Villar R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428 : 821-827.
- Zohary D. & Spiegel Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the old world. *Science*, 187 : 319-27.

ANNEXE 1. ACP des 3 répétitions de 20 mesures effectuées sur les var. Barouni et Manzanilla du groupe Est-Ouest.



ANNEXE 2. Matrice de confusion *a posteriori* de l'AFD inter-groupes génétiques

de \ à	Est -Centre	Est -Est	Est -Mosaïque	Est -Ouest	Ouest -Mosaïque	Total	% correct
Est-Centre	75	4	11	0	0	90	83,33%
Est-Est	16	64	8	0	2	90	71,11%
Est-Mosaïque	7	9	71	0	3	90	78,89%
Est-Ouest	16	1	14	59	0	90	65,56%
Ouest-Mosaïque	0	4	6	0	80	90	88,89%
Total	114	82	110	59	85	450	77,56%



# EXISTE-T-IL UN LIEN ENTRE TRAITS FONCTIONNELS FOLIAIRES ET PROFIL GENETIQUE CHEZ L'OLIVIER CULTIVE (*OLEA EUROPAEA*, OLEACEAE) ?

Boureux Emma <sup>1</sup>, Filetti Mélodie <sup>2</sup>, Gairin-Calco Arthur <sup>3</sup>

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*  
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

<sup>1</sup> emma.boureux@gmail.com, <sup>2</sup> filetti.melodie@gmail.com, <sup>3</sup> arthur.gairincalvo@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard, Pierre Creusot, Nicolas Moureau

Texte retravaillé par le comité éditorial

*Citation* : Boureux E., Filetti M. & Gairin-Calco A. (2022). Existe-t-il un lien entre traits fonctionnels foliaires et profil génétique chez l'olivier cultivé (*Olea europaea*, Oleaceae) ? *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 41-54.

---

**Résumé** : En raison de la grande diversité de variétés sauvages et domestiques chez l'olivier (*Olea europaea* subsp. *europaea*), nous proposons à travers cette étude d'interpréter le lien entre les traits foliaires et les profils génétiques. L'analyse d'échantillons de feuilles issues de 15 variétés différentes du conservatoire de Porquerolles a permis de mettre en évidence une distinction de la morphologie foliaire entre les groupes de l'Est et de l'Ouest. En s'intéressant plus précisément au groupe Est-mosaïque, la var. Verdale de l'Hérault se différencie des var. Chemlali et Koroneiki par une surface de feuille plus petite, marqueur d'une adaptation à un climat aride.

**Mots-clés** : Morphologie foliaire, variété cultivée, groupe génétique, variété phénotypique, bassin méditerranéen

**Abstract**: *Is there a link between foliar functional features and genetic profile in cultivated olive tree (Olea europaea, Oleaceae)?* Due to the great diversity of wild and domestic varieties of olive tree (*Olea europaea*), we propose in this study to interpret the link between leaf traits and genetic profiles. Analysis of leaf samples from 15 different varieties from the Porquerolles conservatory revealed a distinction in leaf morphology between the eastern and western groups. Focusing more specifically on the East-Mosaic group, the var. Verdale de l'Hérault is differentiated from the var. Chemlali and Koroneiki by a smaller leaf surface, a marker of adaptation to an arid climate.

**Keywords**: Foliar morphology, cultivated variety, genetic group, phenotypic variety, Mediterranean basin

L'étude des processus de domestication et de diversification des cultures apporte des informations majeures pour comprendre l'histoire des civilisations humaines. Son étude est également utile pour la gestion du patrimoine génétique et pour la sélection effectuée dans les cultures modernes.

La formation du bassin méditerranéen au Mio-Pliocène a permis l'installation d'un climat méditerranéen qui inclut des saisons estivales arides (Suc, 1984) et des épisodes de fortes précipitations en saison hivernale. Le climat méditerranéen favorise une végétation de type steppe. L'olivier (*Olea europaea*) est l'un des arbres qui y prospère. Domesticqué il y a environ 6500 ans (Galili et al., 2021 ;

Terral et al., 2021), il s'est largement diversifié depuis par la domestication. Se distinguant par sa grande longévité et sa rusticité, l'olivier est utilisé pour son intérêt économique dans l'utilisation de l'olive, il a marqué l'histoire des civilisations méditerranéennes.

Aujourd'hui, l'olivier européen présente de nombreuses variétés génétiques (Sheidai et al., 2014). Des études moléculaires (Breton et al., 2006) ont montré que l'olivier est fortement diversifié dans la partie occidentale du bassin méditerranéen et l'est moins dans la partie orientale. Besnard et al. (2001) ont révélé, sur la base de données moléculaires, un déplacement dans le sens Est-Ouest lié aux déplacements des populations humaines à partir du foyer initial de domestication à l'Est de la Méditerranée, au niveau du Proche-Orient dans le Croissant Fertile (Zohary & Spiegel Roy, 1975). La diversité des variétés que l'on retrouve aujourd'hui est aussi marquée par une phase de pré-domestication en Espagne, à l'ouest du Bassin méditerranéen (Terral & Arnold-Simard, 1996).

Les oliviers peuvent être caractérisés par un groupe génétique comprenant leur lignée maternelle et leur groupe nucléaire. D'après Besnard et al., (2013), il existe trois lignées maternelles : une à l'Est, une au Centre et la dernière à l'Ouest de la Méditerranée. La différenciation des lignées Est et Ouest est causée par leur éloignement géographique. Pour les groupes nucléaires, ils sont au nombre de 4 : Est, Centre, Ouest et Admixé (ou Mosaique). Ils permettent d'observer la dissémination progressive de l'olivier domestiqué de l'Est vers l'Ouest (Colledge et al., 2004 ; Kaniewski et al., 2012 ; Zohari et al., 2012). Au cours de cette diffusion (Fig. 1), il y a de nombreux échanges génétiques entre les populations sauvages et domestiquées (Wilcox et al., 2012). Ce processus de diversification amène aujourd'hui à des groupes génétiques tels que les groupes Est-Est (lignée maternelle Est - Groupe nucléaire Est), Est-Centre ou encore Est-Ouest. Il existe aussi des groupes Est-Admixé et Ouest-

Admixé issus de croisements entre les groupes nucléaires de l'Ouest, du Centre et de l'Est (Bakkali et al., 2013 ; Khadari et al., 2019).

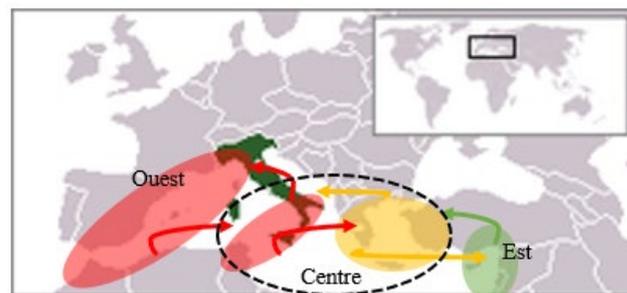


Figure 1. Principales voies de diffusion de l'oléiculture en Méditerranée, datées d'après les sources archéologiques et archéobotaniques (d'après Terral et al., 2012, 2021). "Est", "Centre" et "Ouest" représentent les groupes génétiques (marqueurs nucléaires auxquels ils peuvent appartenir).

Cette étude vise à caractériser les différences phénotypiques entre des variétés d'olivier (*Olea europaea*) d'origines géographiques multiples. Nos résultats permettront d'évaluer si la variation de la morphologie foliaire entre les variétés peut expliquer leur appartenance à un groupe génétique.

## MATERIELS ET METHODES

### 1- Site d'étude, échantillonnage du matériel biologique

Le Conservatoire National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMP) dans le sud de la France (Fig. 2) comporte un verger regroupant une grande partie des variétés de l'*Olea europaea*. Ces variétés appartiennent à des lignées issues de la domestication. L'étude se compose de 5 groupes génétiques comportant chacun 3 variétés. Ces groupes sont définis par une lignée maternelle et un groupe nucléaire (Table 1). Cette étude va comparer les variétés d'une même lignée entre elles puis confronter les variétés de chaque groupe pour discuter de leur histoire évolutive au sein des groupes génétiques.

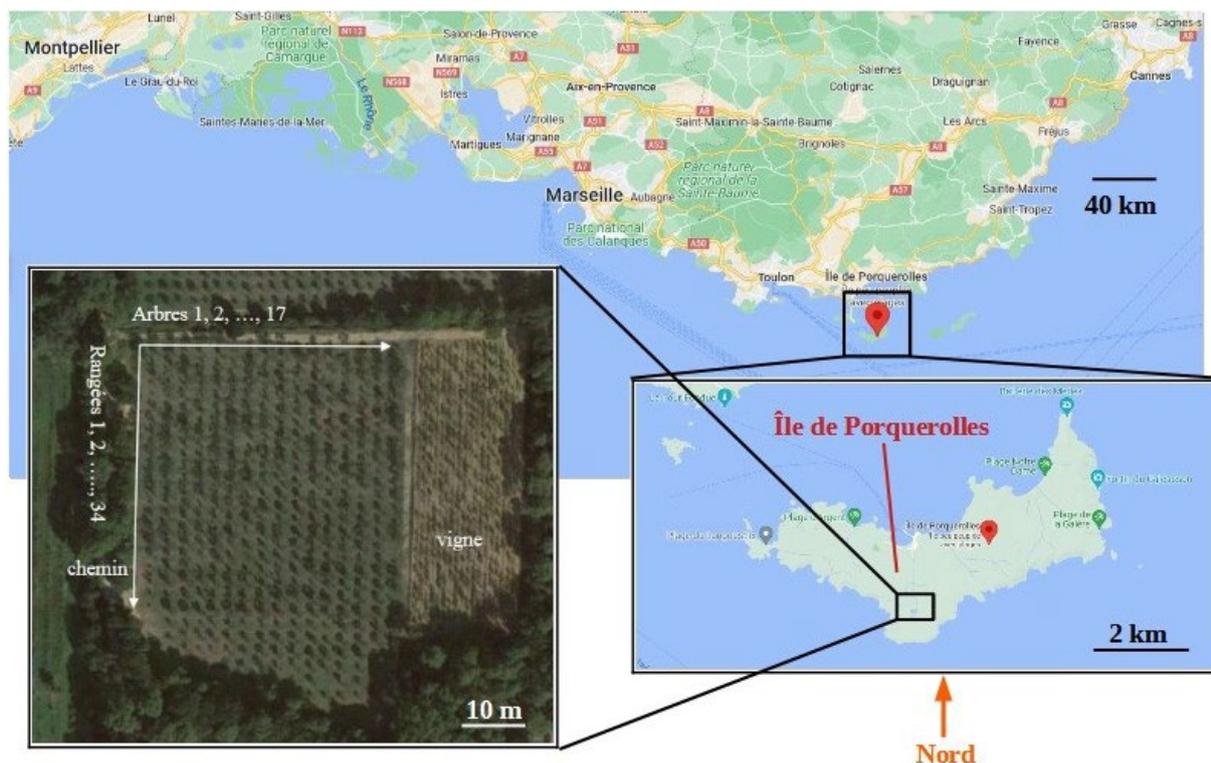


Figure 2. Localisation géographique du verger sur l'île de Porquerolles. La localisation du verger est X6R3+VCP, Hyères, 42,9E 6,2N.

Dans la première partie de ce travail, nous nous intéressons aux trois variétés du groupe génétique Est-Mosaïque c'est-à-dire Chemlali, Koroneiki et Verdale de l'Hérault. Sur le terrain, les échantillons ont été prélevés sur neuf arbres, répartis entre les 3 variétés étudiées (3 arbres par variété). Trente feuilles par variétés ont été collectées sur les unités de croissance de l'année 2021 et toujours sur le flanc Sud/Sud-Ouest de l'arbre pour une exposition au soleil similaire. Les feuilles ont été stockées dans des sachets de conservation au réfrigérateur.

## 2- Présentation des traits foliaires et de leur mesure

Pour chacune des feuilles, nous avons mesuré un ensemble de traits foliaires (Table 2). Deux méthodes différentes ont été utilisées sur *ImageJ* pour déterminer l'aire, le périmètre, la longueur et la largeur des feuilles. Ces mesures ont été faites à partir de scans regroupant 10 feuilles alignées verticalement pour chaque arbre, et réalisés sur fond millimétré pour avoir une échelle sur le logiciel. Ces scans ont été enregistrés au

format PNG et en couleur RVB pour garder une bonne résolution des images.

Dans un premier temps, les scans ont été convertis en noir et blanc, puis les contrastes ont été accentués avec l'outil '*Threshold*' pour détourner les feuilles. Dans un second temps, les mesures d'aire et de périmètre ont été faites par l'outil '*ROI Manager*' qui permet de sélectionner les feuilles par leur contraste et de mesurer en pixel.

La longueur et la largeur des feuilles ont été mesurées à l'aide de l'outil '*Multi-point*'. Quatre points ont été placés sur chaque feuille, toujours dans le même ordre : apex-marge droite-marge gauche-base du pétiole. Les points marge-droite et gauche ont été placés au niveau de la largeur maximale de la feuille. L'outil '*Measure*' donne les coordonnées des points, ce qui nous permet ensuite de calculer sur *Libre Office Calc*, la longueur et la largeur maximales des feuilles avec la formule suivante :

$$\sqrt{((x_B-x_A)^2 + (y_B-y_A)^2)}, \text{ avec } A(x,y) \text{ et } B(x,y),$$

les coordonnées de deux points.

Table 1. Variétés étudiées avec groupe nucléaire et lignée maternelle associés. Position de l'arbre dans le verger et nombre de feuilles récoltées par arbre. Les variétés en rouges correspondent aux 3 variétés du groupe génétique Est-Mosaïque étudié dans cet article. Le nombre de feuilles prélevées est de 10 pour chaque arbre, à l'exception de la var. Tanche, où 15 feuilles ont été prélevées par arbre.

Variété	Lignée maternelle	Groupe nucléaire	Coordonnées de l'arbre dans le verger (n°individu-n°rang)
Meski	Est	Est	7-4 4-12 12-1
Blanche de Payzac	Est	Est	2-3 5-3 6-3
Tanche	Est	Est	4-2 5-2
Arbequina	Est	Centre	7-2 2-7 17-2
Grappola	Est	Centre	14-12 15-8 16-7
Reyne	Est	Centre	3-6 4-6
Barouni	Est	Ouest	8-9 16-10 17-12
Manzanilla	Est	Ouest	16-2 3-9 16-11
Menara	Est	Ouest	2-4 9-2 15-3
Chemlali	Est	Mosaïque	6-1 12-2 14-3
Koroneiki	Est	Mosaïque	6-10 6-13 15-13
Verdale de l'Hérault	Est	Mosaïque	13-15 14-15 16-15
Ecijano	Ouest	Mosaïque	4-3 10-4 16-5
Olivière	Ouest	Mosaïque	10-2 12-6 16-3
Picholine	Ouest	Mosaïque	2-1 3-5 8-2

Table 2. Différents traits foliaires étudiés et mesures réalisées pour chaque trait foliaire

Trait foliaire	Unité	Mesure	Matériel
Masse de matière fraîche	g	LFM	Balance de précision
Longueur	cm	LL	Logiciel ImageJ
Largeur	cm	LW	Logiciel ImageJ
Aire	cm <sup>2</sup>	LA	Logiciel ImageJ
Périmètre	cm	LP	Logiciel ImageJ
Masse de matière sèche	g	LDM	Balance de précision
Circularité	-	C	-
Longueur/Largeur	-	LL/LW	-
Masse sèche par unité de surface (= LDM/LA)	g.m <sup>-2</sup>	LMA	-
Teneur en matière sèche (= LDM/LFM)	mg.g <sup>-1</sup>	LDMC	-
Surface foliaire spécifique (= LA/LDM)	m <sup>2</sup> .kg <sup>-1</sup>	SLA	-

### 3- Analyses statistiques

Les tests de répétabilité permettent de savoir si l'étude est répétable. Pour ce faire, un nuage de points a été réalisé à partir des mesures du périmètre et de l'aire de feuilles, que nous avons faites plusieurs fois. Les mesures du périmètre et de l'aire ont été répétées une fois par le même opérateur sur deux semaines différentes et une fois par un autre opérateur. Les trois séries de mesures ont été comparées afin de vérifier si les points obtenus sont superposés. Si ces tests se révèlent positifs, cela signifie que l'étude est répétable.

