

Relations de parenté chez l'olivier méditerranéen : évidences d'une origine sexuée et asexuée dans la diversification variétale

Moukhli A., Essalouh L., El Bakkali A., Gurbuz M., El Modafar C., Khadari B.

in

Ater M. (ed.), Essalouh L. (ed.), Ilbert H. (ed.), Moukhli A. (ed.), Khadari B. (ed.).
L'oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques

Montpellier : CIHEAM

Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 118

2016

pages 95-107

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=00007170>

To cite this article / Pour citer cet article

Moukhli A., Essalouh L., El Bakkali A., Gurbuz M., El Modafar C., Khadari B. **Relations de parenté chez l'olivier méditerranéen : évidences d'une origine sexuée et asexuée dans la diversification variétale.** In : Ater M. (ed.), Essalouh L. (ed.), Ilbert H. (ed.), Moukhli A. (ed.), Khadari B. (ed.). *L'oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques.* Montpellier : CIHEAM, 2016. p. 95-107 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 118)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

Relations de parenté chez l'olivier méditerranéen : évidences d'une origine sexuée et asexuée dans la diversification variétale

Abdelmajid Moukhli ^{1,5}, Laïla Essalouh ², Ahmed El Bakkali ³, Melek Gurbuz ⁴,
Cherkaoui El Modafar ⁵ et Bouchaïb Khadari ²

¹ INRA, CRRA de Marrakech, U.R. Amélioration Génétique des Plantes et de la Qualité (URAPQ),
Menara Guéliz, B.P. 533, 40000 Marrakech, Maroc

² INRA-CBNMed-Montpellier SupAgro, UMR 1334 Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes
(AGAP), 34070 Montpellier, France

³ INRA, CRRA-Meknès, U.R. Amélioration des Plantes et Conservation des Ressources Phytogénétiques
(APCRPG), B.P. 578, Meknès, Maroc

⁴ Olive Research Station, Université Cad. No : 43 Bornova 35100 Izmir, Turkey

⁵ Laboratoire de Biotechnologie, Valorisation et Protection des Agroressources,
Faculté des Sciences et Techniques Guéliz, B.P. 618, 40 000 Marrakech, Maroc

Résumé. Dans les agroécosystèmes traditionnels comme ceux du nord du Maroc, les processus de diversification variétale chez l'olivier combinent la sélection à partir de semis et la mutation somaclonale. Ces processus, sont-ils, caractéristiques de tous les agroécosystèmes du pourtour méditerranéen ? En s'appuyant sur une analyse des variétés méditerranéennes (collection mondiale OWGB Marrakech, collections françaises et turques) à l'aide de 24 loci microsatellites, l'étude a été réalisée selon deux approches : i) analyse des proximités génétiques et ii) analyse des relations de parenté. La comparaison deux à deux des 667 accessions analysées montre que 442 paires sont distinctes par trois allèles au plus, correspondant vraisemblablement à des variations somaclonales liées à une multiplication massive des variétés importantes. En éliminant ces accessions (169), les variétés méditerranéennes sont classées en 497 génotypes clairement identifiés (distincts par au moins 3 allèles). Les relations de parenté sont totalement (les deux parents identifiés) ou partiellement (un des deux parents identifiés) déterminées pour 9,6 et 29%, alors qu'elles ne sont pas identifiées pour 305 variétés (61,4%). Ces résultats sont expliqués par les processus de sélection et de diversification à partir du semis qui est vraisemblablement le résultat de flux de gènes entre les oléastres locaux et les oliviers cultivés. Cette hypothèse est particulièrement plausible dans les agroécosystèmes traditionnels où deux mécanismes sont conjugués par les pratiques paysannes, le semis et la clonalité. Ces deux mécanismes de diversification semblent caractériser tous les agroécosystèmes traditionnels du pourtour méditerranéen en adéquation avec nos résultats qui portent sur les variétés méditerranéennes (OWGB Marrakech, collections française et turque). En proposant l'olivier comme un modèle d'étude de la diversification variétale conjuguant le semis et la clonalité, ce travail souligne l'importance des pratiques paysannes dans la conservation et la valorisation des ressources génétiques locales.

Mots-clés. Flux de gènes - Diversification - Mutations somatiques - Pedigree - Semis - Multiplication végétative - *Olea europaea* L. - Bassin méditerranéen

Title. Relationship in the Mediterranean olive tree: evidence of sexual and asexual origin in the varietal diversification

Abstract. *The relative importance of seeds and pollen genes flow in olive's varieties diversification and the somatic mutations accumulated during the history of the vegetative spread of olive's varieties in the Mediterranean Basin are presented according to a parentage analysis approach. For cultivated olive trees, the new genotypes issued from cross between known varieties are less represented in the analyzed samples. Sexual selection of wild or feral olives and asexual variation are equally represented in the Mediterranean Basin. The process of diversification of the cultivated olive trees combines asexual variations caused by mutation in the vegetative propagation with sexual variations obtained by spontaneous sowing seeds. Pairwise comparisons show that varieties whose differ by less than three loci are important reflecting*

*Options Méditerranéennes, A 118, 2016 - L'Oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours :
pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques*

an asexual variation. Similarly, the number of accessions whose relatives have not been revealed by parentage analysis is large, suggesting a selection of local seeding involving wild or feral olives trees. This study show that farmers combine the advantage offered by sexual reproduction in creating diversity and the benefits of fixing the desired characters offered by vegetative propagation to obtain new varieties with better adaptation to environmental changing conditions. Our results also show that farmers benefit from the immediate advantage offered by asexual mutation variability to maintain their best genotypes from recombination effect while offering their varieties new desired traits to their needs. Furthermore, our results show in the case of Morocco, genomes displacement and asexual variations are important in olive varietal diversification compared to France, Spain, where the seed selection appears more important in varietal diversification.

