

## Implications écologiques de l'étude de la plasticité de caractères anatomiques du bois d'olivier (*Olea europaea* L.)

Terral J.-F., Ater M.

*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 171-179

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

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=00007176>

To cite this article / Pour citer cet article

Terral J.-F., Ater M. **Implications écologiques de l'étude de la plasticité de caractères anatomiques du bois d'olivier (*Olea europaea* L.)**. 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. 171-179 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 118)



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

# Implications écologiques de l'étude de la plasticité de caractères anatomiques du bois d'olivier (*Olea europaea* L.)

Jean-Frédéric Terral<sup>1</sup>, Mohammed Ater<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISE-M | UMR 5554).  
Equipe Dynamique de la Biodiversité, Anthro-écologie. 2 place Eugène Bataillon (CC065, bat. 22).  
34095 Montpellier Cedex 5, France

<sup>2</sup> Laboratoire Diversité et Conservation des Systèmes Biologiques. Département de Biologie.  
Faculté des Sciences Université Abdelmalek Essaâdi. BP 2062. 93002 Tétouan, Maroc

---

**Résumé.** La plasticité phénotypique correspond à la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes (traits d'histoire de vie, caractères morpho-anatomiques, éco-physiologiques, biochimiques...) en réponse à des paramètres écologiques changeant, abiotiques ou biotiques. La plasticité phénotypique est en lien direct avec la plasticité écologique et donc avec la distribution géographique, le pouvoir d'acclimatation, la résilience et l'aptitude des organismes à répondre à des changements environnementaux. La plasticité phénotypique peut donc constituer un bon indicateur de leur capacité d'adaptation. Cet article introduit le concept de plasticité phénotypique puis se penche sur la macro-(paléo)-écologie de l'olivier à travers l'étude de caractères anatomiques du bois, de leur plasticité et donc de leur pouvoir intégrateur des conditions environnementales. Finalement, un volet conclusif et prospectif concernant des aspects de conservation et de valorisation de l'olivier, mis en relation avec les changements planétaires en cours est présenté.

**Mots-clés.** Olivier - Eco-anatomie quantitative - Plasticité phénotypique - Ecologie - Adaptation

**Title.** *Ecological implications of studying the plasticity of anatomical characters of olive wood (*Olea europaea* L.)*

**Abstract.** *Phenotypic plasticity may be defined as the ability of one genotype to exhibit different phenotypes (life history traits and morphological, anatomical, eco-physiological, biochemical characters...) in response to various abiotic or biotic ecological parameters. Phenotypic plasticity is directly linked to ecological plasticity and therefore with the geographical distribution, the power of acclimatization, resilience and the ability of organisms to respond to environmental changes. Phenotypic plasticity can therefore be a good indicator of their adaptability. This article introduces the concept of phenotypic plasticity and then focuses on the macro-(palaeo)-ecology of the olive through the study of anatomical characters of wood, their plasticity and therefore their integration power of environmental conditions. Finally, a conclusive and prospective component on olive conservation and valorization aspects, put in relation to global change is introduced.*

**Keywords.** *Olive - Quantitative eco-anatomy - Phenotypic plasticity - Ecology - Adaptation*

---

## I – La plasticité phénotypique

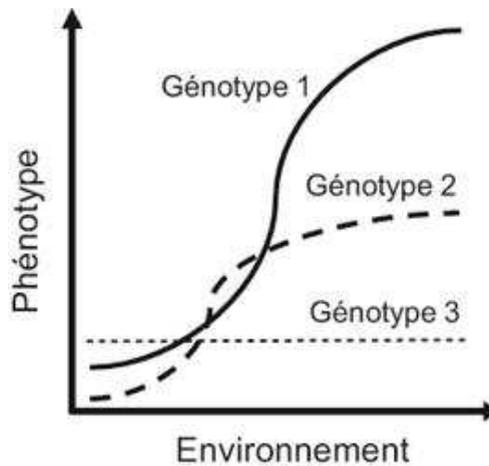
Les êtres vivants sont confrontés à un environnement qui varie dans le temps et dans l'espace et, par conséquent, sont soumis à des pressions de sélection changeantes. Ces pressions d'origine environnementale vont sans nul doute s'accroître dans les prochaines décennies