La variabilité de morphologie des traits foliaires récoltés pour chaque feuille, au sein de la lignée Est-Mosaïque, a fait l'objet d'une Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette analyse montre la variance intra-groupe d'un jeu de données. Pour ce faire, elle détermine des composantes qui regroupent chacune un certain pourcentage de chaque variable du tableau de données (Duby & Robin, 2006). Ces composantes expliquent chacune un certain pourcentage de la variabilité observée dans ces données (Duby & Robin, 2006). Cette méthode descriptive permet d'étudier les relations entre les trois variétés qui présenteraient des attributs foliaires proches ou comparables.

Une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a été réalisée à partir des données récoltées sur tous les groupes génétiques d'*Olea*

*europaea*. Cette méthode d'analyse descriptive et décisionnelle permet de maximiser la variance inter-groupe par rapport à la variance totale (Ngunza Maniata, 2013). En d'autres termes, l'AFD analyse les différences phénotypiques entre groupes définis *a priori* et la confronte avec l'hypothèse selon laquelle les groupes de variétés ayant un profil génétique distinct peuvent être discriminés sur la base de leurs caractéristiques foliaires. L'AFD fournit donc un pourcentage de discrimination qui correspond au rapport entre le nombre de feuilles appartenant à un groupe défini *a priori* sur le nombre de feuilles affiliées à un groupe *a posteriori*.

## RESULTATS

### 1- Test de répétabilité

Dans un premier temps, nous avons testé la répétabilité de cette étude par le nuage de point des tests de répétabilité (Fig. 3). Les mesures de la var. Verdale de l'Hérault sont comprises dans le cercle orange. Ce cercle est lui-même compris dans le cercle bleu et rouge (répétitions). De même pour la var. Chemlali, les mesures de répétabilités dans les cercles bleu et orange sont adjacentes aux mesures initiales dans le cercle vert. Ceci montre qu'il n'y a pas de grosses variations entre les mesures initiales et les répétitions.

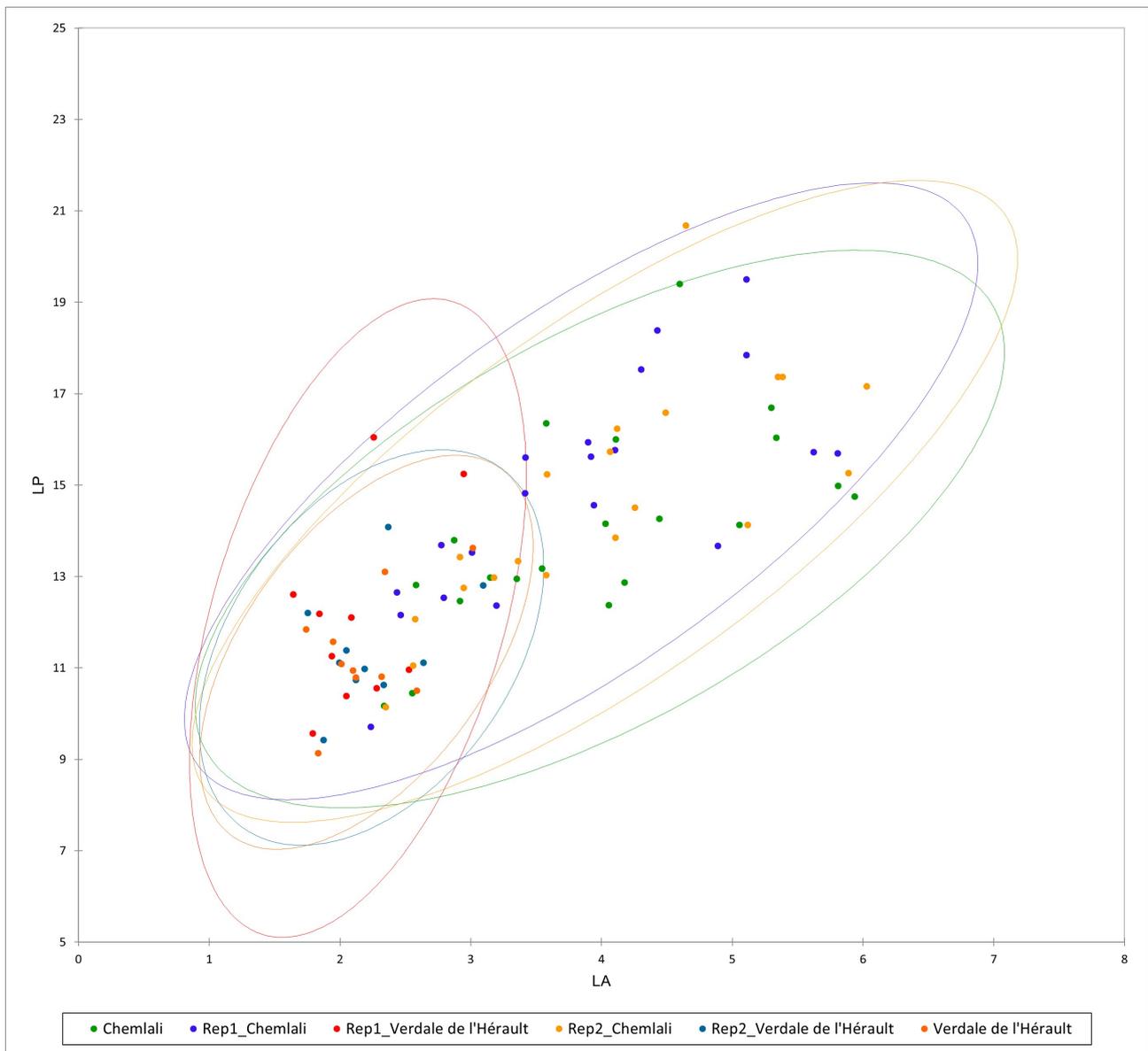


Figure 3. Nuage de point des tests de répétibilités pour le groupe Est-Mosaïque. Chaque point représente une feuille, les couleurs précisent à quel arbre elles appartiennent. Chaque ellipse représente un arbre. L'abscisse désigne la surface (LA) et l'ordonnée le périmètre (LP) des feuilles. Les mesures de répétitions sont Rep2 réalisées par un autre opérateur et Rep1 par le même opérateur 7 jours plus tard.

## 2- Relation entre variétés et traits foliaires

Les résultats du nuage de points (Fig. 3) permettent de définir deux ensembles bien distincts : la var. Verdale de l'Hérault présente des feuilles à surface petite (1-5 cm<sup>2</sup>) et à périmètre moyen (5-17 cm), tandis que la var. Chemlali présente des feuilles à surface grande (jusqu'à 7 cm<sup>2</sup>) et périmètre long (jusqu'à 22 cm).

L'axe 1 de l'ACP qui illustre la variance des traits foliaires entre les 3 variétés étudiées (Fig. 4) explique 46 % de la variabilité du jeu de données, tandis que l'axe 2 en explique 22 %. Il y a donc 68 % de la variabilité qui est expliquée par ces deux axes. Sur le graphique de l'ACP (Fig. 4), les répartitions des var. Chemlali et Koroneiki se superposent presque entièrement. En revanche, la répartition de la var. Verdale de l'Hérault n'est que très légèrement à cheval sur les deux autres.

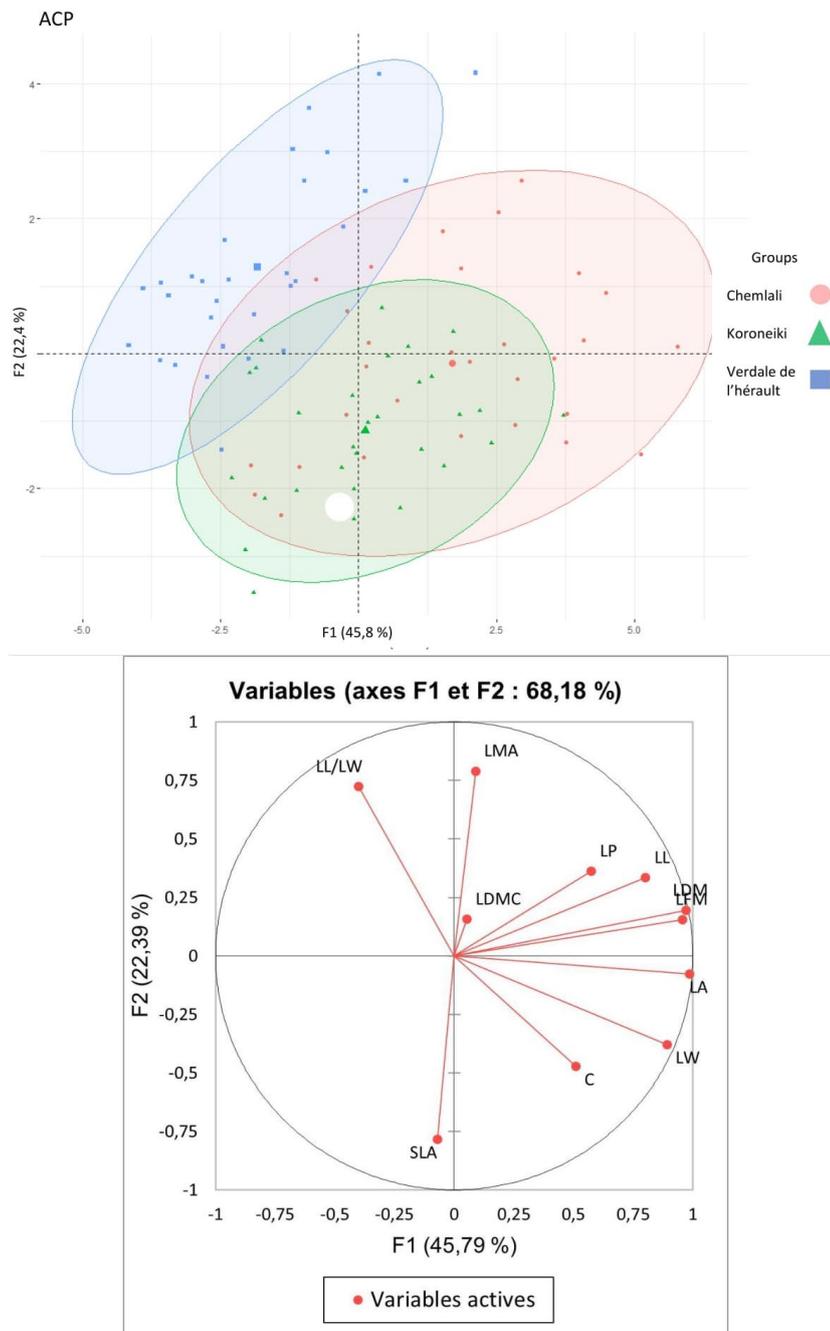


Figure 4. Analyse en composante principale du groupe Est-Mosaïque et cercle de corrélation de cette ACP. Les trois variétés du groupe Est-Mosaïque sont représentées des couleurs (rouge, Chemlali ; vert, Koroneiki ; bleu, Verdale de l'Hérault). Le cercle de corrélation reprend toutes les variables utilisées pour l'ACP et montre leur corrélation entre elles et aux deux axes obtenus (Annexe 1).

Dans le cercle de corrélation, les traits foliaires qui contribuent fortement à l'axe 1 sont : la longueur, l'aire, la largeur, la masse de matière fraîche et sèche. Cela s'observe par leur distance au bord du cercle ainsi qu'à l'axe 1. Toutes ces variables sont corrélées positivement à l'axe 1 (Annexe 1).

Les variables qui contribuent fortement à l'axe 2 sont : la masse sèche par unité de surface et la surface foliaire spécifique qui sont corrélées négativement entre elles mais très corrélées à l'axe 2 (Annexe 1) ; ainsi que la longueur et largeur de la feuille qui sont

corrélée positivement à l'axe 2, mais moins fortement que les deux variables précédentes.

### 3- Mise en commun des différents groupes

Dans la **Figure 5**, les variétés de lignée maternelle Est forment un groupe homogène à l'exception de deux des trois variétés appartenant au groupe nucléaire Ouest (Manzanilla et Barouni) qui forment un deuxième groupe très différencié des autres. Les variétés de lignée maternelle Ouest avec

un génome nucléaire d'origine admixé se différencient du groupe Est principal sur un gradient linéaire (par ordre croissant : Ecijano, Picholine puis Olivière).

La matrice de confusion (Annexe 2) qui mesure l'appartenance des variétés à un profil génétique indique de bonnes classifications "a priori". En effet, une tendance à 70 % des feuilles se retrouvent bien classée "a posteriori".

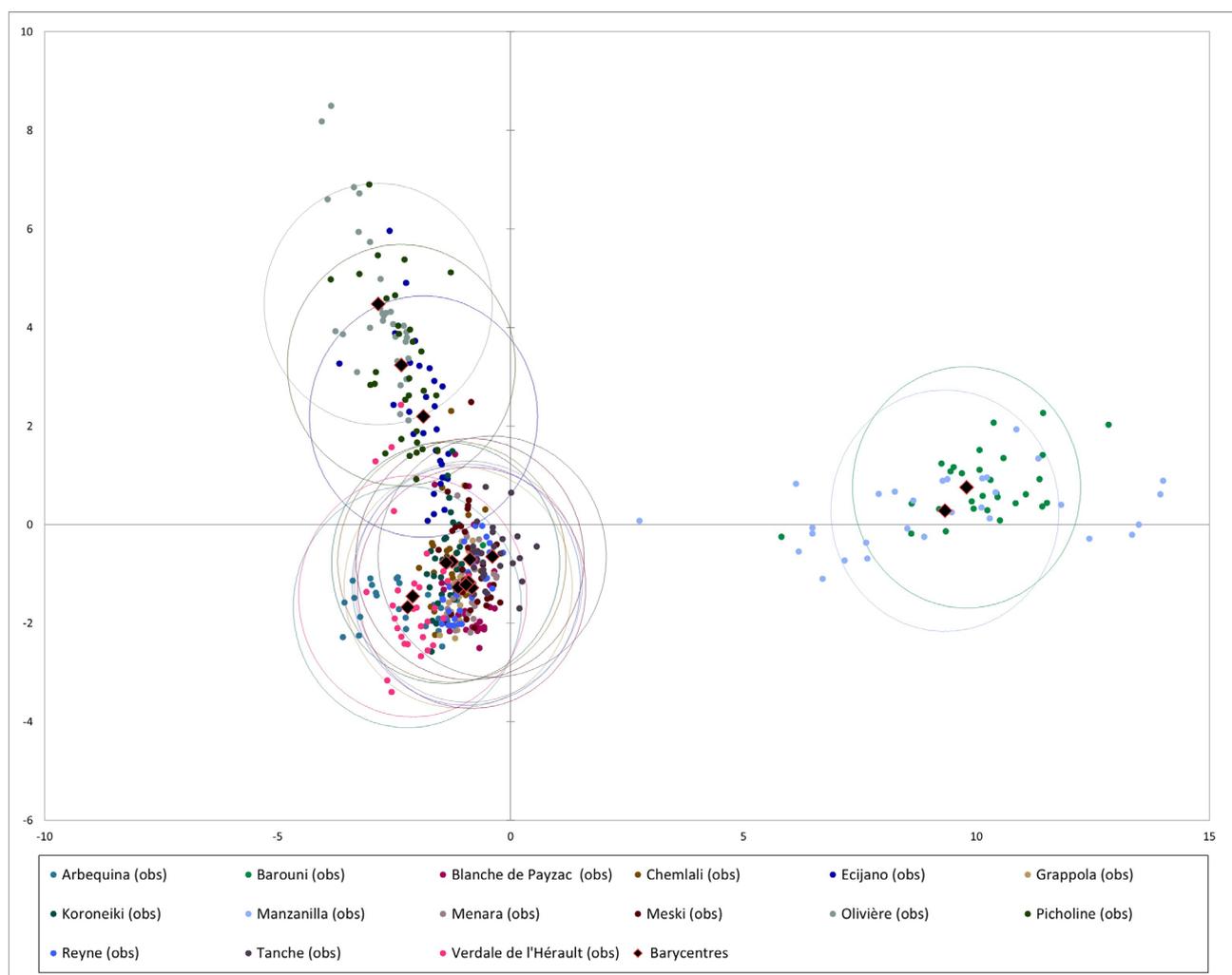


Figure 5. Analyse factorielle discriminante (AFD) du jeu de variable foliaire mesuré sur les feuilles des 15 variétés étudiées. Chaque cercle est défini par la totalité des feuilles d'une unique variété. Les couleurs des cercles sont associées dans la légende à une variété.