Keywords. Gene flow - Diversification - Mutation - Pedigree - Pollen - Seed - *Olea europaea* L. - Mediterranean Basin

Introduction

L'olivier (*Olea europaea* L.) est une espèce méditerranéenne. Sa production dans l'Union Européenne représente plus de 67,31 % de la production mondiale estimée à 22,039 millions de tonnes (FAOSTAT-Website, le 22-04-2016). Son importance économique, sociale et écologique varie d'un pays à un autre. Un grand nombre de variétés sont présentes dans les pays du bassin méditerranéen (BM). Une collection mondiale de variétés, issue de 14 pays méditerranéens (WOGB de Marrakech) a été mise en place sous l'égide du COI (Conseil Oléicole International) au domaine expérimentale de Tessaout (INRA, CRRA de Marrakech). Cette collection a été caractérisée à l'aide de marqueurs moléculaires de l'ADN nucléaire et cytoplasmique. Les résultats montrent un niveau élevé de diversité génétique structurée en trois pools : Est, Centre et Ouest de la Méditerranée (Haouane *et al.*, 2011 ; El Bakkali, 2013). Ces travaux ont également mis en évidence des cas d'homonymie et de synonymies, comme dans le cas des variétés françaises (Khadari *et al.*, 2003) et iraniennes (Noormohammadi *et al.*, 2009a).

L'hypothèse d'une diversification locale avec un apport autochtone pour la majorité des variétés fût admise par plusieurs auteurs (Belaj *et al.*, 2001 ; Besnard *et al.*, 2001a ; Khadari *et al.*, 2007). En effet, Besnard *et al.* (2001a) proposent un scénario marqué par une diffusion est-ouest des oliviers domestiqués avec néanmoins quelques sélections locales à partir de populations d'oléastres de l'Ouest de la Méditerranée. C'est vraisemblablement le cas pour les variétés comme Picholine du Languedoc, Lechin de Séville et Zinzala (Besnard *et al.*, 2001b). D'autres auteurs, comme Angiolillo *et al.* (1999), Bronzini de Caraffa *et al.* (2002) et Baldoni *et al.* (2006) rejettent l'hypothèse d'une domestication locale pour les variétés cultivées dans les îles de la Méditerranée occidentale (la Sardaigne, la Sicile et la Corse). En effet, selon ces auteurs, l'origine allochtone serait le facteur déterminant dans la diversification variétale de l'olivier dans ces îles. Néanmoins, pour les variétés Sardes, l'origine autochtone n'est pas totalement exclue par Erre *et al.* (2010).

En plus d'un apport allochtone plus ou moins conséquent, la diversification variétale chez l'olivier s'appuie sur des sélections paysannes à partir d'arbres issus de semis et de multiplication végétative par greffage ou bouturage d'un même clone, faisant intervenir deux mécanismes biologiques : la reproduction sexuée et la mutation somaclonale. Les variations génétiques entre variétés, mises en évidence par de nombreuses études, sont expliquées par l'un des deux mécanismes ou parfois par les deux. Wiesman *et al.* 1998 (pour la variété « Nabali »), Mekuria *et al.*, 1999 (pour la variété « Verdale ») et Noormohammadi *et al.*, 2009a (pour des variétés iraniennes) expliquent les variations génétiques observées comme résultat d'une reproduction sexuée. De même, Banilas *et al.* (2003) ont détecté une grande diversité génétique dans les différentes accessions de « Ladolia ». Les accessions partageant des indices de similarité génétique élevés (> 0,9) ont été classées sous un même génotype, alors que les accessions partageant des valeurs faibles (<0,4) ont été considérées comme des génotypes issus de la reproduction sexuée. En outre, l'étude de la diversité génétique par les

marqueurs microsatellites (SSR) des oliveraies anciennes du Liban (Rony *et al.*, 2009), indique la coexistence de variations d'origine sexuée et de variations somatiques avec des coefficients de similitude entre les arbres oscillant de 0,70 à 0,99 respectivement. Par rapport au clone majoritaire de la variété « Picholine marocaine » (PM), El Bakkali *et al.* (2013) considèrent que les oliviers avec des profils moléculaires (génotypes) présentant un nombre élevé d'allèles SSR différents (>8 allèles) comme des sélections paysannes obtenues à partir de semis spontané de graine.

Des variations attribuées à des mutations somatiques ont été observées chez des oliviers issus de différents pays oléicoles (Mekuria *et al.*, 1999 ; Cipriani *et al.*, 2002 ; Lopes *et al.*, 2004 ; Belaj *et al.*, 2004 ; Taamalli *et al.*, 2008 ; Khadari *et al.*, 2003. Noormohammadi *et al.*, 2009b ; Rony *et al.*, 2009 ; El Bakkali *et al.*, 2013). Dans l'étude génétique des oliviers prospectés et sélectionnés par l'INRA Meknès, El Bakkali *et al.* (2013) montrent la présence d'individus étroitement liés à la variété « PM » se distinguant par un nombre limité d'allèles (1-6 allèles différents).

Diez *et al.* (2014) montrent qu'il y a des déplacements de génomes entiers d'une région à une autre. Ces auteurs indiquent que la variété « Mission Nieland » est le résultat d'introduction de la « PM » au XVIII^e siècle en Californie (USA). Des cas de déplacement de variétés suite à la conquête de la Croatie par les turcs ont été suggérés par Ercisli *et al.* (2012). Ces auteurs ont observé des profils SSR similaires chez les individus de deux paires de variétés composées à la fois de variétés croates et turques (« MuskaBuža » et « Levantinka » ; « VLMD6 » et « Drobnica »). L'introduction d'individus issus de populations génétiquement hétérogènes, peut favoriser un brassage génétique et générer de la diversité génétique (Moukhli *et al.*, 2011). L'olivier (*Olea europaea* L.) constitue un modèle intéressant pour l'étude des mécanismes de diversification impliquant le semis (flux de gènes entre oléastres et oliviers cultivés) et la multiplication végétative (déplacements de boutures et de greffons). Dans cette étude, nous proposons une analyse intégrative de la diversification variétale d'origine asexuée et sexuée par une première approche basée sur l'analyse de proximités génétiques entre variétés et par une deuxième approche qui s'appuie sur les analyses de parenté, en utilisant les marqueurs SSR. Dans ce travail, ces processus de diversification seront discutés par rapport aux études sur les pratiques paysannes et dans l'optique de la conservation et la valorisation des ressources génétiques locales.