notamment à cause des changements planétaires (changements climatiques - activités humaines). Elles affecteront en premier lieu et avec plus de vigueur les espèces végétales continentales dont l'immense majorité est fixée et donc incapable de se construire ou de mettre en place des stratégies de maintien d'un environnement constant (migration saisonnière, nids, refuges...).

La plasticité phénotypique correspond à l'aptitude d'un génotype à exprimer différents phénotypes (traits d'histoire de vie, caractères morpho-anatomiques, éco-physiologiques, biochimiques...) en réponse à des paramètres écologiques, abiotiques ou biotiques (Agrawal, 2001 ; Pigliucci, 2001). La plasticité phénotypique est en lien direct avec la plasticité écologique et donc avec la distribution géographique, le pouvoir d'acclimatation, la résilience et donc généralement, correspond à l'aptitude des organismes à répondre à des changements environnementaux. La plasticité phénotypique constitue donc un bon indicateur de la capacité d'adaptation des organismes puisqu'elle peut être assimilée ou traduite en termes d'adaptation de leurs performances (Sultan, 2000). Elle peut également être considérée comme un caractère quantitatif soumis à la sélection et comme un processus de développement pouvant jouer un rôle majeur dans l'évolution des organismes.

Concernant les plantes cultivées, en particulier les plantes pérennes à longue durée de vie comme l'olivier, il en va de même. L'Homme utilise, régule ou agit sur la plasticité écologique, indirectement ou directement, en modifiant par exemple les conditions agro-écologiques (amendements, irrigation) ou en modulant le développement de la plante (taille saisonnière des arbres), dans un but d'acclimatation ou de production fruitière.

Mesurer la plasticité des organismes passe par l'établissement de normes de réaction. La norme de réaction décrit la gamme des phénotypes produits par un même génotype dans des conditions environnementales différentes (Pigliucci, 2001). Ces normes considèrent alors la relation existant entre un trait phénotypique soumis à une gamme de paramètres environnementaux (Fig. 1). L'intégration de plusieurs génotypes, dont un même trait est mesuré dans des conditions environnementales différentes, permet alors de quantifier l'interaction Génotype - Environnement (Whitman et Agrawal, 2009) (Fig. 1).



**Figure 1. Normes de réaction et de plasticité phénotypique théoriques.** Le génotype 1 présente une plasticité phénotypique supérieure aux génotypes 2 et 3. Le génotype 3 dont le phénotype ne varie pas quel que soit le niveau de changement environnemental est dit robuste.

## **II – La plasticité de caractères anatomiques du bois d'olivier : implications macro (paléo) écologiques**

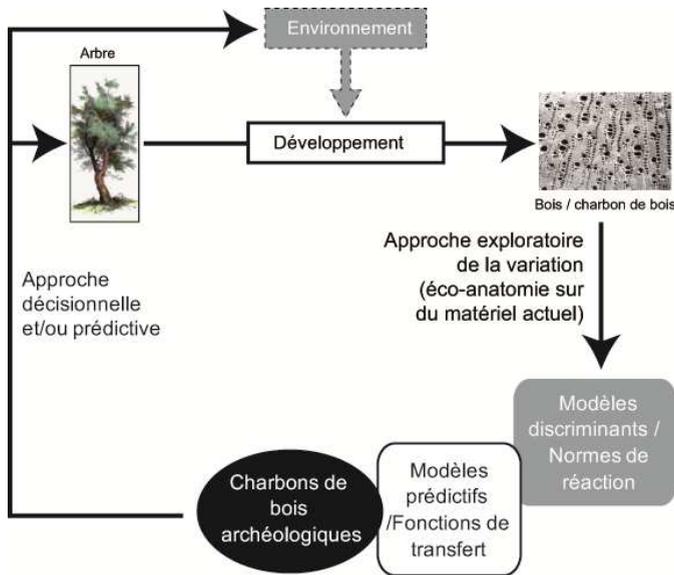
### **1. Le bois, tissu hétérogène intégrateur des conditions environnementales**