## DISCUSSION

### 1- Variation des traits foliaires des variétés de la lignée maternelle Est et du pool nucléaire Admixé

Les deux axes principaux des ACPs se composent de deux jeux de variables, le premier composé des nombreux traits foliaires directement quantifiés (mesures de taille et de masse), et le second des ratios calculés entre ces traits (masse sèche par unité de surface et rapport longueur/largeur). Cette observation s'explique par une corrélation entre la taille et la masse de la feuille (Pickup, 2022). La masse spécifique augmente avec le déploiement des feuilles. Ce déploiement des feuilles va également de pair avec l'augmentation de la surface foliaire (LA). L'augmentation de la surface foliaire s'explique par une stratégie d'investissement dans l'activité photosynthétique (Zotz, 1997 ; Wright et al., 2004).

Dans un second temps, les corrélations négatives entre les variables mesurées (taille et masse) et les ratios de ces traits (masse sèche par unité de surface et rapport longueur/largeur) sont également observées dans l'étude de Pickup (2022). Il s'agit d'une adaptation aux fortes sécheresses. Pour éviter une surchauffe, les espèces favorisent une diminution de la masse sèche par unité de surface (SLA) de leurs feuilles.

Parmi les trois variétés du groupe génétique Est-Admixé, l'ACP montre une différenciation de la var. Verdale de l'Hérault par rapport aux var. Chemlali et Koroneiki. Les critères de surface et de largeur sont largement inférieurs pour la var. Verdale de l'Hérault. Des surfaces foliaires plus petites induisent une capacité photosynthétique et une évapotranspiration moindre (Reyes-Gonzalez et al., 2019). La réduction de la taille foliaire s'avère être une stratégie de la plante quant à la limitation de l'évapotranspiration. Effectivement, une surface foliaire réduite permet de limiter les dépenses énergétiques lors de l'évapotranspiration (Gruber & Rupp, 2018).

Des études montrent que la surface des feuilles diminue selon leur durée journalière d'exposition au soleil (Ackerly et al., 2002). Ainsi la morphologie de la var. Verdale de l'Hérault semble résulter d'une adaptation à un climat plus aride que les var. Chemlali et Koroneiki (Yaoqi et al., 2020 ; Chergui et al., 2017).

### 2- Diversité morphologique foliaire chez l'olivier

L'AFD obtenue avec les données totales montre une distinction phénotypique nette entre les profils génétiques Est et Ouest. Néanmoins, les trois variétés du groupe Ouest admixé (Ecijano, Picholine et Olivière) se distinguent légèrement des groupes Est. Cette distinction d'Est-Ouest peut s'expliquer par la voie de diffusion d'Est en Ouest. Ce constat est d'ailleurs confirmé par les études moléculaires de Breton et al. (2006) qui montre que l'olivier est fortement diversifié dans la partie occidentale du bassin méditerranéen et se répartit de façon moins diversifiée dans la partie orientale. Les distinctions phénotypiques entre les deux profils génétiques montrent des différences inter-groupe. Les variations phénotypiques peuvent être causées par des pressions de sélection dans la culture de l'olive. Il s'agirait d'une convergence évolutive du phénotype par adaptation locale ou par hasard.

L'absence de support statistique pour la matrice de confusion de l'AFD ne permet pas d'interpréter les résultats. Mais le fait que les variétés soient classées à 78 % dans les bons groupes génétiques montre que chaque profil génétique à des traits foliaires propres.

### 3- Limites de l'étude

Le test de répétabilité des données par différents opérateurs permet de confirmer que les manipulations ont été mises en œuvre avec une bonne rigueur. Néanmoins, des possibilités de biais sont envisageables : le type de sol est connu pour impacter fortement la croissance des plantes (Fiebig et al. 2003) et ici, toutes les variétés ont été plantées dans le même sol, n'étant certainement pas optimal

pour le développement de chacune. Bien que les feuilles aient été récoltées sur la face des oliviers exposition Sud-Est ayant profité d'un ensoleillement maximal, le biais du hasard dans l'échantillonnage est toujours possible, par exemple via les différentes variances de morphologie foliaire sur un même rameau entre les différentes variétés. Malgré le fait que les feuilles aient été préservées dans des sachets hermétiques, plusieurs jours se sont écoulés entre leur récolte et la collecte des données morphologiques de dimension. Il est donc possible qu'il y a eu une dessiccation pouvant réduire la taille globale des feuilles et donc augmenter leur masse sèche par unité d'aire, et que les différentes variétés aient subi cet effet avec une intensité différente.

## CONCLUSION

Croisé aux données génétiques de [Breton et al. \(2006\)](#), le travail réalisé au cours de cette étude a révélé plusieurs points. Le phénotype des variétés actuelles d'olivier est fortement déterminé par leur origine génétique maternelle et nucléaire. Les hybridations entre des variétés originaires du foyer de primo-domestication (l'Est du bassin méditerranéen), et des variétés natives de l'Ouest ont ainsi façonné les morphologies uniques des oliviers descendant de ces croisements.

Il serait intéressant de poursuivre cette étude en se penchant sur d'autres traits caractéristiques des oliviers comme les noyaux et les racines. En effet, il a déjà été montré une relation entre ces traits et des adaptations à l'environnement ([Cardoni et al. 2021](#)). Ces traits permettraient aussi de préciser l'histoire évolutive des oliviers de Porquerolles.

## REFERENCES

- Ackerly D., Knight C., Weiss S., Barton K. & Starmer K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130 : 449-457.
- Bakkali A.E., Haouane H., Moukhli A., Costes E., Van Damme P. & Khadari B. (2013). Construction of Core Collections Suitable for Association Mapping to Optimize Use of Mediterranean Olive (*Olea europaea* L.) Genetic Resources. *PLoS ONE*, 8 : e61265.
- Besnard G. & Bervillé A. (2000). Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea* L. ssp. *europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie*, 323 (2) : 173-181.
- Besnard G., Khadari B., Navascués M., Fernandez-Mazuecos M., Bakkali A.E., Arrigo N., Baali-Cherif D., Brunini-Bronzini de Caraffa V., Santoni S., Vargas P. & Savolainen V. (2013). The complex history of the olive tree: From Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proceedings of the Royal Society B*, 280 : 20122833.
- Breton C., Médail F., Pinatel C. & Berville A. (2006). De l'olivier à l'oléastre : origine et domestication de l'*Olea europaea* L. dans le Bassin méditerranéen. *Cahiers Agricultures*, 15 (4) : 329-336.
- Cardoni M., Mercado-Blanco J. & Villar R. (2021). Functional traits of olive varieties and their relationship with the tolerance level towards Verticillium Wilt. *Plants*, 10 (6) : 1079.
- Colledge S., Conolly J. & Shennan S. (2004). Archaeobotanical evidence for the spread of farming in the eastern Mediterranean. *Current Anthropology*, 45 : 35-58.
- Cherguil A., El Hafid L. & Melhaoui M. (2017). Characteristics of Marram Grass (*Ammophila arenaria* L.), plant of the coastal dunes of the Mediterranean eastern Morocco: ecological, morpho-anatomical and physiological aspects. *Journal of Materials and Environmental Sciences*, 8 (10) : 3759-3765.
- Duby C. & Robin S. (2006). *Analyse en composantes principales*. Institut National Agronomique, Paris-Grignon, 53 p.
- Fiebig S., Makus P. & McVean K. (2003). Non-target plant testing: Effects of soil type on rate of emergence and biomass growth.

- Fresenius Environmental Bulletin*, 12 : 665-667.
- Galili E., Langgut D., Terral J.-F., Barazani O., Dag A., Kolska Horwitz L., Oglobin Ramirez I., Rosen B., Weinstein-Evron M., Chaim S., Kremer E., Lev-Yadun S., Boaretto E., Ben-Barak-Zelas Z. & Fishman A. (2021). Early production of table olives at a mid-7<sup>th</sup> millennium BP submerged site off the Carmel coast (Israel). *Scientific Reports*, 11 : 2218.
- Gruber P. & Rupp A. (2018). Investigation of leaf shape and edge design for faster evaporation in biomimetic heat dissipation systems. Proceedings of the International Workshop on Bionic Engineering IWBE2017 “Energy and Bionics”, DTIF Denkendorf, Germany.
- Kaniewski D., Van Campo E., Boiy T., Terral J.-F., Khadari B. & Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidence from the Middle east. *Biological Review*, 87 : 885-899.
- Khadari B., Bakkali A.E., Essalouh L., Tollon C., Pinatel C. & Besnard G. (2019). Cultivated olive diversification at local and regional scales: Evidence from the genetic characterization of French genetic resources. *Frontiers in Plant Science*, 10 : 1593.
- Ngunza Maniata K. (2013). *Pauvreté et microfinance au Congo Kinshasa : une approche par l'analyse factorielle discriminante*. Munich Personal RePEc Archive, 15 p.
- Pickup M., Westoby M. & Basden A. (2005). Coûts de masse sèche du déploiement de la surface foliaire par rapport à la taille des feuilles. *Functional Ecology*, 19 : 88-97.
- Reyes-Gonzalez A., Kjaersgaard J., Trooien T., Reta-Sanchez D.G., Sanchez-Duarte J.I., Preciado-Rangel P. & Fortis-Hernandez M. (2019). Comparison of Leaf Area Index, Surface Temperature, and Actual Evapotranspiration Estimated Using the METRIC Model and In Situ Measurements. *Sensors*, 19 : 1857.
- Sheidai M., Yari R., Farahani F. & Noormohammadi Z. (2014). Evaluation of genetic diversity in cultivated (*O. europaea* L. ssp. *europaea* var. *europaea*) and wild olives (*Olea cuspidata* Wall). *Nucleus-India*, 57 : 215-222.
- Suc J.-P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307 : 429-432.
- Terral J. & Arnold-Simard G. (1996). Beginnings of Olive Cultivation in Eastern Spain in Relation to Holocene Bioclimatic Changes. *Quaternary Research*, 46 : 176-185.
- Terral J.-F., Bonhomme V., Pagnoux C., Ivorra S., Newton C., Paradis L., Ater M., Kassout J., Limier B., Bouby L., Cornet F., Barazani O., Dag A. & Galili E. (2021). The shape diversity of olive stones resulting from domestication and diversification unveils traits of the oldest known 6500-years-old Table olives from Hishuley Carmel site (Israel). *Agronomy*, 2187 : 2073-4395.
- Willcox G., Nesbitt M. & Bittmann F. (2012). From collecting to cultivation: transitions to a production economy in the Near East. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21 : 81-83.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. & Villar R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428 : 821-827.
- Yaoqi L., Dongting Z. & Nawal S. (2020). Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of plant Ecology*, 13 : 87-96.
- Zohary D. & Spiegel-Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science*, 4174 : 319-327.
- Zohary D., Hopf M. & Weiss E. (2012). *Domestication of plants in the Old World: The origin and spread of cultivated plants in Southwest Asia, Europe, and the*

*Mediterranean basin*. Oxford University Press, UK, 264 p.

Zotz G. (1997) Photosynthetic capacity increases with plant size. *Botanica Acta*, 110 : 306-308.

ANNEXE 1. Contribution des variables aux composantes 1 et 2 du cercle de corrélation, en pourcentage

	F1	F2
LL	0,802	0,334
LW	0,892	-0,379
LA	0,985	-0,078
LP	0,575	0,361
LFM	0,958	0,155
LDM	0,972	0,194
LL/LW	-0,401	0,723
LMA	0,090	0,790
LDMC	0,054	0,156
SLA	-0,069	-0,784
C	0,511	-0,473

ANNEXE 2. Matrice de confusion obtenue à partir de l'Analyse Factorielle Discriminante

de \ à	Arbequina	Barouni	Blanche de Payzac	Chemlali	Ecijano	Grappola
Arbequina	19	0	0	0	0	8
Barouni	0	19	0	0	0	0
Blanche de Payzac	0	0	22	3	0	2
Chemlali	0	0	1	9	2	1
Ecijano	0	0	0	2	14	0
Grappola	5	0	0	3	0	12
Koroneiki	1	0	0	4	0	0
Manzanilla	0	6	0	0	0	0
Menara	1	0	0	2	0	3
Meski	0	0	0	4	1	4
Olivière	0	0	0	0	1	0
Picholine	0	0	0	0	5	0
Reyne	2	0	0	0	0	5
Tanche	0	0	2	1	0	0
Verdale de l'Hérault	0	0	0	1	2	0
Total	28	25	25	29	25	35

## ANNEXE 2. Suite

de \ à	Manzanilla	Menara	Meski	Olivière	Picholine	Reyne
Arbequina	0	1	0	0	0	0
Barouni	10	0	0	0	0	0
Blanche de Payzac	0	0	0	0	0	0
Chemlali	0	3	1	0	0	2
Ecijano	0	1	4	2	5	0
Grappola	0	1	1	0	0	5
Koroneiki	0	2	1	0	0	0
Manzanilla	23	0	0	0	0	0
Menara	0	16	0	0	0	4
Meski	0	0	16	0	0	0
Olivière	0	0	0	22	7	0
Picholine	0	0	0	9	13	0
Reyne	0	4	1	0	0	15
Tanche	0	0	7	0	0	1
Verdale de l'Hérault	0	1	0	0	0	2
Total	33	29	31	33	25	29

de \ à	Verdale de l'Hérault	Total	% correct
Arbequina	0	30	63,33%
Barouni	0	30	63,33%
Blanche de Payzac	0	30	73,33%
Chemlali	2	30	30,00%
Ecijano	2	30	46,67%
Grappola	0	30	40,00%
Koroneiki	1	30	70,00%
Manzanilla	0	30	76,67%
Menara	1	30	53,33%
Meski	0	30	53,33%
Olivière	0	30	73,33%
Picholine	0	30	43,33%
Reyne	1	30	50,00%
Tanche	0	30	63,33%
Verdale de l'Hérault	22	30	73,33%
Total	29	450	58,22%



# ÉTUDE DES TRAITS PHÉNOTYPIQUES DE L'OLIVIER CULTIVÉ SUR L'ÎLE DE PORQUEROLLES : RELATION ENTRE TRAITS FOLIAIRES ET ORIGINE GÉNÉTIQUE

Chantreuil Pauline <sup>1</sup>, Morvant Nina <sup>2</sup>, Troisvallets Maud <sup>3</sup>

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)  
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

<sup>1</sup> paulinechantreuil@hotmail.fr, <sup>2</sup> nina.morvant@yahoo.fr, <sup>3</sup> maud.3vallets@hotmail.fr

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard, Pierre Creusot, Nicolas Moureau

Texte retravaillé par le comité éditorial

*Citation* : Chantreuil P., Morvant N. & Troisvallets M. (2022). Etude des traits phénotypiques de l'olivier cultivé sur l'île de Porquerolles : relation entre traits foliaires et origine génétique. *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 55-64.

---

**Résumé** : Une étude de la morphologie foliaire a été réalisée à partir d'oliviers de différentes variétés de la collection variétale du Conservatoire National Méditerranéen de Porquerolles. Les résultats morphométriques semblent montrer que les oliviers de lignées maternelles différentes (Est et Ouest) peuvent être distingués. Toutefois, au sein de la lignée Ouest, on peut noter des différences phénotypiques entre la variété Menara d'une part et les variétés Barouni et Manzanilla d'autre part laissant présager l'existence d'un autre facteur de différenciation. Hormis ce cas particulier, un lien significatif entre lignée maternelle et profil foliaire est mis en évidence. En revanche, les variétés de groupes nucléaires différents ne semblent pas se distinguer sur la base de la morphologie foliaire.