I – Matériels et méthodes

1. Collections de variétés d'olivier

Les 667 arbres analysés sont issus de : i) la collection variétale mondiale à l'INRA Marrakech (WOGB de Marrakech) avec 471 accessions originaires de 14 pays méditerranéens : Algérie (37 accessions), Croatie (15), Chypre (18), Egypte (18), France (12), Grèce (17), Italie (136), Liban (06), Maroc (23), Portugal (14), Slovénie (8), Espagne (86), Syrie (60) et Tunisie (21) ; ii) la collection française sur l'île de Porquerolles (FOCB Porquerolles) avec 118 accessions dont 13 variétés principales en France et iii) la collection turque à Bornova avec 78 accessions (Station de recherche sur l'olivier Bornova, Izmir).

2. Analyses moléculaires

L'ADN génomique a été extrait à partir de 100 mg de jeunes feuilles selon le protocole décrit par Khadari *et al.* (2007). L'analyse du polymorphisme de l'ADN nucléaire de l'ensemble des échantillons a été réalisée à l'aide de 24 marqueurs SSR choisis sur la base de leur polymorphisme élevé, leur reproductibilité et leur amplification claire El Bakkali *et al.*, (2013). L'amplification PCR (Polymerase Chain Reaction) a été réalisée dans un volume total de 20 µl contenant 20 ng d'ADN génomique, tampon PCR x1, 1,5 mM MgCl₂, 0,2 M de chaque dNTP, 0,1 U de Taq Polymérase et 2 pmol de chaque amorce. Elle a été réalisée selon le programme suivant : dénaturation initiale à 94 °C (5 min), 35 cycles (30 s à 94 °C (phase dénaturation), 60 s

à 50°C, 55°C ou 57°C selon les conditions de chaque amorce (phase d'hybridation) et 60 s à 72°C (élongation) ; et une phase d'élongation finale (10 min à 72°C). Les produits d'amplification de l'ADN nucléaire ont été révélés en présence de GeneScan 400 HD-Rox, comme marqueurs de taille, en utilisant une électrophorèse capillaire à l'aide du séquenceur ABI Prism 3130XL (Genetic Analyzer, Applied BioSystems) et analysés avec le logiciel GENEMAPPER 3.7 (Applied BioSystems).

3. Comparaison des profils microsatellites

Sur la base des données microsatellites (SSRs), tous les doublons (profils SSR identiques entre arbres), les couples d'individus présentant des différences de moins de 3 allèles (paires d'individus très proches génétiquement) ont été identifiés. Ces données sur les proximités génétiques ont été utilisées pour identifier les accessions d'oliviers très proches génétiquement et pour pister les déplacements de variétés dans/ou entre pays méditerranéens. Le nombre des allèles par locus, l'hétérozygotie observée (Ho) et attendue (He) ; ont été estimés en utilisant le programme MICROSATELLITE TOOLKIT 3.1 développé sur Excel (Park, 2001).

4. Analyse de parenté

L'analyse de parenté a été réalisée sur l'ensemble des données microsatellites nucléaires des génotypes uniques en utilisant le logiciel FAMOZ (Gerber *et al.*, 2003). Un écart à un locus a été accepté pour tenir compte des erreurs de génotypage, présence de mutation, comme proposé par Lacombe *et al.* (2012) pour la vigne. Des LOD scores ont été attribués par FAMOZ à chaque parent et aux paires de parents possibles. Le LOD score est la probabilité pour un individu d'être le parent d'un génotype donné divisé par la probabilité pour que les deux individus soient sans rapport de parenté (Gerber *et al.*, 2003).

II – Résultats

L'analyse génétique des accessions appartenant aux trois collections variétale (WOGB Marrakech, FOGB Porquerolles et la collection turque) à l'aide des 24 marqueurs SSR a permis d'identifier 497 génotypes distincts par 3 allèles au moins. La diversité génétique estimée à partir de ces génotypes est relativement élevée avec une hétérozygotie attendue de l'ordre de 0,769 (Tab. 1).

Tableau 1. Diversité génétique de l'olivier cultivé méditerranéen, estimée sur la base de l'analyse de 497 génotypes à l'aide de 24 loci microsatellites

Hétérozygotie attendue (He)	Ecart-type (He)	Hétérozygotie observée (Ho)	Ecart-type (Ho)
0,7686	0,0249	0,7590	0,0039

1. Examen des proximités génétiques entre accessions

La comparaison deux à deux des accessions analysées selon le nombre d'allèles distincts montre que la majorité des variétés sont clairement caractérisées par des profils moléculaires spécifiques (profil multiloci basé sur 24 marqueurs SSR). Seules 442 paires d'accessions sont génétiquement très proches car elles ont des profils moléculaires distincts par trois allèles au plus (Fig. 1).

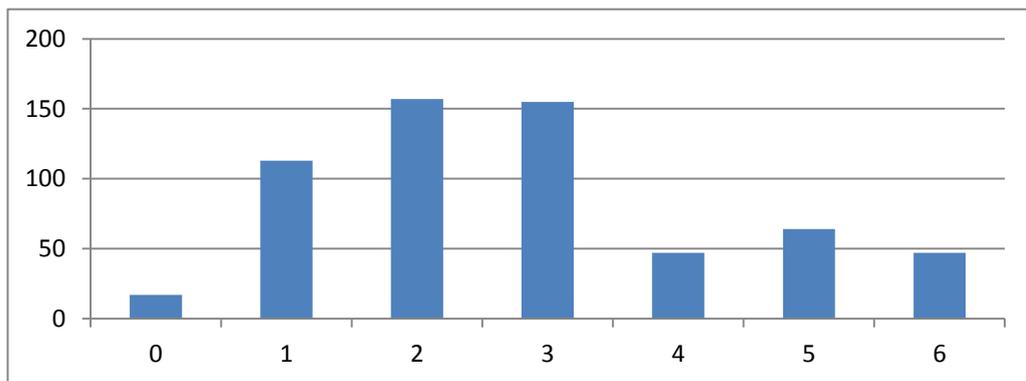


Figure 1. Nombre de paires de profils moléculaires selon le nombre d'allèles distincts par paire

La répartition géographique par pays du nombre de paires d'accèsions génétiquement très proches (distinctes par trois allèles au plus) montre que les proximités génétiques entre variétés sont importantes (plus de 15% de paires d'accèsions, Fig. 2) dans quatre pays : Italie, Chypre, Turquie et Syrie. Les paires d'accèsions, en provenance du Portugal et de l'Egypte (Fig. 3), sont distinctes par plus de 4 allèles, probablement en raison d'une caractérisation morphologique et génétique préalable à leur introduction en collection mondiale OWGB Marrakech.