Les fonctions premières du bois sont d'assurer le soutien, le support mécanique, la conduction de la sève brute et la constitution des réserves chez les plantes vasculaires ligneuses. Le bois est ainsi un matériau ou un tissu complexe et hétérogène. Ses caractéristiques macroscopiques et microscopiques révèlent également l'appartenance d'un individu à un groupe systématique, une famille, un genre voire même à une espèce. De plus, le bois peut être considéré comme « la boîte noire » de l'arbre. Tout au long de sa vie, en sa qualité d'organisme fixé, l'arbre subit les variations de son milieu et y réagit. Selon leur rôle et leur fonction, les éléments constitutifs du bois seront donc influencés, lors de leur mise en place, par tous les événements qui interviennent et modulent la croissance et le développement de l'individu. Parmi les facteurs qui expriment une telle plasticité du bois, manifestation de la dépendance du fonctionnement cambial vis-à-vis de facteurs écologiques abiotiques ou biotiques, le climat et les activités humaines sont prépondérants.

### **2. La plasticité des éléments conducteurs du bois au révélateur de l'éco-anatomie quantitative**

Les charbons de bois, matériels d'origine biologique mis au jour en contexte archéologique, sont des témoins privilégiés de l'histoire des plantes et de l'histoire des Hommes (Chabal *et al.*, 1999). La structure anatomique des charbons de bois peut être observée à différentes échelles (cernes annuels de croissance, anatomie fine à l'intérieur du cerne...) qui n'apportent pas les mêmes renseignements. Ainsi, l'analyse des charbons de bois nous donne potentiellement des informations d'ordre chronologique (les fragments peuvent être datés au  $^{14}\text{C}$ ), taxinomique (les échantillons peuvent être identifiés ou affiliés à un genre ou à une famille), sur les conditions de croissance l'arbre (dendrologie), sur les végétations passées (anthracologie), sur les usages du bois ou par exemple sur les techniques de construction (Bourquin-Mignot et Guibal, 1999 ; Chabal *et al.*, 1999 ; Marguerie *et al.*, 2010). Le développement sur l'olivier d'une méthode originale applicable à la fois sur du matériel actuel et des échantillons archéologiques, l'éco-anatomie quantitative, a permis d'établir des normes de réactions et de construire des modèles prédictifs. Le principe de cette méthode consiste en la mesure de la taille des éléments vasculaires du bois et de leur réponse, en fonction de paramètres écologiques et/ou liés au développement, naturels ou anthropiques (Carlquist, 1988 ; Terral et Arnold-Simard, 1996 ; Terral, 1997 ; Terral et Durand, 2006).

Du terrain au laboratoire, l'analyse anatomique quantitative du bois s'organise en plusieurs étapes (Fig. 2) :