**Mots clés** : *Olea europaea* subsp. *europaea*, morphologie foliaire, lignée maternelle, groupe nucléaire, variété

**Abstract**: *Study of phenotypic traits of the olive tree cultivated on the island of Porquerolles: relationships between leaf morphology and genetic origin.* A study of leaf morphology was carried out on olive trees of different varieties growing in the varietal collection of the Conservatoire National Méditerranéen de Porquerolles. The morphometric results seem to show that olive trees of different maternal lineages (East and West) may be distinguished. However, within the western lineage, phenotypic differences between the Menara variety on the one hand and the Barouni and Manzanilla varieties on the other hand suggest the existence of another differentiating factor. Apart from this particular case, a significant link between the maternal lineage and the leaf profile was found. On the other hand, varieties from different nuclear groups do not seem to be distinguished on the basis of leaf morphology.

**Keywords**: *Olea europaea* subsp. *europaea*, leaf morphology, maternal lineage, nuclear group, cultivar

**L**'olivier méditerranéen (*Olea europaea* subsp. *europaea*) comprend deux variétés botaniques : la var. *sylvestris* correspondant au

type sauvage ; et la var. *europaea* correspondant à la forme cultivée et comprenant plusieurs centaines de variétés cultivées appelées aussi cultivars ([Kassout](#),

2019). Ses fruits de type drupe représentent une source alimentaire importante pour l'avifaune frugivore (Spennemann & Allen, 2000). L'olivier a connu une dispersion naturelle au sein du bassin méditerranéen par les oiseaux, mais aussi une diffusion à travers la domestication (Breton et al., 2006). Cet arbre, considéré comme l'un des premiers cultivés, a connu une évolution intimement liée à celle des civilisations humaines (Kaniewski et al., 2012). Ses fruits, les olives, et son bois sont des produits caractéristiques du bassin méditerranéen (Breton et al., 2006 ; Kaniewski et al., 2012). La région nord du Levant est considérée comme le berceau de l'agriculture et de la domestication des oliviers : la grande majorité des cultivars (variété cultivée) dérivent d'un ancêtre commun sauvage originaire du Proche-Orient (Kaniewski et al., 2012). Trois lignées génétiques ancestrales sont identifiées comme origine de la sélection des cultivars (Besnard et al., 2013). Ces groupes génétiques sont situés au Proche-Orient (groupe Est), dans la région égéenne (groupe Centre), et au niveau du détroit de Gibraltar (groupe Ouest) (Besnard et al., 2013). Les voies de diffusion d'Ouest en Est correspondent majoritairement à celles de l'oléiculture, ce qui explique la répartition méditerranéenne actuelle des variétés cultivées (Breton et al., 2009). Cette évolution de l'olivier cultivé a mené à une forte diversité génétique dans la région méditerranéenne et s'organise autour des trois groupes génétiques "Ouest", "Central" et "Est" (Barkaoui et al., 2021). Le groupe "Admixé" s'est formé, ultérieurement suite à une hybridation entre au moins deux variétés appartenant à des groupes différents (Barkaoui et al., 2021). Les cultivars actuels sont associés à une lignée maternelle qui est l'origine génétique de leur histoire évolutive et à un groupe nucléaire issu de l'ensemble des hybridations ayant eu lieu jusqu'à aujourd'hui avec d'autres variétés (Bakkali et al., 2013 ; Besnard et al., 2013 ; Khadari et al., 2019). L'importante diversité génétique est associée à une forte variation des traits phénotypiques au sein de la sous-espèce (Barkaoui et al. 2021). L'identification des

variétés d'*Olea europaea* subsp. *europaea* a été réalisée en combinant des données moléculaires et morphologiques. Il est toutefois intéressant d'étudier le lien entre l'appartenance à un groupe génétique et le profil phénotypique (Trujillo et al., 2014).

Une problématique se pose alors : existe-t-il des différences de valeurs de traits phénotypiques entre groupes génétiques ? Ces mêmes traits phénotypiques présentent-ils des covariations ? Pour répondre à ces questions, nous étudierons des traits phénotypiques de cultivars de la collection du Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed). Ce site d'étude abrite des variétés ayant des origines méditerranéennes différentes et étant préalablement caractérisées par des marqueurs moléculaires (Khadari & El Bakkali, 2018). L'objectif de cette étude est de caractériser les différentes variétés par des traits foliaires dans le but de les comparer afin de relier ces éléments aux groupes génétiques de ces dernières ainsi que d'étudier les corrélations entre les traits.

## MATERIEL ET METHODES

### 1- Site d'étude

L'étude présentée a été réalisée sur un verger entretenu par le Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles, et situé sur l'île de Porquerolles (42°59'N, 6°12'E) (Fig. 1). Cette île appartenant à l'archipel des îles d'Hyères est située au sud de la France dans la Méditerranée et est associée à l'étage bioclimatique thermoméditerranéen (Terral et al., 2004). Porquerolles a une superficie de 1254 ha, une température et une précipitation moyenne annuelle respectivement de 16.8°C et 615 mm. Elle est la plus grande île, la plus habitée et la plus cultivée de l'archipel (Barkaoui et al., 2021 ; Borréani et al., 1992). Au sein du verger, 578 arbres ont été plantés entre 1980 et 1990, en rangées et en colonnes numérotées dans le but de permettre l'identification de la variété de chaque arbre.

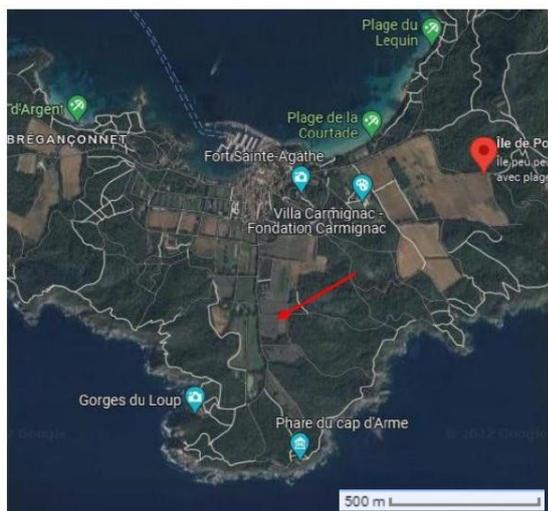


Figure 1. Localisation géographique du verger (flèche rouge) du conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles

## 2- Travail de terrain

Le travail de terrain a été effectué du 26 au 28 janvier 2022. Quinze variétés ont été étudiées sur le verger : Arbequina, Barouni, Blanche de Payzac, Chemlali, Ecijano, Grappola, Koroneiki, Manzanilla, Menara, Meski, Olivière, Picholine, Reyne, Tanche, Verdale de l'Hérault. Ces variétés appartiennent à des lignées maternelles et à des groupes nucléaires différents (Annexe 1). Les arbres de l'étude ont été cultivés sous les mêmes conditions environnementales et les relevés sur le terrain ont été faits de sorte à minimiser les variations de l'environnement local. Pour faciliter la récolte, des groupes de 3 étudiants ont échantillonné 3 variétés d'olivier. Pour chaque variété, 3 arbres ont été étudiés, sauf pour les var. Tanche et Reyne qui ne sont représentées que par 2 spécimens. L'analyse d'une variété s'est faite sur 30 feuilles (10 feuilles par arbre ; 15 pour les var. Tanche et Reyne). Les feuilles ont été récoltées dans la partie supérieure (houppier). Les branches exposées Sud / Sud-Ouest sont choisies préférentiellement. Notre groupe s'est concentré sur les arbres des var. Meski, Blanche de Payzac et Tanche. Les deux dernières sont principalement cultivées en France, tandis que la var. Meski est plutôt cultivée en Tunisie. Elles appartiennent toutes les trois à une lignée maternelle Est et à un groupe nucléaire Est. Juste après la récolte,

les feuilles ont été pesées à l'aide d'une balance de précision pour obtenir leur masse de matière fraîche (LFM).

## 3- Travail de laboratoire

Au laboratoire, l'ensemble des feuilles a été scanné sur un papier millimétré servant d'échelle. Les feuilles de la var. Tanche ont été scannées deux fois de plus, avec des opérateurs différents, afin de tester la fiabilité des données. Les scans ont été enregistrés au format *.png* et en couleur RVB pour une résolution maximale. Le logiciel *ImageJ* a été utilisé pour calculer différents paramètres sur les feuilles : longueur maximale (LL, cm), largeur maximale (LW, cm), périmètre (LP, cm), aire (LA, cm<sup>2</sup>). L'échelle est de 360 pixels pour 4 cm. Pour les deux premières valeurs, il a fallu positionner 4 points par feuille toujours dans le même ordre, à l'apex et à la base du pétiole puis sur la marge droite et gauche de la feuille au niveau de la largeur maximale. À partir de ces coordonnées, la longueur maximale et la largeur maximale de chaque feuille ont été calculées.

Pour le périmètre et l'aire une deuxième méthode a été utilisée. Les scans ont été convertis en noir et blanc afin d'accentuer le contraste pour détourer les feuilles. Les caractères à mesurer ont été paramétrés (périmètre en cm et aire en cm<sup>2</sup>) et mesurés à l'aide d'*ImageJ*.

Les feuilles ont ensuite été séchées à l'étuve pendant une semaine, puis pesées afin d'obtenir leur masse de matière sèche (LDM). Finalement les variables ont été calculées :

- ratio de la longueur et de la largeur maximales (LL/LW),
- masse sèche par unité de surface (LMA=LDM/LA),
- teneur en matière sèche (LDMC=LDM/LFM),
- surface foliaire spécifique (SLA=LA/LDM),
- circularité ( $C=4*PI*(LA/LP)^2$ ).

#### 4- Traitement des données

Une première ACP (Analyse en Composantes Principales) a été réalisée sur les données de répétabilité des scans de la variété Tanche. Ces tests préliminaires permettent de quantifier les biais et les possibles erreurs entre opérateurs et d'une session de mesure à une autre. Une seconde ACP a été réalisée sur les variétés échantillonnées par notre groupe. Cette analyse permet d'identifier de possibles corrélations entre les différents traits foliaires. L'ACP a pour but d'interpréter des grands jeux de données et de distinguer les variables qui se ressemblent, en les réduisant à des variables synthétiques appelées "composantes principales". Le but est d'avoir, à la fin de l'analyse, une représentation graphique qui limite la perte d'information (Duby & Robin, 2006).

Une autre analyse a été réalisée en prenant en compte les données de toutes les variétés d'olivier présentes sur le verger. Une AFD (Analyse Factorielle Discriminante) a été effectuée sur l'ensemble des variables. Cette analyse, comme l'ACP, a pour but de trouver un lien entre les variables afin de déterminer leur degré de similarité. Nous avons ajouté une variable qualitative qui prend en compte plusieurs modalités (noms des variétés d'olivier). Des groupes statistiques ont été définis. La variabilité intergroupe est maximisée et il y a une discrimination des groupes. Ces résultats sont représentés sur des plans factoriels (Chavent, 2016). Ainsi, les barycentres des groupes définis sont obtenus

et une comparaison des variétés est possible. Un pourcentage de discrimination a également été calculé, déterminant *a posteriori* s'il est possible qu'une valeur d'un groupe appartienne plutôt à un autre groupe.

## RESULTATS

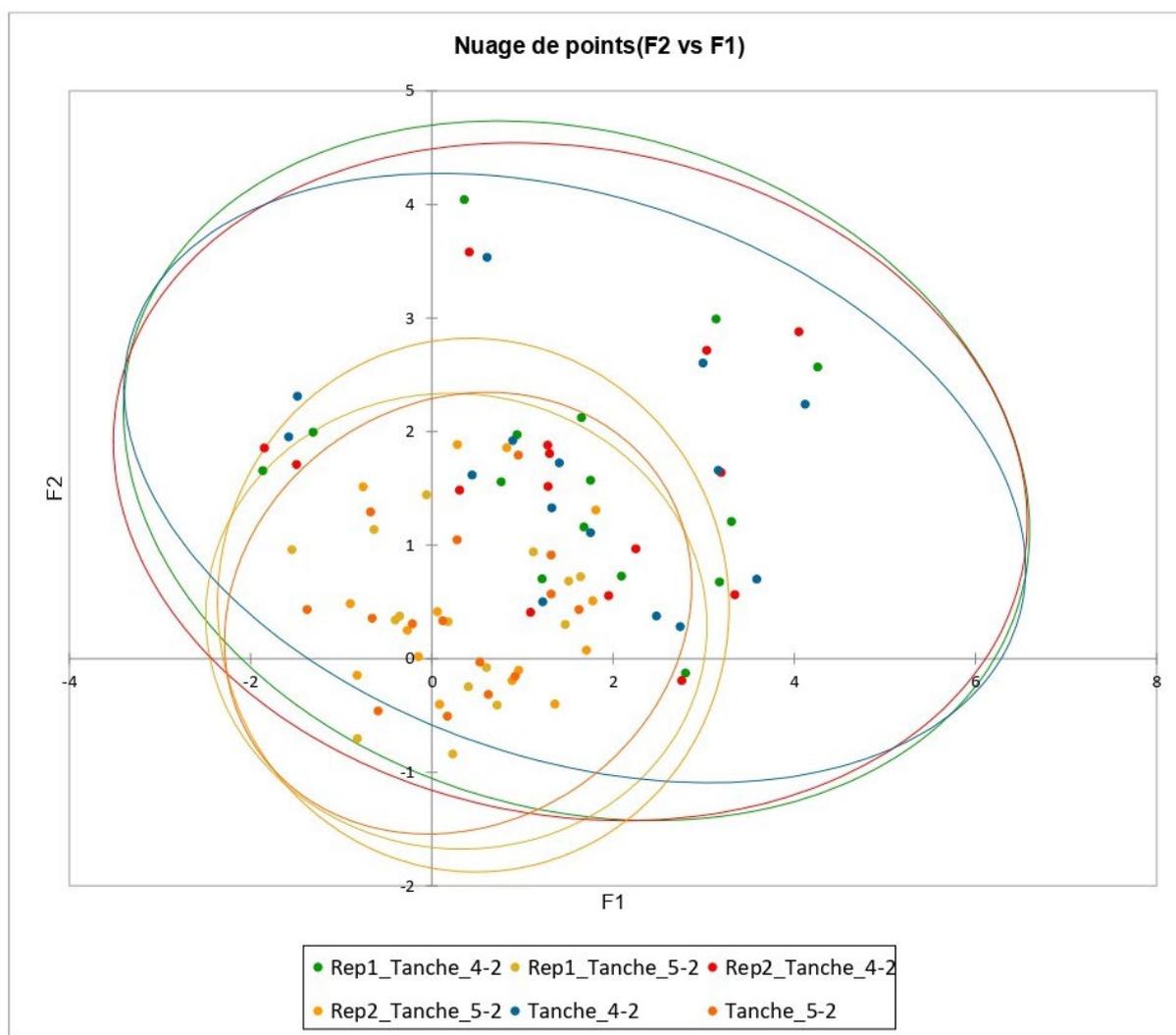
### 1- Tests préliminaires effectués sur les scans répétés par différents opérateurs

La Figure 2 présente un nuage de points représentant les valeurs des paramètres foliaires calculées pour deux arbres de la variété Tanche : Tanche 4-2 et Tanche 5-2. Les cercles dessinent une tendance en fonction des points. Les 3 cercles correspondant à l'arbre Tanche 4-2 se superposent, ainsi que ceux de Tanche 5-2. Tous les cercles de cette même variété se chevauchent.