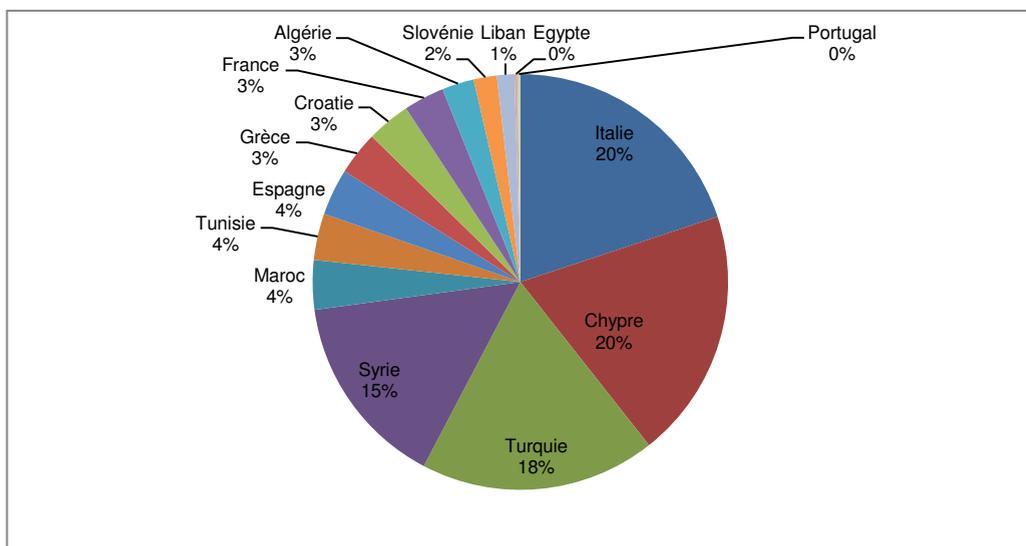


Figure 2. Répartition géographique des variations moléculaires entre paires d'accèsions au niveau de 3 allèles distincts au plus

Le nombre de paires d'accèsions en provenance d'Italie et de Chypre, lorsque les deux accèsions appartiennent au même pays, est supérieur à celui composé par des accèsions issues de deux pays. A l'opposé, pour les accèsions en provenance de Turquie et de Syrie, il y a plus de paires d'accèsions issues de deux que d'un seul pays. En dépit du faible nombre de paires d'accèsions très proches génétiquement, cette tendance est également notée pour les variétés en provenance de Tunisie, Grèce, Slovénie et Liban (Fig. 3).

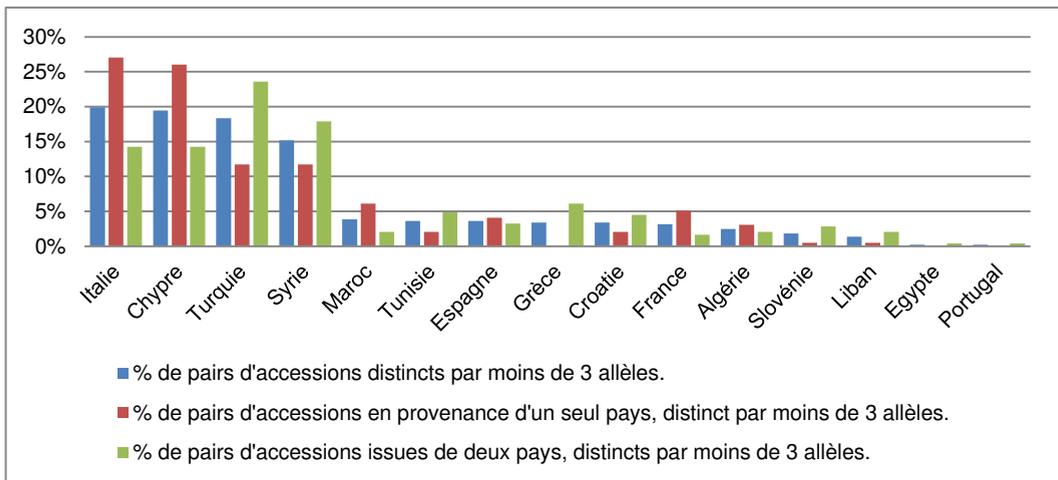


Figure 3. Importance des proximités génétiques entre paires d'accessions en provenance d'un ou deux pays

2. Analyse des relations de parenté entre variétés méditerranéennes

L'étude est réalisée sur 497 génotypes clairement caractérisés et qui sont distincts par au moins 3 allèles tout en éliminant les accessions avec des proximités génétiques et dont le nombre d'accessions est élevé et dont les relations de parentés ne sont pas mises en évidence (61,36%, Tab. 2). Ces relations de parenté sont complètement ou partiellement identifiées pour 48 (9,65%) et 144 accessions (29%), respectivement (Tab. 3).