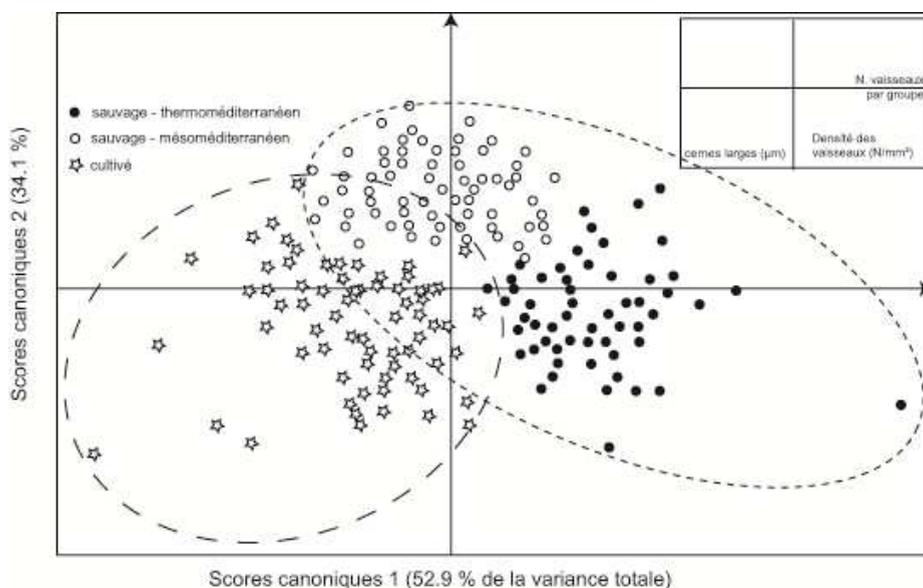


**Figure 2. Les différentes étapes de l'analyse éco-anatomique, depuis l'exploration de la variation sur l'actuel jusqu'à l'approche prédictive fondée sur l'étude de matériel archéologique**

- dans un premier temps, une collection de référence d'échantillons de bois prélevés sur de nombreux arbres provenant de populations différentes, est constituée. Cette opération permet de tester et de contrôler la variabilité du bois à l'intérieur de l'arbre (modulée, entre arbres d'une même population et entre arbres de populations différentes). Ces échantillons sont ensuite carbonisés sous conditions de température et d'atmosphère contrôlées. Ils deviennent alors comparables à des charbons de bois produits dans des structures de combustion archéologiques ;
- ensuite, de nombreux critères anatomiques sont mesurés (généralement en coupe transversale) le long d'axes orientés de l'écorce vers le centre (direction radiale). De 30 à 100 mesures par critère anatomique et par échantillon sont nécessaires pour obtenir une estimation fiable de leurs caractéristiques (Terral, 1997 ; Terral et Arnold-Simard, 1996) ;
- les résultats des mesures sont traités à l'aide de méthodes statistiques, uni- et multivariées. Les modèles obtenus permettent d'établir des normes de réaction, c'est-à-dire de quantifier la réponse des éléments anatomiques à de nombreux paramètres écologiques naturels ou anthropiques ;
- enfin, les spécimens anthracologiques sont analysés selon la même procédure analytique utilisée pour l'étude des échantillons modernes de référence. Ils sont comparés aux modèles de référence à l'aide des mêmes approches statistiques et mathématiques (mise en place de fonctions de transfert - approche décisionnelle et/ou prédictive). Leurs attributs éco-anatomiques sont révélés et nous éclairent sur le statut de l'arbre et sur les conditions environnementales passées.

## Influence des pratiques culturelles sur l'anatomie du bois et origine de la culture de l'olivier en Méditerranée nord-occidentale

La différenciation olivier sauvage - olivier cultivé a été rendue possible par l'éco-anatomie quantitative (Terral et Arnold-Simard, 1996 ; Terral, 1997) (Fig. 3). Les individus sauvages possèdent en effet des cernes de croissance étroits, à la différence des individus cultivés, dont les cernes plus larges répondent à des conditions de croissance facilitées par des pratiques culturelles. Par rapport aux sauvages, les individus cultivés sont aussi caractérisés par un nombre de vaisseaux accolés significativement plus faible. Ce trait anatomique peut être interprété comme une réponse fonctionnelle aux conditions écologiques de croissance. Un stress hydrique peut en effet entraîner l'obstruction de vaisseaux par de petites bulles d'air et finalement la mort des organes innervés. Dès lors, des vaisseaux connectés radialement permettent d'assurer des relais en cas de cavitation. De fait, en condition de culture, le bois de l'olivier cultivé privilégie l'efficacité de conduction au détriment de la sécurité ; le cambium responsable de la production de bois a ainsi adapté ses performances en réponse à l'influence de l'Homme sur l'environnement.