### 2- Test de distinction des traits foliaires des variétés étudiées par notre groupe

La Figure 3 présente les résultats de la première ACP. Elle permet de visualiser une distinction entre les traits foliaires caractéristiques de chaque variété. Les points représentent les morphologies foliaires des trois var. Meski, Blanche de Peyzac et Tanche. Le pourcentage de la variance cumulée est égal à 67,3% et est expliqué par les axes 1 et 2. L'axe 1 explique 41,6 % de la variance, et est corrélé à la longueur, la largeur, l'aire, la masse de matière sèche des feuilles et dans une moindre mesure à leur masse de matière fraîche et leur périmètre. L'axe 2 explique 25,7 % de la variance et exprime des différences de ratio longueur/largeur, de circularité des feuilles et dans une moindre mesure de masse sèche par unité de surface et de surface foliaire spécifique. Nous observons une tendance commune des feuilles au sein de chaque variété. Les nuages de points se chevauchent et expliquent une similitude entre les trois variétés. De plus, les trois cercles sont légèrement étirés suivant l'axe 1.

Figure 2. Représentation graphique de l'ACP réalisée sur le jeu de données répété (tests préliminaires). Chaque point représente les caractéristiques foliaires de Tanche 4\_2 et Tanche 5\_2 expliquées par l'axe principal 1 et l'axe 2. Les cercles représentent des tendances.



### 3- Test de distinction des traits foliaires de toutes les variétés

Les résultats de l'AFD (Fig. 4) permettent de comparer les morphologies foliaires de toutes les variétés présentes sur le verger. Les axes 1 et 2 expliquent 83,5% de la variance cumulée de nos données. L'axe 1 (68,1 % de la variance) exprime des différences de longueur et de largeur. L'axe 2 (15,4 % de la variance) traduit des variations des traits périmètre et circularité. Ces deux dernières variables sont corrélées négativement. Les cercles nuages de points se superposent clairement. Trois groupes semblent se distinguer. Le premier inclut les var. Barouni et Manzanilla, issues d'une lignée maternelle Est et groupe

nucléaire Ouest. Il est corrélé à l'axe 1 donc à la longueur et à la largeur. Le deuxième groupe est constitué des var. Olivière, Picholine et Ecijano de lignée maternelle Ouest et de groupe nucléaire Admixé. Elles sont corrélées à l'axe 2 et donc positivement au périmètre et négativement à la circularité. Le dernier groupe est composé de toutes les autres variétés de lignée maternelle Est. Elles diffèrent par leur groupe nucléaire : Est (var. Meski, Blanche de Payzac, Tanche), Centre (var. Arbequina, Grappola, Reyne), Admixé (var. Chemlali, Koroneiki, Verdale de l'Hérault) et Ouest (var. Menara). Ce groupe est également corrélé à l'axe 1 donc à la longueur et la hauteur. Les groupes 1 et 3 sont positionnés différemment sur l'axe 1.

Figure 3. Résultats de l'ACP réalisée sur le jeu de données des trois variétés Meski, Blanche de Payzac et Tanche. **a)** Représentation graphique de l'ACP. Chaque point représente les caractéristiques foliaires des trois variétés. Les cercles représentent des tendances morphologiques des variétés (cercle vert : Blanche de Peyzac, cercle orange : Meski, cercle rouge : Tanche).

**b)** Cercle expliquant les corrélations entre les variables, expliquées par l'axe principal 1 et l'axe 2 des trois variétés. Plus une variable est proche d'un axe et du cercle de corrélation plus elle va expliquer l'axe. Les variables sont longueur maximale (LL), largeur maximale (LW), périmètre (LP), aire (LA), ratio de la longueur et de la largeur maximales (LL/LW), masse sèche par unité de surface (LMA), teneur en matière sèche (LDMC), surface foliaire spécifique (SLA), circularité (C), masse de matière sèche (LDM), masse de matière fraîche (LFM).

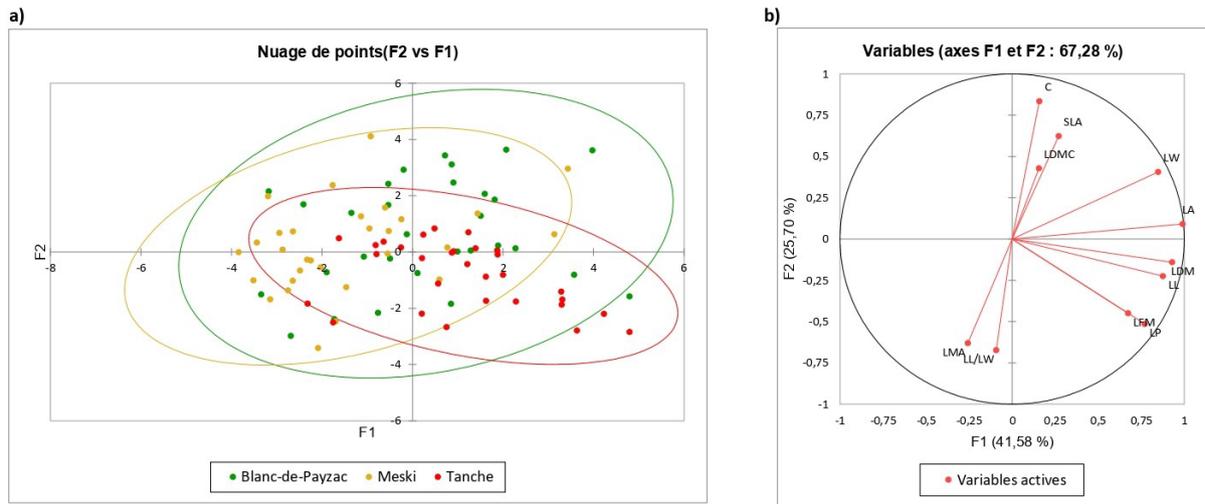
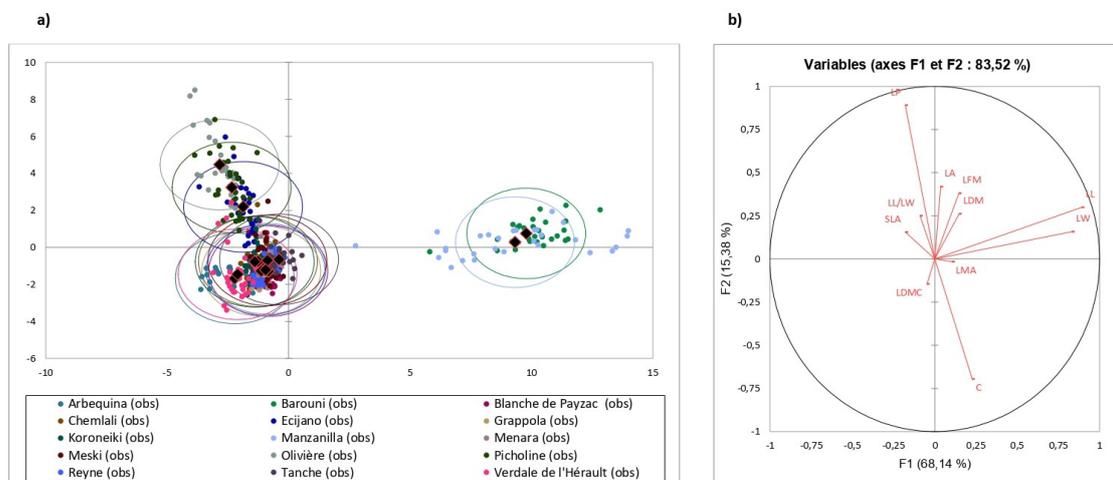


Figure 4. Résultats de l'AFD réalisée sur le jeu de données de toutes les variétés **a)** Représentation graphique de l'AFD. Chaque point représente les caractéristiques foliaires des trois variétés. Les cercles représentent des tendances morphologiques des variétés. **b)** Cercle expliquant les corrélations entre les variables, expliquées par l'axe principal 1 et l'axe 2 des trois variétés. Plus une variable est proche d'un axe et du cercle de corrélation plus elle va expliquer l'axe. Les variables sont longueur maximale (LL), largeur maximale (LW), périmètre (LP), aire (LA), ratio de la longueur et de la largeur maximales (LL/LW), masse sèche par unité de surface (LMA), teneur en matière sèche (LDMC), surface foliaire spécifique (SLA), circularité (C), masse de matière sèche (LDM), masse de matière fraîche (LFM).



## DISCUSSION

### 1- Estimation des biais de l'étude

Les résultats de l'ACP (Fig. 2) révèlent une similarité entre les feuilles de Tanche 4-2 et celles de Tanche 5-2. Les traits foliaires mesurés sont également comparables entre les deux arbres. Nous obtenons pour les feuilles du même arbre les mêmes données et cela certifie qu'il n'y a pas eu d'erreur de manipulation dans notre groupe. Les biais sont très faibles voire inexistant dans le traitement des données de notre échantillon. Cependant, la matrice de confusion (Table 1) permet de déduire certains biais sur la totalité des données. En effet, le mauvais classement de certaines variétés peut être dû à un échantillonnage mal effectué. Sur le verger, des groupes ont pu prélever des feuilles sur le mauvais arbre ou alors il y a pu avoir des mélanges involontaires dans les sacs.

### 2- Différenciation des traits phénotypiques de variétés de lignée maternelle Est et groupe nucléaire Est

Les var. Meski, Blanche de Peyzac et Tanche ne présentent pas de différence significative entre les traits étudiés probablement parce qu'elles sont issues d'une même lignée maternelle (Est) et d'un même groupe nucléaire (Est). Ces variétés ont des morphologies foliaires similaires, caractérisées par la longueur, la largeur, le périmètre, l'aire et la masse. Ces traits foliaires sont liés au taux de croissance de la feuille et ont globalement les mêmes fonctions au sein de l'organe qui sont la capture des ressources, notamment pour la photosynthèse, ainsi que l'équilibre hydrique (Kassout, 2019). Il y a également une corrélation positive de ces traits à l'allocation des ressources (Kassout, 2019).

### 3- Différenciation des traits phénotypiques de l'ensemble des variétés

Chacun des traits foliaires présente une fonction spécifique de la plante. La longueur et la largeur, caractéristique des variétés de

lignée maternelle Est, sont impliquées dans la capture de la lumière et influencent donc le taux de croissance (Kassout, 2019). Le périmètre et la circularité, caractéristique des variétés de la lignée maternelle Ouest, ont également les mêmes rôles fonctionnels. Ce sont des traits morphologiques caractérisant la taille et la forme générale de la feuille. De plus, les feuilles avec une taille plus importante captent une plus grande quantité de lumière (Agaccio-Couillec, 2018). Les lignées maternelles influencent les traits foliaires et ainsi il y a une distinction morphologique des variétés. D'une autre part, Barouni et Manzanilla présentent une morphologie foliaire différente, notamment en longueur et en largeur, des autres variétés de lignée Est. Elles appartiennent au groupe nucléaire Ouest qui serait caractérisé par une forme lancéolée de leur feuille (Barkaoui et al., 2021). Cependant, la variété Menara, de groupe nucléaire Ouest, a la même morphologie foliaire que les autres variétés de lignée Est. La forme lancéolée ne serait pas un caractère commun à toutes les variétés de groupe nucléaire Ouest ou serait liée à un biais. Cependant, les pourcentages de discrimination des var. Manzanilla, Barouni et Menara sont respectivement de 76,7 et 63,3%. Elles sont donc bien classées. Les différences morphologiques pourraient être dues à d'autres biais tels que des erreurs de calcul ou des mauvais scans des feuilles.

### 4- Covariations entre traits phénotypiques

Certains traits foliaires sont corrélés. Les feuilles ayant une taille importante (largeur, longueur, périmètre, aire) présentent aussi une masse élevée (fraîche et sèche). Il est cohérent que les masses fraîches et sèche ayant un rôle dans l'acquisition des ressources et donc dans le métabolisme de la feuille, soit liées à la structure de celle-ci (Kassout, 2019). En ce qui concerne la surface foliaire spécifique, liée à la capture de la lumière, elle est corrélée négativement à la masse par unité de surface foliaire (Milla & Reich, 2007). C'est un résultat cohérent étant donné que ce sont des ratios opposés.

Cependant, nous pouvons nuancer nos

résultats. La rigidité des feuilles augmente avec leur taille pour compenser les dommages mécaniques et la gravité (Milla & Reich, 2007). Cette relation a été montrée chez les oliviers (Barkaoui et al., 2021). Nous constatons une corrélation entre la masse fraîche et sèche des feuilles. Elles contiennent une faible quantité d'eau et une quantité importante de tissus rigides (Milla & Reich, 2007). De plus, les traits pour l'ensemble des variétés présentent à nouveau une forte corrélation positive entre la longueur et la largeur foliaire. Ce résultat nous paraît cohérent au vu de la forme des feuilles d'oliviers qui sont généralement ovales-lancéolées (Arab et al., 2013).

## CONCLUSION

Cette étude a permis de constater que des lignées maternelles différentes présentent des variations phénotypiques entre variétés. En effet les variétés issues d'une même lignée ont des valeurs de traits foliaires semblables. Les variétés de lignée maternelle Ouest présentent des traits foliaires significativement différents de ceux des variétés de lignée Est. Un ensemble de variétés ayant des caractéristiques foliaires semblables proviennent de groupes nucléaires distincts. Cependant, la var. Menara, de groupe nucléaire Ouest comme les var. Barouni et Manzanilla, ne présentent pas la même morphologie foliaire que ces dernières. Globalement il y a un lien significatif entre l'appartenance à une lignée maternelle et un profil foliaire. En revanche l'appartenance à un groupe nucléaire n'a pas d'impact sur la morphologie foliaire des individus.

Cette étude a également mis en exergue des corrélations entre les traits phénotypiques étudiés. Nous avons vu que ces corrélations entre les traits sont associées à des fonctions biologiques similaires au sein de l'organe (Kassout, 2019). Les descriptions phénotypiques des variétés de l'étude se sont seulement basées sur quelques traits foliaires. Dans une future étude, afin d'obtenir un profil phénotypique plus complet d'un individu, les variables étudiées pourraient être plus larges. Il serait possible de caractériser la feuille à

partir d'autres traits ou encore d'étudier d'autres organes. L'huile d'olive de différentes variétés pourrait également être étudiée et comparée. D'après une étude antérieure, la composition de celle-ci diffère en fonction des variétés (Abaza et al, 2002). À partir de ces éléments il serait intéressant de caractériser les environnements d'origines des lignées Est et Ouest afin de rechercher une corrélation entre les variations des caractéristiques foliaires et environnementales. Une étude a démontré l'influence des sites géographiques sur les variétés et sur leur expression génétique (Hannachi, 2007). Ainsi, il faudrait définir les traits abiotiques des habitats à partir desquels les lignées ont évolué ainsi que ceux des environnements rencontrés par les variétés durant leur diffusion au sein du bassin méditerranéen.