Tableau 2. Nombre de génotypes, distincts par au moins 3 allèles, retenu pour l'étude des relations de parenté

Nombre d'accessions analysées	Nombre d'accessions éliminées de l'étude	Nombre de génotype retenus
667	169 (25 %)	497 (75 %)

Tableau 3. Mise en évidence totale ou partielle des relations de parenté des variétés méditerranéennes

	Nombre Total de génotype	Accessions en relations de parenté avec deux parents	Accessions en relations de parenté avec un seul parent	Parenté non révélée
Nombre d'accessions	497	48	144	305
%	100	9,65	28,97	61,36

L'examen de la répartition géographique des accessions dont les relations de parenté n'ont pas été mises en évidence montre des pourcentages élevés (Fig. 4) en France (29%), Italie (21%), Espagne (14%) et la Turquie (11%).

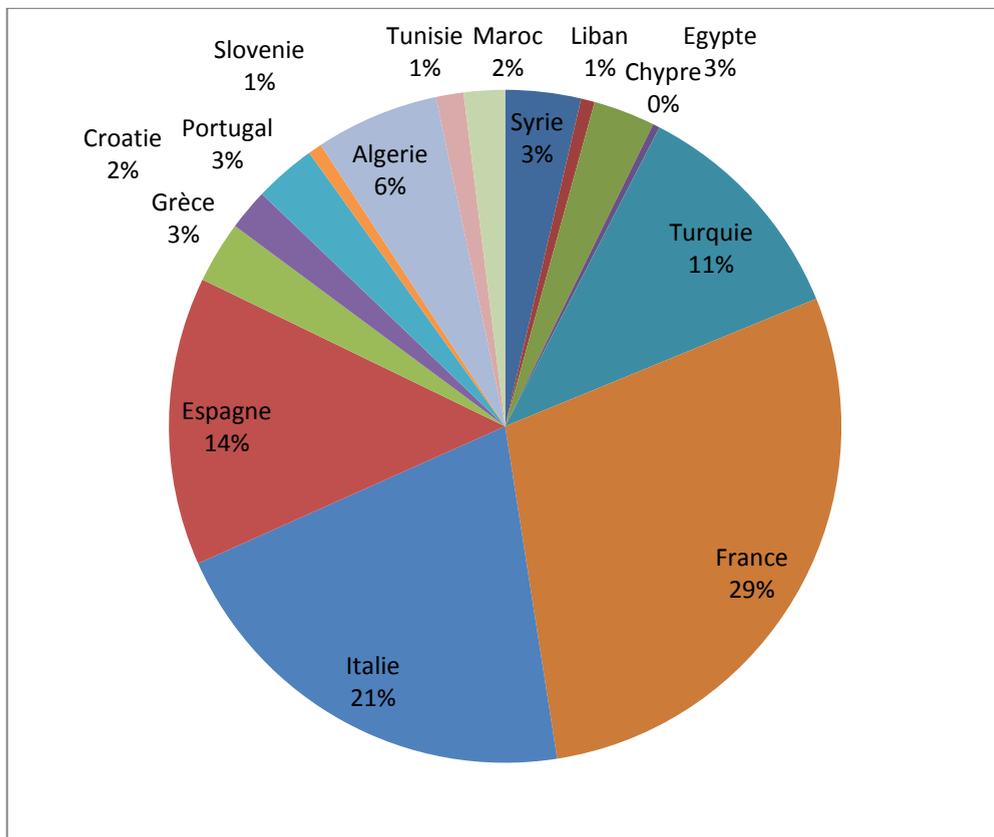


Figure 4. Répartition géographique des accessions méditerranéennes dont les relations de parenté ne sont pas mises en évidence

Les relations de parenté complètes (quand les deux parents ont été révélés, Tab. 4), ou partielles (un seul parent identifié, Tab. 5) montrent l'existence de croisements probables entre accessions d'origines géographiques diverses. A titre d'exemple, trois accessions Bouchouika, Dahbia et PM2_1202 originaires du Maroc ont des relations de parenté avec des accessions ibériques.

Tableau 4. Liste des accessions dont les deux parents sont identifiés

N°	Accession	N° Parent 1	Parent 1	N° Parent 2	Parent 2
30	PM2 1202	55	Zitoune DK	188	Mollar de cieza=Meloncillo
6	ZDH4	30	PM2 1202	55	Zitoune DK
178	NocellaraMessinese	10	Jemri	415	Marsaline
18	Dahbia	85	STANBOULI	196	AzeitoneiraAzeiteira
289	Maremmano	34	JLOT	117	Grappolo
69	Filare	111	Morcaio	198	Cayet roux
318	Abunara	46	DERAS	431	Zalmati Nord
135	Gremignolo di Bolgheri	63	ANSASI	67	BISSANI
375	Lastovka	63	ANSASI	135	Gremignolo di Bolgheri
173	KORAKOU	65	DOEBLI	76	SHAMI MODABL
89	Gordale Sevillana Dofi	162	Aguenaou	265	Machorron
475	Boude	292	Santa CaterinaDofi	94	Redondal
11	Blanquette de Guelma	102	TARABELSI	118	Lefkosisa
13	Bouchouika	147	Negrillo de Iznalloz	105	Habichuelero de Grazalema
190	PIDICUDDARA	10	Jemri	431	Zalmati Nord
311	Salonenque	135	Gremignolo di Bolgheri	556	Salonenque

Tableau 5. Exemple de relations de parenté partielles (un seul parent identifié)

N°	Accession	N° Parent 1	Parent 1	?
196	AzeitoneiraAzeiteira	85	STANBOULI	P2_196
67	BISSANI	405	KHASHABI	P2_67
415	Marsaline	63	ANSASI	P2_415
76	SHAMI MODABL	65	DOEBLI	P2_76
431	Zalmati Nord	46	DERAS	P2_431
198	Cayet roux	111	Morcaio	P2_198
162	Aguentaou	292	Santa CaterinaDofi	P2_162
265	Machorron	475	Boude	P2_265
117	Grappolo	106	Olivo di san Lorenzo	P2_117
292	Santa CaterinaDofi	642	Tavşanyüreği	P2_292
94	Redondal	392	Racimal	P2_94
118	Lefkosia	179	PERISTERONA 2	P2_118
105	Habichuelero de Grazalema	157	Dafnelia	P2_157
556	Salonenque	63	ANSASI	P2_556
33	OZ1	30	PM2 1202	P2_33