## REFERENCES

- Abaza L., Msallem M. & Daoud D. (2002) Caractérisation des huiles de sept variétés d'olivier tunisiennes. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*, 2 : 174-179.
- Agaccio-Couillec C. (2018). *Microclimat radiatif et thermique : quels impacts sur le développement foliaire et la répartition de l'azote au sein de la couronne chez le pommier (Malus pumila Mill.) ?* Thèse de doctorat, Université Clermont Auvergne, 29 p.
- Arab K., Bouchenak O. & Yahiaoui K. (2013). Évaluation de l'activité biologique des feuilles de l'olivier sauvage et cultivé. *Afrique Science, Revue Internationale des Sciences et Technologies*, 9 : 159-166.
- Bakkali A.E., Haouane H., Moukhli A., Costes E., Van Damme P. & Khadari B. (2013). Construction of core collections suitable for association mapping to optimize use of Mediterranean Olive (*Olea europaea* L.) genetic resources. *PLoS ONE*, 8 : 13.
- Barkaoui K., Leca E. & Garnier E. (2021). Leaf and pit traits of 35 olive varieties from different genetic groups growing in the French germplasm collection of the Porquerolles Island (Provence, France). *Scientific Reports of the Port-Cros National*

- Park*, 35 : 235-260.
- Besnard G., Khadari B., Navascués M., Fernández-Mazuecos M., El Bakkali A., Arrigo N., Baali-Cherif D., Brunini-Bronzini de Caraffa V., Santoni S., Vargas P. & Savolainen V. (2013). The complex history of the olive tree: from Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 280 : 2012-2833.
- Borréani M., Chabal L., Mathieu L., Michel J.-M., Pasqualini M. & Lippmann-Provansal M. (1992). Peuplement et histoire de l'environnement sur les îles d'Hyères (Var). *Documents d'Archéologie Méridionale*, 15 : 391-416.
- Breton C., Médail F., Pinatel C. & Bervillé A. (2006). De l'olivier à l'oléastre : origine et domestication de l'*Olea europaea* L. dans le Bassin méditerranéen. *Cahiers Agricultures*, 15 : 329-336.
- Breton C., Terral J.-F., Pinatel C., Médail F., Bonhomme F. & Bervillé A. (2009). The origins of the domestication of the olive tree. *Comptes Rendus Biologies*, 332 : 1059-1064.
- Chavent M. (2016). Analyse Factorielle Discriminante (AFD). *Dim*, 1 : 49-18.
- Duby C. & Robin S. (2006). *Analyse en composantes principales*. Institut National Agronomique, Paris-Grignon, 54 p.
- Hannachi H., Msallem M., Elhadj S.B. & El Gazzah M. (2007). Influence du site géographique sur les potentialités agronomiques et technologiques de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Tunisie. *Comptes Rendus Biologies*, 330 : 135-142.
- Kaniewski D., Van Campo E., Boiy T., Terral J.-F., Khadari B. & Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidence from the Middle East. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87 : 885-899.
- Kassout J. (2019). *Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (Olea europaea L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier et Université Abdelmalek Essaâdi (Tétouan, Maroc), 273 p.
- Khadari B. & El Bakkali A. (2018). Primary selection and secondary diversification : two key processes in the history of olive domestication. *International Journal of Agronomy*, 2018 : 9.
- Khadari B., El Bakkali A., Essalouh L., Tollon C., Pinatel C. & Besnard G. (2019). Cultivated olive diversification at local and regional scales: Evidence from the genetic characterization of French genetic resources. *Frontiers in Plant Science*, 10 : 902-922.
- Milla R. & Reich P.B. (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 274 : 2109-2115.
- Quézel P. & Médail F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 576 p.
- Rodríguez Sousa A.A., Parra-López C., Sayadi-Gmada S., Barandica J.-M. & Rescia A.-J. (2020). A multifunctional assessment of integrated and ecological farming in olive agroecosystems in southwestern Spain using the Analytic Hierarchy Process. *Ecological Economics*, 173 : 106-658.
- Spennemann D. & Allen L. (2000). The avian dispersal of olives *Olea europaea*: Implications for Australia. *Emu*, 100 : 264-273.
- Terral J.-F., Alonso N., Capdevila R.B., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marinval P., Jordá G.P., 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. *Journal of Biogeography*, 31 : 63-77.
- Trujillo I., Ojeda M.A., Urdiroz N.M., Potter D., Barranco D., Rallo L. & Diez C.M. (2014). Identification of the worldwide olive germplasm bank of Córdoba (Spain) using SSR and morphological markers. *Tree Genetics & Genomes*, 10 : 141-155.

ANNEXE 1. Table des lignées maternelles et des pools/groupes nucléaires des différentes variétés analysées sur le verger

Variété	Lignée maternelle	Pool nucléaire
Arbequina	Est	Centre
Barouni	Est	Ouest
Blanche de Payzac	Est	Est
Chemlali	Est	Admixé
Ecijano	Ouest	Admixé
Grappola	Est	Centre
Koroneiki	Est	Admixé
Manzanilla	Est	Ouest
Menara	Est	Ouest
Meski	Est	Est
Olivière	Ouest	Admixé
Picholine	Ouest	Admixé
Reyne	Est	Centre
Tanche	Est	Est
Verdale de l'Hérault	Est	Admixé

# LES TRAITES FOLIAIRES DE DIFFERENTES VARIETES D'OLIVIER SONT-ILS REVELATEURS DE LEUR HISTOIRE EVOLUTIVE ET BIOGEOGRAPHIQUE ?

Desmenez Cosimo <sup>1</sup>, Hubert Romane <sup>2</sup>, Siffre Clara <sup>3</sup>

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*

*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

<sup>1</sup> cosimofurio@me.com, <sup>2</sup> romane\_hubert@yahoo.com, <sup>3</sup> cl.siffre@laposte.net,

Encadrement : Jean-Frédéric Terral, Vincent Girard, Pierre Creusot, Nicolas Moureau

Texte retravaillé par le comité éditorial

*Citation* : Desmenez C., Hubert R. & Siffre C. (2022). Les traits foliaires de différentes variétés d'olivier sont-ils révélateurs de leur histoire évolutive et biogéographique ? *Orpalm Synthesis*, 15 (2) : 65-78.

**Résumé** : L'analyse de la morphologie de feuilles de quinze variétés d'olivier différentes provenant du Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles a été réalisée. Les résultats révèlent que trois groupes différents de variétés se distinguent par la forme et la surface des feuilles. Parmi ces groupes, deux d'entre eux correspondant aux lignées Ouest-Mosaïque et Est-Ouest semblent se différencier clairement. Ainsi, les différences de morphologie foliaire des variétés d'olivier (*Olea europaea* subsp. *europaea*) semblent varier selon leur héritage génétique. Nous supposons également que les conditions climatiques de leur région d'origine peuvent jouer un rôle non négligeable.

**Mots-clés** : Traits fonctionnels, *Olea europaea*, Porquerolles, Phénotype, Héritage

**Abstract**: *Are the leaf features of different olive tree varieties revealing of their evolutive and biogeographic history?* The analysis of leaf morphology of fifteen different olive varieties from the Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles was carried out. The results reveal that three different groups of varieties may be distinguished by the shape and surface of the leaves. Among these groups, two of them corresponding to the West-Mosaic and East-West lineages seem to be clearly differentiated. Thus, differences in leaf morphology of olive varieties (*Olea europaea* subsp. *europaea*) seem to vary according to their genetic heritage. We also assume that the climatic conditions of their region of origin may play a significant role.

**Keywords**: Functional traits, *Olea europaea*, Porquerolles, Phenotype, Heritage

L'olivier d'Europe (*Olea europaea*) est depuis l'Antiquité l'un des symboles de la Méditerranée (Papazardakas, 2011). Il fait partie, avec le blé et la vigne, de la « trilogie méditerranéenne », les trois cultures qui définissent l'agriculture du bassin méditerranéen (Progoulakis & Bournova, 2001). La présence de l'oléastre (*O. europaea*

subsp. *europaea* var. *sylvestris*), forme sauvage de l'olivier, est avérée sur le pourtour méditerranéen depuis au moins la fin de l'Oligocène-Miocène (de Saporta, 1873 ; Kassout, 2019). De nombreuses données paléobotaniques (palynologiques, anthracologiques et phylogénétiques), apportent la preuve d'une installation de l'olivier sur les rivages nord-africains et des pays du sud de

l'Europe à partir de la crise messinienne il y a entre 5,5 et 5,3 millions d'années (de Saporta, 1873 ; Suc, 1984 ; Palamarev, 1989 ; Besnard et al., 2009 ; Kassout, 2019). Sa domestication et sa culture par les populations humaines ne seraient intervenues que plus récemment, lors du Néolithique. Cette domestication a été faite en Méditerranée orientale (Zohary & Spiegel-Roy, 1975 ; Kislev et al., 1992 ; Terral et al., 2004a ; Breton et al., 2006 ; Carrión et al., 2010 ; Kaniewski et al., 2012 ; Zohary et al., 2012) et s'est étendue grâce à l'influence des civilisations qui ont adopté l'olivier (Cartwright, 2016). De nombreuses études montrent que la domestication de l'oléastre serait survenue dans des régions différentes (par exemple en Espagne et dans le Sud de la France) au cours d'une même période, entre le Néolithique et l'Âge du Bronze (Terral & Arnold-Simard, 1996 ; Terral, 1997a, 1997b, 2000 ; Terral et al., 2004a, 2004b ; Kassout, 2019). Cette domestication multi-locale a renforcé la fondation de l'olivier en tant que culture, et créé un contexte de dispersion génétique qui fut ensuite renforcé par les importations d'autres formes domestiquées (Besnard et al., 2001, 2013).

Le climat ayant une influence importante sur le développement de l'olivier (Bindi et al., 1992 ; Bindi & Howden, 2004 ; Moriondo et al., 2008 ; Gutierrez et al., 2009 ; Tanasijevic, 2014), la colonisation du pourtour méditerranéen repose sur ses capacités d'acclimatation. Grâce à ses caractéristiques morphologiques et physiologiques, notamment la capacité à résister à la sécheresse (Daget, 1977), les Grecs lui ont donné une place de choix dans leur agriculture (Foxhall, 2007). Plus tard, ce furent les Romains qui amenèrent l'olivier dans les pays qu'ils conquièrent autour du *Mare Nostrum*. Ils favorisèrent ainsi l'apparition de variétés nouvelles par le contact des formes domestiquées importées avec des formes sauvages locales (Cartwright, 2016 ; Rallo et al., 2018).

Dans cette étude, nous comparons les traits de morphologie foliaire de différentes variétés d'olivier en fonction de leur appartenance génétique et géographique. L'objectif est de

vérifier l'existence d'un lien entre l'origine et la morphologie foliaire. Nous nous intéressons en particulier à la covariance des traits entre les variétés et entre les groupes génétiques (Est, Ouest, Centre, Mosaïque). Nous voulons ainsi comparer les variations phénotypiques ainsi que la façon dont celles-ci se replacent dans l'histoire évolutive et biogéographique des différentes variétés. Les grandes lignées ayant des origines diverses, il est attendu de trouver des différences de morphologie entre les variétés de lignées différentes, le climat ayant façonné une acclimatation selon l'origine. Il est également attendu de relever des similarités dans les traits phénotypiques des variétés provenant de la même lignée maternelle mais aussi du même groupe nucléaire. Ces similarités permettraient de réunir les variétés en fonction de leur morphologie foliaire et également de retracer leur histoire biogéographique.

## MATERIELS ET METHODES

### 1- Zone d'étude et matériel étudié

L'île de Porquerolles est située dans le sud de la France (Département du Var). Elle profite d'un fort ensoleillement la majeure partie de l'année. Son isolement du continent réduit les contacts avec d'autres populations de plantes. Les ressources en eau de l'île sont limitées. L'étude a eu lieu dans un verger du Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles (CBNMed), située sur l'île de Porquerolles, dans le département du Var. Le verger d'oliviers se trouve au sud de l'île, (42°59'29"N ; 06°12'14"E ; altitude 16 m ; Fig. 1) et regroupe de nombreuses variétés. Ces dernières sont classées par groupe génétique : Centre (var. Arbequina, Grappola, Reyne), Est (var. Meski, Blanche de Payzac, Tanche), Ouest (var. Barouni, Manzanilla, Menara), Est-Mosaïque (var. Chemlali, Koroneiki, Verdale de l'Hérault) et Ouest-Mosaïque (var. Ecijano, Olivière, Picholine) (Khadari & El Bakkali, 2018).



Figure 1. Vue satellite du site étudié, un champ d'oliviers appartenant au Conservatoire Botanique de Porquerolles

Nous avons analysé les traits fonctionnels et la morphologie foliaire des feuilles d'olivier. Ces feuilles sont pétiolées, simples, lancéolées, lisses, pointues et avec une nervure principale bien visible. Elles sont sclérophylles. Leur face supérieure est luisante et de couleur vert foncé et leur face inférieure est plus ou moins glauque. Elles sont recouvertes d'une couche dense de trichomes sur la face abaxiale (dorsale) qui permet de protéger les stomates (Bacelar et al., 2004 ; Kassout, 2019).

## 2- Méthode de terrain

15 variétés d'olivier ont été sélectionnées parmi les arbres du verger. Ces variétés ont été réparties par lignée d'origine. Chacun des cinq groupes de travail a eu à traiter trois variétés différentes partageant la même origine. Les cinq groupes traitent ainsi des lignées différentes (Est, Ouest, Ouest-Mosaïque, etc...) et la comparaison des relevés pour analyse est plus aisée. Les variétés assignées à notre groupe sont : var. Olivière, Ecijano et Picholine. Elles font toutes partie d'une lignée maternelle d'origine Ouest-Mosaïque. Tous les prélèvements ont été réalisés le 27 janvier 2022.

Pour l'échantillonnage nous avons choisi sur chaque arbre une branche dont l'exposition au

soleil est maximale, par conséquent sur le côté Sud/Sud-Ouest de l'arbre. La branche sélectionnée comportait obligatoirement un méristème apical fonctionnel et au moins dix feuilles sur l'axe principal. Nous avons à chaque fois relevé la longueur des axes principaux et des deux premiers axes secondaires au moyen d'un mètre à ruban. Sur chaque branche sélectionnée nous avons ensuite prélevé à la main 10 feuilles insérées sur l'axe principal. Ces feuilles ont été ensuite conservées dans des sacs hermétiques (sacs congélation) jusqu'à la pesée de leur masse fraîche à l'aide d'une balance de précision dans la même journée.

## 3- Méthode de laboratoire et analyses statistiques

La pesée des feuilles, aussi bien pour la masse fraîche que pour la masse sèche, a été réalisée avec une balance de précision *Precisar XB160M*. Entre les deux pesées, les feuilles ont subi un passage à l'étuve *Binder*, (four à 45°C) pendant 7 jours. La numérisation des feuilles a été effectuée avec un *Scanner Epson Perfection V370 Photo* (EpsonScan), afin d'obtenir une image qui a ensuite été analysée par le logiciel *ImageJ* pour obtenir les mesures des traits foliaires : longueur, largeur, surface et périmètre.

Pour l'analyse statistique, les données récoltées sur le terrain et via *ImageJ* ont été rassemblées dans un tableau *Excel* pour être ensuite analysées sur *XLSTAT 2021.4.1*. Pour les données par groupe, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée pour déterminer les facteurs qui étaient le mieux expliqués par les différentes variables représentant les traits fonctionnels. Nous avons obtenu un cercle de corrélation et une représentation des individus sur les deux premiers axes étant les facteurs principaux, déterminés en fonction des résultats de l'ACP. Pour la partie analytique rassemblant les données de tous les groupes, une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a été réalisée. Celle-ci a permis de confronter les résultats de tous les groupes et d'obtenir des graphiques de type cercle de corrélation et représentation des barycentres des données

morphologiques pour chaque variété.

## RESULTATS

### 1- Variation de morphologie foliaire au sein de l'ensemble Ouest-Mosaïque

La **Figure 2** montre des résultats homogènes pour les tests d'erreurs. Les ellipses de confiance se superposent 2 à 2 ce qui signifie que les nuages de points représentant les feuilles sont superposés. L'Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée à partir de différents paramètres mesurés et calculés pour 90 feuilles d'olivier. La **Figure 3A** montre que 60% de la variance est expliquée par deux axes. Les variables longueur, largeur, surface et périmètre sont corrélées positivement. Sur le cercle des corrélations, ces variables sont regroupées et proches de l'axe 1. L'axe 1, qui explique 35,3% de la variabilité, est donc défini par des variables relatives à la taille des feuilles. Les variables relatives à la taille sont corrélées positivement à la masse de matière fraîche et à la surface foliaire spécifique. Hormis le périmètre qui est indépendant de la surface foliaire spécifique. A l'inverse, les variables relatives à la taille des feuilles sont corrélées négativement à la teneur en matière sèche ainsi qu'à la masse sèche par unité de surface, qui est l'inverse de la surface foliaire spécifique.

D'autre part, la masse de matière sèche et la masse sèche par unité de surface sont corrélées positivement et expliquent l'axe 2. L'axe 2, qui explique 23,8% de la variance (**Fig. 3A**), est défini par des variables relatives à la masse des feuilles. Or, la masse fraîche, bien que corrélée positivement à la masse sèche, explique légèrement plus l'axe 1 que l'axe 2 (Annexe 1). Les variables liées à la masse des feuilles sont corrélées négativement à la surface foliaire spécifique. Elle ne semble contribuer à définir ni l'axe 1 ni l'axe 2 (Annexe 1). De plus, la circularité est indépendante de la masse fraîche, faiblement corrélée positivement aux variables relatives à la taille des feuilles, corrélée négativement aux variables relatives à la masse sèche. Elle ne semble expliquer ni

l'axe 1 ni l'axe 2 (Annexe 1). Sur le cercle des corrélations, les axes expliquent presque 60% de la variabilité (**Fig. 3A**).

Les feuilles de la var. Olivière sont regroupées et tendent vers des coordonnées positives pour l'axe 1 (grande taille) et 2 (masse sèche conséquente) (**Fig. 3B**). Ces caractéristiques la différencient de la var. Picholine qui possède une variabilité morphologique foliaire plus importante. Par conséquent, pour la var. Picholine, il est difficile de distinguer une tendance. Pour la var. Ecijano, les feuilles tendent vers des coordonnées négatives pour l'axe 2 (faible masse) mais restent étendues par rapport à l'axe 1 (taille moyenne).

### 2- Variation de morphologie foliaire entre les 5 groupes génétiques

L'Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a permis d'analyser les corrélations entre variables à travers le cercle des corrélations et montrer que 83,5% de la variabilité est expliquée par deux axes. La **Figure 4** montre que les variables longueur, largeur, masse sèche par unité de surface sont corrélées positivement et contribuent à définir l'axe 1. L'axe 1, qui explique 68,1% de la variabilité, est défini par des variables relatives à la surface des feuilles. La surface foliaire spécifique est aussi une variable relative à la surface des feuilles mais n'est expliquée que faiblement par l'axe 1 et est corrélée négativement aux trois autres traits. L'aire, le paramètre principal de la surface, n'est expliquée que faiblement par l'axe 2 (Annexe 2). Il est positivement corrélé à la longueur, la largeur, le périmètre, la surface foliaire spécifique et est indépendant de la masse sèche par unité de surface. Dans cette analyse, les variables relatives à la taille des feuilles, ne sont pas toutes corrélées positivement. Le périmètre et la largeur des feuilles sont légèrement corrélés négativement, ce qui n'était pas le cas pour le groupe Ouest-Mosaïque. La longueur et la largeur sont expliquées par l'axe 1. Le périmètre et la surface foliaire sont expliqués plus ou moins fortement par l'axe 2. La circularité des feuilles est fortement corrélée

négativement au périmètre, bien que tous deux soient fortement expliqués par l'axe 2. D'autre part, la masse de matière sèche, la masse de matière fraîche et la masse sèche par unité de surface sont corrélées positivement. Ces variables, relatives à la masse des

feuilles, sont faiblement expliquées par l'axe 2. En somme, l'axe 1 est principalement défini par la longueur et la largeur des feuilles puis l'axe 2 par le périmètre et la circularité des feuilles (Annexe 2).

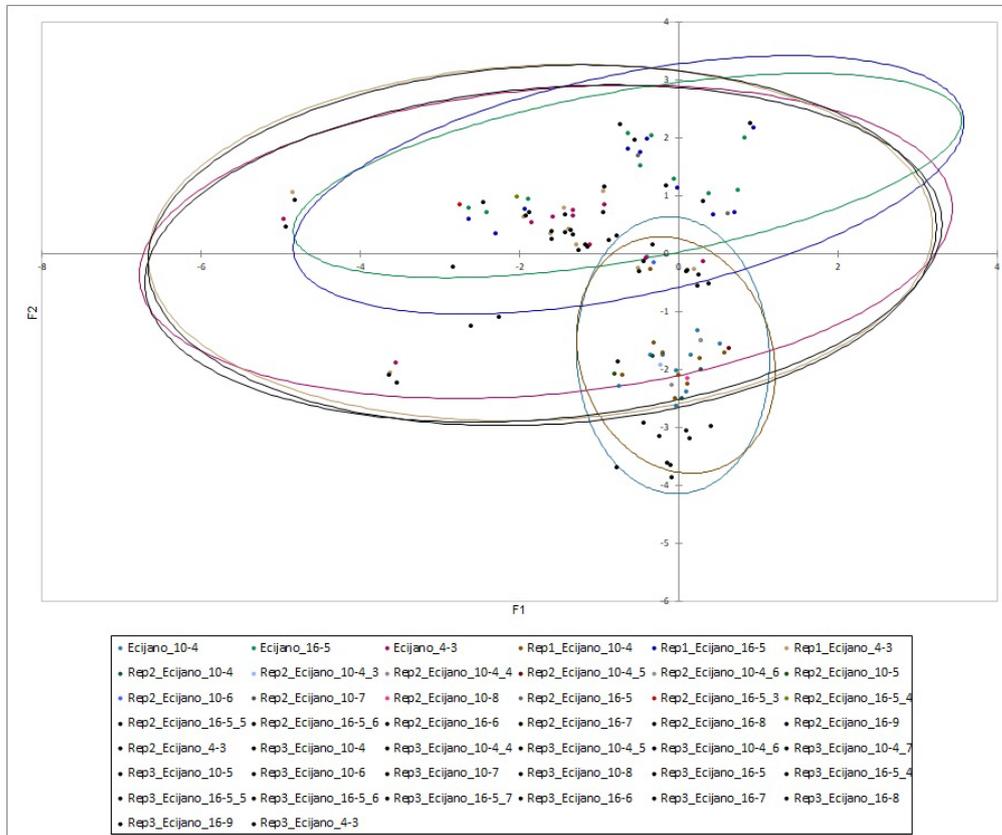


Figure 2. Nuage de points des tests de répétabilité pour le groupe Ouest-Mosaïque en fonction de deux axes 1 et 2. Les points représentent les feuilles. Les ellipses représentent les intervalles de confiance. Les mesures de répétitions sont Rep1 réalisées par le même opérateur à sept jours d'écart et Rep2 et Rep3 sont les mesures réalisées par deux opérateurs différents.

D'après le graphique des barycentres de l'AFD (Fig. 5), trois ensembles semblent se distinguer. Le groupe des var. Picholine, Ejicano et Olivière se distinguent par des feuilles au périmètre élevé, soit une grande taille de feuilles et une faible circularité, comparé aux autres groupes. Les var. Barouni et Manzanilla se distinguent sur l'axe 1, du

fait de leur grande surface foliaire. Ces deux variétés appartenant à la lignée maternelle Est et au groupe nucléaire Ouest (Annexe 3), semblent se discriminer des autres. Or, la var. Menara, appartenant au même groupe nucléaire et lignée maternelle que les var. Barouni et Manzanilla, n'est pas regroupée dans le même ensemble.

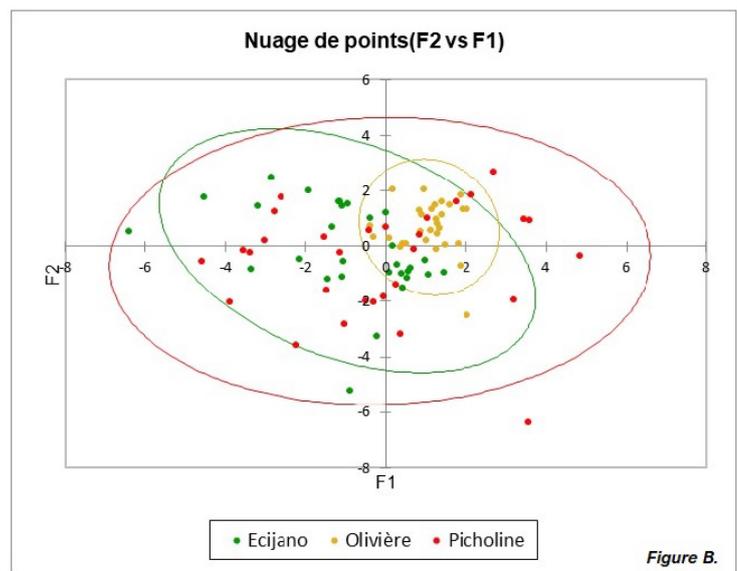
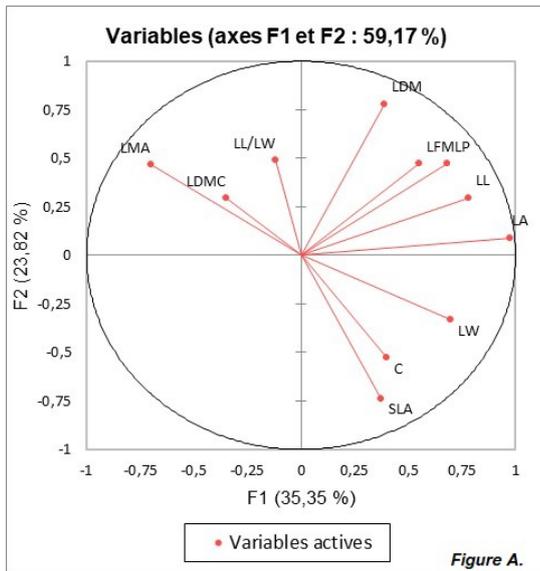


Figure 3. Représentation graphique de l'ACP. A. Cercle de corrélation des paramètres («Longueur (LL)», «Largeur (LW)», «Surface (LA)», «Périmètre (LP)», «Masse fraîche (LFM)», «Masse sèche (LDM)», «Longueur/Largeur (LL/LW)», «Masse sèche par unité de surface (LMA)», «Teneur en masse sèche (LDMC)», «Circularité (C)» et «Surface foliaire spécifique (SLA)». Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 35,3 et 23,8% de la variance totale. B. Représentation des individus (feuilles) pour chaque site en fonction des axes 1 et 2. Chaque couleur représente une variété d'olivier. Les cercles de couleur représentent les ellipses de confiance superposées 2 à 2 pour chaque variété. Pour les deux graphiques de l'ACP, l'axe 1 représente les paramètres de taille, et l'axe 2, les paramètres de masse sèche.

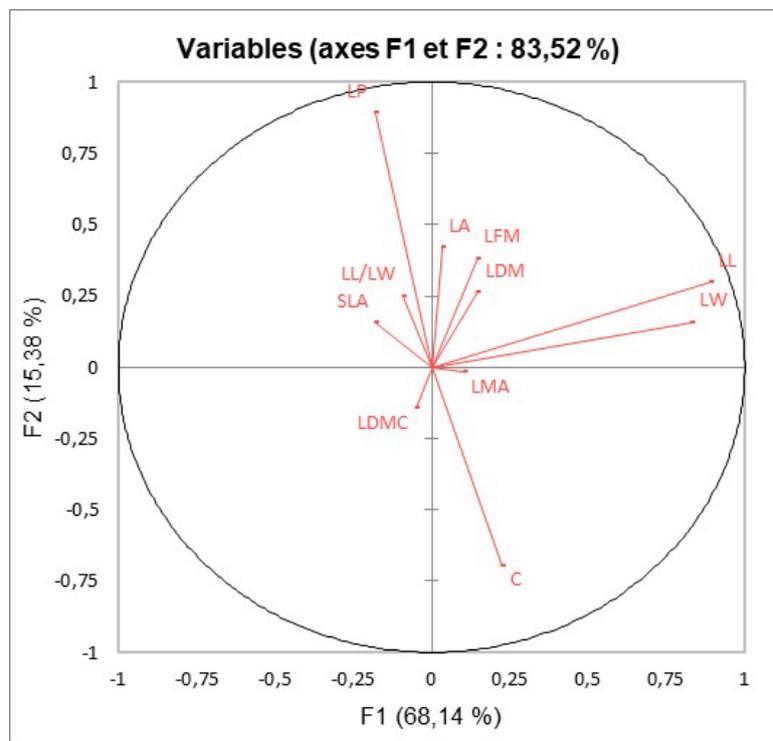


Figure 4. Cercle de corrélation de l'AFD pour les paramètres «Longueur (LL)», «Largeur (LW)», «Aire (LA)», «Périmètre (LP)», «Masse fraîche (LFM)», «Masse sèche (LDM)», «Longueur/Largeur (LL/LW)», «Masse sèche par unité de surface (LMA)», «Teneur en masse sèche (LDMC)», «Circularité (C)» et «Surface foliaire spécifique (SLA)». Les axes 1 et 2, expliquent respectivement 68,1 et 15,4 % de la variance totale.

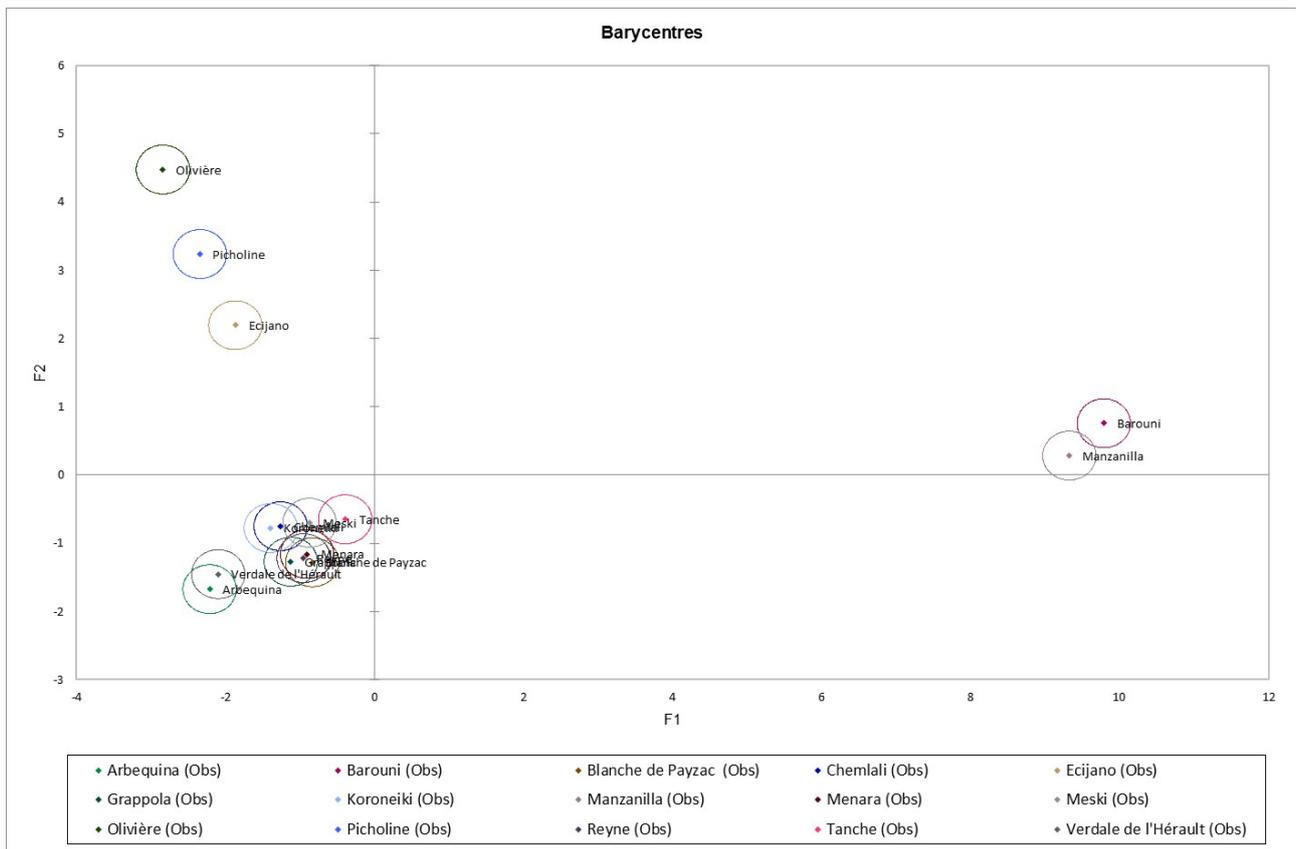


Figure 5. Représentation des barycentres à partir d'une AFD, des données obtenues pour chaque variété dans l'espace défini par les axes 1 et 2. Chaque variété est symbolisée par une couleur avec au centre un symbole représentant le barycentre des échantillons récoltés pour chacune d'entre elles avec leurs cercles de confiance.

## DISCUSSION

### 1- Biais et erreurs de mesure

La Figure 2 montre que les erreurs sont minimales, les données sont répétables. Les variétés de la collection de Porquerolles étant soumises aux mêmes conditions environnementales, nous pouvons émettre l'hypothèse que les différences morphologiques entre les différentes variétés sont liées à des facteurs génétiques.