III – Discussion

Le mode de propagation des variétés d'olivier le plus communément pratiqué est la multiplication végétative à l'identique par bouturage ou par greffage. A partir d'un clone majoritaire qui caractérise une variété donnée, des variantes moléculaires (allèles microsattellites) peuvent apparaître aboutissant à plusieurs clones qui sont souvent minoritaires. Le cas de « Zitoun Beldi » ou « PM » qui est une variété massivement cultivée au Maroc et depuis au moins la période romaine (Khadari et Moukhli, soumis), est particulièrement illustratif. En effet, El Bakkali *et al.* (2013) montrent la présence de variations somaclonales au sein des oliviers sélectionnés par l'INRA Meknès, qui se distinguent du clone majoritaire de la variété « PM » par moins de 6 allèles SSR nucléaires. Ce cas montre clairement que la multiplication massive de cette variété, qui s'opère à la fois dans l'espace (présence de cette variété dans toutes les zones oléicoles marocaines) et sur un temps long (variété cultivée depuis au moins le 1^{er} siècle après J.-C.), est à l'origine de ces variations somaclonales. Ce type de mutations a été

également décrit pour deux variétés traditionnelles locales du Maroc, « Bouchouk » (El Bakkali *et al.*, 2013) et « Meslala » (Haouane, 2012). Ce dernier auteur, signale que parmi 127 260 paires accessions construites par les 505 génotypes identifiés, 366 paires seulement (0,28%) représentaient des individus génétiquement très proches et qui sont distincts par moins de 7 allèles différents (Haouane *et al.*, 2011).

De même, Gemas *et al.* (2004) montrent que la variété « Galega » multipliée massivement au Portugal est un mélange de génotypes différents dont quelques-uns sont génétiquement très proches et peuvent être considérés comme des mutations somaclonales.

Notre étude met en évidence la présence de variantes moléculaires, qui peuvent être considérées comme mutations somaclonales pour les variétés massivement multipliées par voie végétative. Cependant, nous n'avons pas pu déterminer les relations de parenté complète pour une grande partie des variétés analysées (61,36%). Des résultats similaires ont été obtenus sur la collection mondiale de Cordoue (OWGB Cordoba, Espagne) par Diez *et al.* (2014). Ces résultats peuvent être expliqués par des processus de sélection et diversification au niveau local à partir de croisements entre oléastres et oliviers cultivés (Besnard *et al.*, 2001a ; Haouane, 2012). Les études sur les pratiques paysannes montrent, en effet, que l'olivier issu de semis fait partie intégrante des agroécosystèmes traditionnels comme ceux dans le nord du Maroc et fait l'objet d'une sélection continue qui parfois aboutit à la multiplication végétative d'arbres remarquables (Haouane, 2012). Il y a donc un continuum entre les agroécosystèmes à olivier et les oléastres qui est plus ou moins nourri par les flux de gènes entre ces deux entités (Moukhli *et al.*, 2011 ; Haouane, 2012). Les variétés dont les relations de parenté ne sont pas déterminées et celles dont un seul parent est identifié sont probablement le résultat de flux de gènes entre les oléastres locaux et les oliviers cultivés (Besnard *et al.*, 2001b ; Khadari *et al.*, 2007). Cette hypothèse est particulièrement plausible dans un contexte de diversification locale conjuguant les pratiques de semis à celles du clonage comme dans le cas des agroécosystèmes à figuier (Achtak *et al.*, 2010). La coexistence de variétés issues de semis (reproduction sexuée) et de variétés issues de mutations somaclonales (multiplication végétative ou reproduction asexuée) est une caractéristique de l'olivier dans les agroécosystèmes traditionnels méditerranéens qui est décrite par plusieurs études. Belaj *et al.* (2004) ont montré un niveau élevé de polymorphisme par les marqueurs RAPD et AFLP en analysant 8 clones de la variété « Arbequina » et 7 clones de « Manzanilla de sevilla ». Ils expliquent ces résultats par une origine sexuée pour deux accessions « Arbequina » et par des variations somaclonales pour deux accessions « Manzanilla de sevilla ». De même, les travaux de Gemas *et al.* (2004) et de Lopes *et al.* (2007) indiquent que la variété « Galega » est constituée d'un mélange de clones obtenus par les deux processus de variation génétique : mutations somatiques et reproduction sexuée. Les pratiques de sélection à partir de semis (reproduction sexuée) chez les espèces à propagation végétative comme le manioc et l'igname ont été bien documentées par Mckey *et al.* (2010). Chez l'olivier, nos travaux montrent que les pratiques paysannes dans les agroécosystèmes du nord du Maroc permettent de maintenir des oliviers issus de semis (reproduction sexuée), des oléastres et des oliviers cultivés, ce qui fait de ce type d'agroécosystème un réel incubateur de la diversité génétique et variétale (Moukhli *et al.*, 2011) comme dans le cas du figuier (Achtak *et al.*, 2010).

Conclusion

En s'appuyant sur les travaux antérieurs et notamment ceux qui portent sur les pratiques paysannes, notre étude génétique sur les variétés méditerranéennes (collection mondiale OWGB Marrakech, collections variétales française et turque) propose une vue globale sur le processus de diversification de l'olivier cultivé. Ce processus combine à la fois la variation asexuée traduite par les mutations somaclonales liées à la propagation végétative et la variation d'origine sexuée obtenue par le semis spontané des noyaux d'olives. En effet, le nombre élevé de paires d'accessions distinctes par 3 allèles au plus est un bon indicateur de l'importance de la variation somaclonale liée à une multiplication végétative massive pour des

variétés importantes comme la « PM » (Khadari *et al.*, 2007). Par ailleurs, le nombre élevé d'accessions dont les relations de parenté n'ont pas été déterminées est également un bon indicateur de l'importance des flux de gènes d'oléastres locaux dans les processus de diversification variétale. Ces deux mécanismes de diversification, semis et clonalité, semblent caractériser tous les agroécosystèmes traditionnels du pourtour méditerranéen puisque nos résultats portent sur les variétés méditerranéennes (OWGB Marrakech, collections française et turque). Les pratiques paysannes combinent alors les avantages qu'offre la reproduction sexuée, en matière de création de la diversité, aux avantages de la fixation des caractères désirés qu'offre la multiplication végétative pour l'obtention de variétés ayant une meilleure adaptation aux conditions écologiques et climatiques fluctuantes. Notre étude souligne l'importance des pratiques paysannes dans la conservation et la valorisation des ressources génétiques locales.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Ch. Tollon et S. Santoni (INRA Montpellier, UMR AGAP), R. Rivallan et P. Mournet (CIRAD Montpellier, UMR AGAP) pour leur soutien dans les analyses microsatellites. Ils remercient également V. Laucou et T. Lacombe (INRA Montpellier, UMR AGAP) pour leurs conseils pour les analyses de parenté. Cette étude a bénéficié du soutien par la Fondation Agropolis OliveMed n°1202-066 (Labex Agro ANR-10-Labex-0001-01), la coopération franco-marocaine PRAD 14-03 CoreOlive et la coopération franco-turque Bosphore BosGenOlive.

Références

- Achtak H., Ater M., Oukabli A., Santoni S., Kjellberg F., Khadari B. (2010).** Traditional agrosystems as conservatories and incubators of cultivated plant varietal diversity: the case of fig (*Ficus carica* L.) in Morocco. *BMC Plant Biology*, n. 10, p. 28. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2229-10-28>
- Angiolillo A., Menuccini M., Baldoni L. (1999).** Olive genetic diversity assessed using amplified fragment length polymorphisms. *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 98, n. 3, p. 411-421. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051087>
- Baldoni L., Cultrera N.G., Mariotti R., Ricciolini C., Arcioni S. et al. (2009).** A consensus list of microsatellite markers for olive genotyping. *Molecular Breeding*, October 2009, vol. 24, n. 3, p. 213-231. <http://dx.doi.org/10.1007/s11032-009-9285-8>
- Baldoni L., Tosti N., Ricciolini C., et al. (2006).** Genetic structure of wild and cultivated olives in the Central Mediterranean Basin. *Annals of Botany*, vol. 98, n. 5, p. 935-942. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcl178>
- Banilas G., Minas J., Gregoriou C., Demoliou C., Kourti A., Hatzopoulos P. (2003).** Genetic diversity among accessions of an ancient olive variety of Cyprus. *Genome*, June 2003, vol. 46, n. 3, p. 370-376.
- Belaj A., Rallo L., Trujillo I., Baldoni L. (2004).** Using RAPD and AFLP Markers to Distinguish Individuals Obtained by Clonal Selection of 'Arbequina' and 'Manzanilla de Sevilla' Olive. *Hortscience*, vol. 39, n. 7, p. 1566-1570. <http://hortsci.ashspublications.org/content/39/7/1566.abstract>
- Belaj A., Trujillo I., de la Rosa R., Rallo L., Giménez M.J. (2001).** Polymorphism and discriminating capacity of randomly amplified polymorphic markers in an olive germplasm bank. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol. 126, n. 1, p. 64-71. <http://journal.ashspublications.org/content/126/1/64.abstract>
- Besnard G., Baradat P., Breton C., Khadari B., Bervillé A. (2001a).** Olive domestication from structure of oleasters and cultivars using nuclear RAPDs and mitochondrial RFLPs. *Genetics, Selection, Evolution*, vol. 33, suppl. 1, p. S251-S268. Colloque national BRG / Conservatoire du patrimoine biologique régional de Midi-Pyrénées. 3, 2000-10-09/2000-10-11, Toulouse (France).

- Besnard G., Baradat P., Bervillé A. (2001b).** Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, February 2001, vol. 102, n. 2, p. 251-258. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051642>
- Bronzini de Caraffa V., Giannettini J., Gambotti C., Maury J. (2002).** Genetic relationships between cultivated and wild olives of Corsica and Sardinia using RAPD markers. *Euphytica*, January 2002, vol. 123, n. 2, p. 263-271. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1014902210530>
- Cipriani G., Marrazzo M.T., Marconi R., Cimato A., Testolin R. (2002).** Microsatellite markers isolated in olive (*Olea europaea* L.) are suitable for individual fingerprinting and reveal polymorphism within ancient cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 104, n. 2, p. 223-228. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220100685>
- Diez C.M., Trujillo I., Martínez-Urdiroz N., Barranco D., Rallo L., Marfil P., Gaut B.S. (2014).** Olive domestication and diversification in the Mediterranean Basin. *New Phytologist*, April 2015, vol. 206, n. 1, p. 436-447. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13181>
- El Bakkali A. (2013).** *Etude de la diversité génétique et construction de Core collections en vue de la génétique d'association chez l'olivier (Olea europaea L.)*. Thèse Doctorat : Faculté de Bio-ingénierie, Université de Gand (Belgique). 249 p.
- El Bakkali A., Haouane H., Hadiddou A., Oukabli A., Santoni S., Udupa S.M., Van Damme P., Khadari B. (2013a).** Genetic diversity of on farm selected olive trees in Moroccan traditional olive orchards. *Plant Genetic Resources*, vol. 11, n. 2, p. 97-105. <http://dx.doi.org/10.1017/S1479262112000445>
- Ercisli S., Bencic D., Ipek A., Barut E., Liber Z. (2012).** Genetic relationships among olive (*Olea europaea* L.) cultivars native to Croatia and Turkey. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, vol. 85, n. 2, p. 144-149. <http://pub.jki.bund.de/index.php/JABFQ/article/view/2314>
- Erre P., Chessa I., Munoz-Diez C., Belaj A., Rallo L., Trujillo I. (2010).** Genetic diversity and relationships between wild and cultivated olives (*Olea europaea* L.) in Sardinia as assessed by SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, January 2010, vol. 57, n. 1, p. 41-54. <http://dx.doi.org/10.1007/s10722-009-9449-8>
- FAOSTAT (2016).** *The statistical database*. <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/home>
- Gemas V.J.V., Almadanim M.C., Tenreiro R., Martins A., Fevereiro P. (2004).** Genetic diversity in the Olive tree (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) cultivated in Portugal revealed by RAPD and ISSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, August 2004, vol. 51, n. 5, p. 501-511. <http://dx.doi.org/10.1023/B:GRES.0000024152.16021.40>
- Gerber S., Chabrier P., Kremer A. (2003).** FAMOZ: a software for parentage analysis using dominant, codominant and uniparentally inherited markers. *Molecular Ecology, Notes*, September 2003, vol. 3, n. 3, p. 479-481. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00439.x>
- Haouane H. (2012).** *Origines, domestication et diversification variétale chez l'olivier (Olea europaea L.) à l'ouest de la Méditerranée*. Thèse (Dr. Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques, Paléontologie) : Montpellier Supagro, Université de Marrakech. 272 p
- Haouane H., El Bakkali A., Moukhli A. et al. (2011).** Genetic structure and core collection of the World Olive Germplasm Bank of Marrakech: towards the optimised management and use of Mediterranean olive genetic resources. *Genetica*, September 2011, vol. 139, n. 9, p. 1083-1094. <http://dx.doi.org/10.1007/s10709-011-9608-7>
- Khadari B., Breton C., Moutier N. et al. (2003).** The use of molecular markers for germplasm management in French olive collection. *Theoretical and Applied Genetics*, February 2003, vol. 106, n. 3, p. 521-529. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-002-1079-x>
- Khadari B., Charafi J., Moukhli A., Ater M. (2008).** Substantial genetic diversity in cultivated Moroccan olive despite a single major cultivar: a paradoxical situation evidenced by the use of SSR loci. *Tree Genetics & Genomes*, April 2008, vol. 4, n. 2, p. 213-221. <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-007-0102-4>
- Khadari B., Moukhli A. (2016).** Peut-on parler de l'olivier au Maroc sans la variété Zitoun Beldi ou Picholine marocaine ? In : Ater M., Essalouh L., Ilbert H., Moukhli A., Khadari B., (éds). *L'oléiculture*