### 2- Variations entre variétés au sein du groupe Ouest-Mosaïque

Les variétés du groupe Ouest-Mosaïque sont regroupées et partagent des traits fonctionnels communs (Fig. 5). Toutefois, les feuilles de la var. Olivière sont caractérisées par une variabilité phénotypique faible, au contraire de la variété Picholine. Les var. Picholine et Olivière sont deux variétés françaises, alors

que la var. Ecijano vient d'Andalousie. Les mesures de périmètre et surface réalisées montrent que la var. Ecijano a des feuilles légèrement plus petites que les var. Picholine et Olivière (Fig. 3B). Et, bien que toutes aient une origine méditerranéenne, les températures dans le sud de la France sont légèrement plus clémentes que dans le sud de l'Espagne, où les périodes de sécheresses sont plus intenses et longues (Lionello et al., 2006). D'après Aktepe Tangu (2014), plus la longueur et la largeur d'une feuille est grande, plus elle tend à perdre de l'eau lors des périodes de sécheresse. Une plus petite surface foliaire permettrait donc de perdre moins d'eau. Ce serait une adaptation engendrant une plus grande résistance lors de stress hydrique. La teneur en matière sèche pour la var. Ecijano est plutôt élevée, comparé à la var. Olivière. D'après Pierce et al. (2017), si la teneur en matière sèche est grande, cela peut être un indicateur d'une plus grande aptitude à tolérer les stress. Cependant, il est possible que le

calcul de la teneur en matière sèche ait été biaisé par une mesure erronée de la masse sèche, résultant d'un dysfonctionnement du réfrigérateur lors des manipulations en laboratoire.

### 3- Diversité des traits foliaires chez l'olivier

Les résultats de l'AFD montrent une corrélation positive entre la taille des feuilles et leur masse sèche par unité de surface ainsi que leur masse de matière sèche. Or, l'étude réalisée par Milla & Reich (2007a, 2007b) montre que la masse d'une feuille augmente au moins, si ce n'est plus rapidement, que sa taille. Ils ajoutent que les feuilles avec une surface importante doivent être plus rigides pour compenser le mécanisme de gravité. Il est donc possible que les variétés avec un périmètre ou une longueur et largeur plus importants (var. Picholine, Olivière, Ecijano, Barouni et Manzanilla), aient une masse, elle aussi, plus importante que les variétés avec des feuilles plus petites. Toutefois, bien que les résultats montrent des différences de taille entre les feuilles, elles restent minimales (Fig. 5). De plus, notre étude analyse les variables dans leur ensemble et non pas chaque trait fonctionnel un par un. Or, il aurait été intéressant de voir si entre des variétés provenant d'une lignée maternelle Ouest ou Est, nous constatons de grandes différences de taille ou bien de masse par exemple.

De même, les var. Manzanilla et Barouni sont caractérisées par une longueur et largeur de feuilles importantes comparé aux autres variétés d'olivier (Fig. 5). La surface des feuilles est aussi corrélée positivement à la masse de matière fraîche (Fig. 4). La surface des feuilles joue un rôle majeur dans la photosynthèse, le développement de la plante et dans le stockage de l'eau (Cardoni et al., 2021). Ces variétés provenant d'une lignée maternelle Est et d'un groupe nucléaire Ouest pourraient avoir une capacité de stockage de l'eau plus conséquente. Or, la var. Menara a la même origine biogéographique, mais ne partage pas ces traits morphologiques (Fig. 5). Ces différences peuvent provenir soit d'une erreur de manipulation lors de la récolte de

données sur le terrain soit du fait que la var. Menara ne se serait pas aussi bien acclimatée à l'île de Porquerolles.

Enfin, nous pouvons différencier trois ensembles distincts (Fig. 5). Il y a les variétés de lignée maternelle Ouest et groupe nucléaire Mosaïque caractérisées par de grandes feuilles plus lancéolées que les autres variétés. Puis il y a les variétés de lignée maternelle Est et groupe nucléaire Ouest (sans la var. Menara) avec une surface plus importante. Le dernier ensemble regroupe les dix autres variétés d'olivier dont les feuilles sont plus petites. Il semble bien qu'il y ait une relation entre traits morphologiques et origine géographique. Cependant, nos données ont été obtenues sur un seul site. Les variations phénotypiques peuvent être dues aux conditions environnementales du site. De plus, seulement 2 ou 3 arbres par variété ont été étudiés : il est difficile de caractériser une variété avec si peu d'individus.

### CONCLUSION

Les traits fonctionnels des plantes sont souvent utilisés pour étudier l'environnement dans lequel elles se développent, ou bien pour améliorer la valeur agronomique des espèces cultivées. Or, ils peuvent aussi être utilisés pour retracer l'histoire de différentes variétés. Nous avons constaté que les variétés dont l'origine géographique est différente, ont des morphologies foliaires différentes. Les variétés de la lignée maternelle Ouest et groupe nucléaire Mosaïque et celles de la lignée maternelle Est et groupe nucléaire Ouest (sans Menara) ont des variations phénotypiques propres et marquées par rapport aux 10 autres variétés qui forment un grand ensemble. L'histoire biogéographique et évolutive explique donc bien ces variations phénotypiques. Il serait pertinent de comparer les traits fonctionnels des variétés se développant sur l'île de Porquerolles et dans la zone géographique d'où elles sont être originaires.

### REFERENCES

Aktepe Tangu N. (2014). Effects on Plant Morphology of drought in olive. *Turkish*

- Journal of Agricultural and Natural Sciences*, 6 : 900-904.
- Bacelar E.A., Correia C.M., Moutinho-Pereira J.M., Gonçalves B.C., Lopes J.I. & Torres-Pereira J.M. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24 : 233-239.
- Besnard G., Baradat P. & Bervillé A. (2001). Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, 102 (2-3) : 251-258.
- Besnard G., Khadari B., Navascués M., Fernández-Mazuecos M., El Bakkali A., Arrigo N., Baali-Cherif D., Brunini-Bronzini de Caraffa V., Santoni S., Vargas P. & Savolainen V. (2013). The complex history of the olive tree: from Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1756) : 2012-2833.
- Besnard G., Rubio de Casas R., Christin P.A. & Vargas P. (2009). Phylogenetics of *Olea* (Oleaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequences: tertiary climatic shifts and lineage differentiation times. *Annals of Botany*, 104 : 143-160.
- Bindi M., Ferrini F. & Miglietta F. (1992). Climatic change and the shift in the cultivated area of olive trees. *Journal of Agricultura Mediterranea*, 22 : 41-44.
- Bindi M. & Howden M. (2004). Challenges and opportunities for cropping systems in a changing climate. In : T. Fischer, N. Turner, J. Angus, L. McIntyre, M. Robertson, A. Borrell & D. Lloyd (eds.), *New Directions for a Diverse Planet*. The Regional Institute Ltd, Gosford, Australia.
- Breton C., Médail F., Pinatel C. & Bervillé A. (2006). De l'olivier à l'oléastre : origine et domestication de l'*Olea europaea* L. dans le Bassin méditerranéen. *Cahiers Agricultures*, 15 (4) : 329-336.
- Cardoni M., Mercado-Blanco J. & Villar R. (2021). Functional traits of olive varieties and their relationship with the tolerance level towards Verticillium Wilt. *Plants*, 10 (6) : 1079.
- Carrión Y., Ntinou M. & Badal E. (2010). *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the Early–Middle Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 29 (7-8) : 952-968.
- Cartwright M. (2016). The Olive in the Ancient Mediterranean. *World History Encyclopedia*.
- Daget P. (1977). Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques d'après le système d'Emberger. *Vegetatio*, 34 (2) : 87-103.
- de Saporta G. (1873). Etudes sur la végétation du sud-est de la France à l'époque Tertiaire. Révision de la flore des Gypses d'Aix. *Annales des Sciences Naturelles de Paris*, 17 (1) : 1-181.
- Foxhall L. (2007). *Olive cultivation in ancient Greece: seeking the ancient economy*. Oxford University Press, Oxford, 294p.
- Gutierrez A.P., Ponti L. & Cossu Q.A. (2009). Effects of climate warming on Olive and olive fly (*Bactrocera oleae* (Gmelin)) in California and Italy. *Climatic Change*, 95 : 195-217.
- Kassout J. (2019). *Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (Olea europaea L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier, Université Abdelmalek Essaâdi (Tétouan, Maroc), 242 p.
- Kaniewski D., Van Campo E., Boiy T., Terral J.-F., 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 B. & El Bakkali A. (2018). Primary selection and secondary diversification: two key processes in the history of olive domestication. *International Journal of Agronomy*, 2018 : 1-9.
- Kislev M.E., Nadel D. & Carmi I. (1992). Epipalaeolithic (19.000BP) cereal and fruit diet at Ohalo II, Sea of Galilee, Israel. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73 : 161-166.
- Lionello P., Malanotte-Rizzoli P., Boscolo R.,

- Alpert P., Artale V., Li L., Luterbacher J., May W., Trigo R., Tsimplis M., Ulbrich U. & Xoplaki E. (2006). The Mediterranean climate: An overview of the main characteristics and issues. *Developments in Earth and Environmental Sciences*, 4 : 1-26.
- Milla R. & Reich P.B. (2007a). Correction for Milla and Reich. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1629) : 3184-3184.
- Milla R. & Reich P.B. (2007b). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1622) : 2109-2115.
- Moriondo M., Stefanini F.M. & Bindi M. (2008). Reproduction of olive tree habitat suitability for global change impact assessment. *Ecological Modeling*, 218 (1-2) : 95-109.
- Palamarev E. (1989). Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Syst Evol*, 162 : 93-107.
- Papazarkadas N. (2011). *Sacred and public land in ancient Athens 1*. Oxford Univ. Press, Oxford, 395 p.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M. & Tampucci D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31 (2) : 444-457.
- Progoulakis G. & Bournova E. (2001) Le monde rural grec, 1830-1912. *Ruralia*, 8 : 16-45.
- Rallo L., Barranco D., Díez C. M., Rallo P., Suárez M.P., Trapero C. & Pliego-Alfaro F. (2018). Strategies for Olive (*Olea europaea* L.) Breeding: Cultivated Genetic Resources and Crossbreeding. In : J.M. Al-Khayri, S.M. Jain & D.V. Johnson (eds.), *Advances in Plant Breeding Strategies: Fruits*, pp. 535-600. Springer, Cham.
- Tanasijevic L., Todorovic M., Pereira L., Pizzigalli C. & Lionello P. (2014). Impacts of climate change on olive crop evapotranspiration and irrigation requirements in the Mediterranean region. *Agricultural Water Management*, 144 : 54-68.
- Terral J.-F. & Arnold-Simard G. (1996). Beginnings of olive cultivation in Eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quaternary Research*, 46 : 176-185.
- Terral J.-F. (1997). Débuts de la domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale, mise en évidence par l'analyse morphométrique appliquée à du matériel anthracologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324 (5) : 417-425.
- Terral J.-F. (1997). *La domestication de l'olivier (Olea europaea L.) en Méditerranée nord occidentale : approche morphométrique et implications paléoclimatiques*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2.
- Terral J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *Journal of Archaeological Science*, 27 : 127-133.
- Terral J.-F., Alonso N., Buxo R., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marinval P., Perez G., Pradat B. & Alibert P. (2004a). Historical Biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to Biological and Archaeological material. *Journal of Biogeography*, 31: 63-77.
- Terral J.-F., Badal E., Heinz C., Roiron P., Thiébaud S. & Figueiral I. (2004b). A hydraulic conductivity model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, 85 (11) : 3158-3165.

Zohary D. & Spiegel-Roy P. (1975).  
Beginnings of fruit growing in the Old  
World. *Science*, 187 : 319-327.  
Zohary D., Hopf M. & Weiss E. (2012).  
*Domestication of plants in the Old World: the*

*origin and spread of cultivated plants in  
Southwest Asia, Europe, and the  
Mediterranean Basin.* Oxford University  
Press, Oxford, 264 p.

ANNEXE 1. Table des corrélations entre les variables «Longueur (LL)», «Largeur (LW)», «Aire (LA)», «Périmètre (LP)», «Masse fraîche (LFM)», «Masse sèche (LDM)», «Longueur/Largeur (LL/LW)», «Masse sèche par unité de surface (LMA)», «Teneur en masse sèche (LDMC)», «Circularité (C)» et «Surface foliaire spécifique (SLA)» et les facteurs pour l'ACP du groupe Ouest-Mosaïque. Les variables expliquant le plus de facteurs sont en gras.

<i>Facteurs (colonnes)</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F3</i>	<i>F4</i>	<i>F5</i>
<i>Variables (lignes)</i>					
<i>LL</i>	<b>0,780</b>	0,296	0,478	0,098	0,218
<i>LW</i>	<b>0,699</b>	-0,332	-0,390	0,238	-0,384
<i>LA</i>	<b>0,974</b>	0,090	0,045	0,099	-0,024
<i>LP</i>	<b>0,682</b>	0,472	0,374	-0,202	-0,349
<i>LFM</i>	0,551	0,471	<b>-0,612</b>	-0,209	0,188
<i>LDM</i>	0,390	<b>0,779</b>	-0,405	0,220	0,044
<i>LL/LW</i>	-0,121	0,488	<b>0,759</b>	-0,023	0,363
<i>LMA</i>	<b>-0,697</b>	0,466	-0,446	0,074	-0,032
<i>LDMC</i>	-0,349	0,293	0,382	<b>0,773</b>	-0,197
<i>SLA</i>	0,375	<b>-0,738</b>	0,450	-0,026	-0,013
<i>C</i>	0,398	<b>-0,526</b>	-0,398	0,391	0,497

ANNEXE 2. Table des corrélations entre les variables et les facteurs pour l'AFD des variétés d'olivier de tous les groupes avec les variables expliquant le plus de facteurs en gras.

<i>Facteurs (colonnes)</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F3</i>	<i>F4</i>	<i>F5</i>	<i>F6</i>	<i>F7</i>	<i>F8</i>	<i>F9</i>	<i>F10</i>	<i>F11</i>
<i>Variables (lignes)</i>											
<i>LL</i>	<b>0,892</b>	0,299	0,097	0,180	0,166	-0,126	-0,093	0,117	-0,008	0,074	0,043
<i>LW</i>	<b>0,832</b>	0,158	0,375	0,093	-0,021	-0,102	0,177	-0,135	-0,185	0,138	0,140
<i>LA</i>	0,035	0,419	<b>0,654</b>	0,327	0,315	-0,227	-0,103	0,021	-0,181	0,225	0,210
<i>LP</i>	-0,179	<b>0,891</b>	0,143	0,266	0,149	-0,213	-0,086	0,024	-0,014	0,071	-0,051
<i>LFM</i>	0,146	0,381	<b>0,572</b>	0,295	<b>0,572</b>	0,131	0,074	-0,252	-0,035	-0,060	0,041
<i>LDM</i>	0,147	0,261	<b>0,718</b>	0,548	0,278	0,003	0,031	-0,054	0,011	-0,115	0,015
<i>LL/LW</i>	-0,089	0,249	<b>-0,673</b>	0,379	0,255	-0,070	-0,214	0,410	0,171	-0,034	-0,136
<i>LMA</i>	0,106	-0,016	0,113	0,328	-0,083	<b>0,477</b>	0,219	-0,060	0,160	-0,745	-0,038
<i>LDMC</i>	-0,047	-0,145	0,211	0,538	<b>-0,615</b>	-0,101	-0,072	0,344	0,339	-0,003	0,125
<i>SLA</i>	-0,178	0,155	-0,096	-0,376	-0,111	-0,016	-0,179	0,298	<b>-0,458</b>	0,671	0,007
<i>C</i>	0,227	<b>-0,695</b>	0,543	-0,175	0,122	-0,035	0,189	0,147	-0,025	0,135	0,217

ANNEXE 3. Représentation des individus (feuilles) et des barycentres obtenus pour chaque variété dans l'espace défini par les axes 1 et 2. Chaque variété est symbolisée par une couleur avec au centre un symbole représentant le barycentre des échantillons récoltés pour chacune d'entre elles et leurs cercles de confiance.