au Maroc : de la préhistoire à nos jours : pratiques, usages, commerce et politiques. Montpellier : CIHEAM. p. 67-78. (Options Méditerranéennes : Série A. : Séminaires Méditerranéens ; n. 118).

- Lacombe T., Boursiquot J.-M., Laucou V., Di Vecchi-Staraz M., Péros J.P., This P. (2012).** Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, February 2013, vol. 126, n. 2, p. 401-414. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-012-1988-2>
- Lopes M.S., Mendonça D., Sefc K.M., Gil F.S., da Câmara Machado A. (2004).** Genetic evidence of intra-cultivar variability within Iberian olive cultivars, *HortScience*, December 2004, vol. 39, n. 7, p. 1562-1565. <http://hortsci.ashspublications.org/content/39/7/1562?related-urls=yes&legid=hortsci;39/7/1562>
- Martins-Lopes P., Lima-Brito J., Gomes S., Meirinhos J., Santos L., Guedes-Pinto H. (2007).** RAPD and ISSR molecular markers in (*Olea europaea* L). Genetic variability and molecular cultivar identification. *Genetic Resources and Crop Evolution*, February 2007, vol. 54, n. 1, p. 117-128. <http://dx.doi.org/10.1007/s10722-005-2640-7>
- McKey D., Elias M., Pujol B., Duputié A. (2010).** Tansley review. The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants *New Phytologist*, April 2010, vol. 186, n. 2, p. 318-332. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03210.x>
- Mekuria G.T., Collins G.G., Sedgley M. (1999).** Genetic variability between different accessions of some common commercial olive cultivars. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, vol. 74, n. 3, p. 309-314. <http://dx.doi.org/10.1080/14620316.1999.11511114>
- Moukhli A., Haouane H., Santoni S., El Modafar C., Khadari B. (2011).** *Statut génétique des oliviers spontanés exploités pour l'huile d'olive au Nord du Maroc*. Communication orale. 3. Congrès International Amélioration de la Production Agricole (APA3) : Plan Maroc Vert une vision intégrée pour la qualification de l'Agriculture Marocaine, 2011/03/17-18, Settat (Maroc).
- Noormohammadi Z., Hosseini-Mazinani M., Trujillo I., Belaj A. (2009a).** Study of intracultivar variation among main Iranian olive cultivars using SSR markers. *Acta Biologica Szegediensis*, vol. 53, n. 1, p. 27-32. <http://www2.sci.u-szeged.hu/ABS/2009/Acta%20HP/5327.pdf>
- Noormohammadi Z., Hosseini-Mazinani M., Trujillo I., Rallo L., Belaj A., Sadeghizadeh M. (2009b).** Identification and classification of main Iranian olive cultivars using microsatellite markers. *Hortscience*, December 2009, vol. 42, n. 7, p. 1545-1550. <http://hortsci.ashspublications.org/content/42/7/1545.full>
- Park S.D.E. (2001)** *Trypanotolerance in West African cattle and the population genetic effects of selection*. Thèse de Doctorat : University of Dublin.
- Rony C., Baalbaki R., Kalaitzis P. et al. (2009).** Molecular characterization of Lebanese olive germplasm. *Tree Genetics & Genomes*, January 2009, vol. 5, n. 1, p. 109-115. <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-008-0170-0>
- Taamalli W., Geuna F., Bassi D., Daoud D., Zarrouk M. (2008).** SSR marker based DNA fingerprinting of Tunisian olive (*Olea europaea* L.) varieties. *Journal of Agronomy*, vol. 7, n. 2, p. 176-181. <http://dx.doi.org/10.3923/ja.2008.176.181>
- Wiesman Z., Avidan N., Lavee S., Quebedeaux B. (1998).** Molecular characterization of common olive varieties in Israel and the West Bank using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Journal of American Society of Horticultural Science*, September 1998, vol. 123, n.5, p. 837-841. <http://journal.ashspublications.org/content/123/5/837.abstract>