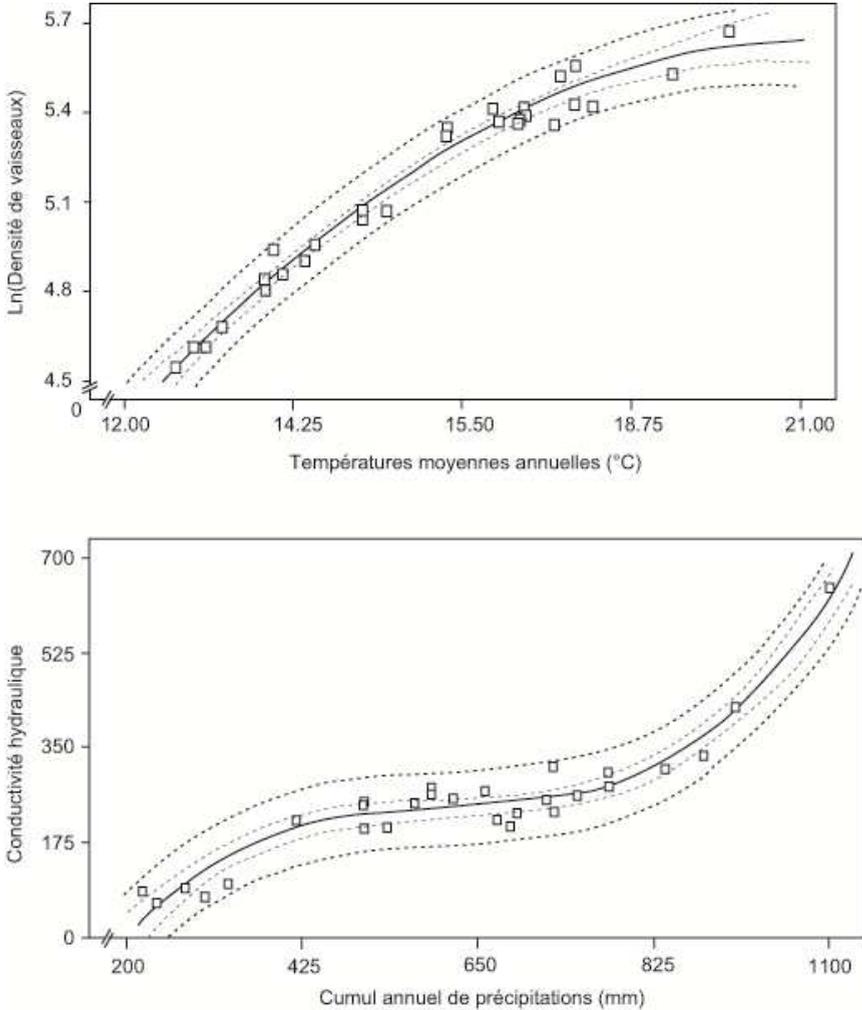


**Figure 3. Différenciation olivier sauvage - olivier cultivé mise en évidence par l'éco-anatomie quantitative**

Le couplage de modèles de référence (établis sur l'actuel) et d'échantillons issus de sites archéologiques de différentes périodes, a permis d'identifier les charbons de bois archéologiques. L'existence d'une exploitation différentielle de l'olivier initiée dès le Néolithique final, ainsi que l'émergence de la culture de l'olivier à l'âge du Bronze a été mise en évidence (Terral, 2000). L'existence d'une exploitation différentielle de l'olivier initiée dès le Néolithique final, ainsi que l'émergence de la culture de l'olivier à l'âge du Bronze ont été mises en évidence (Terral et Arnold-Simard, 1996 ; Terral, 1997 ; Heinz *et al.*, 2004).

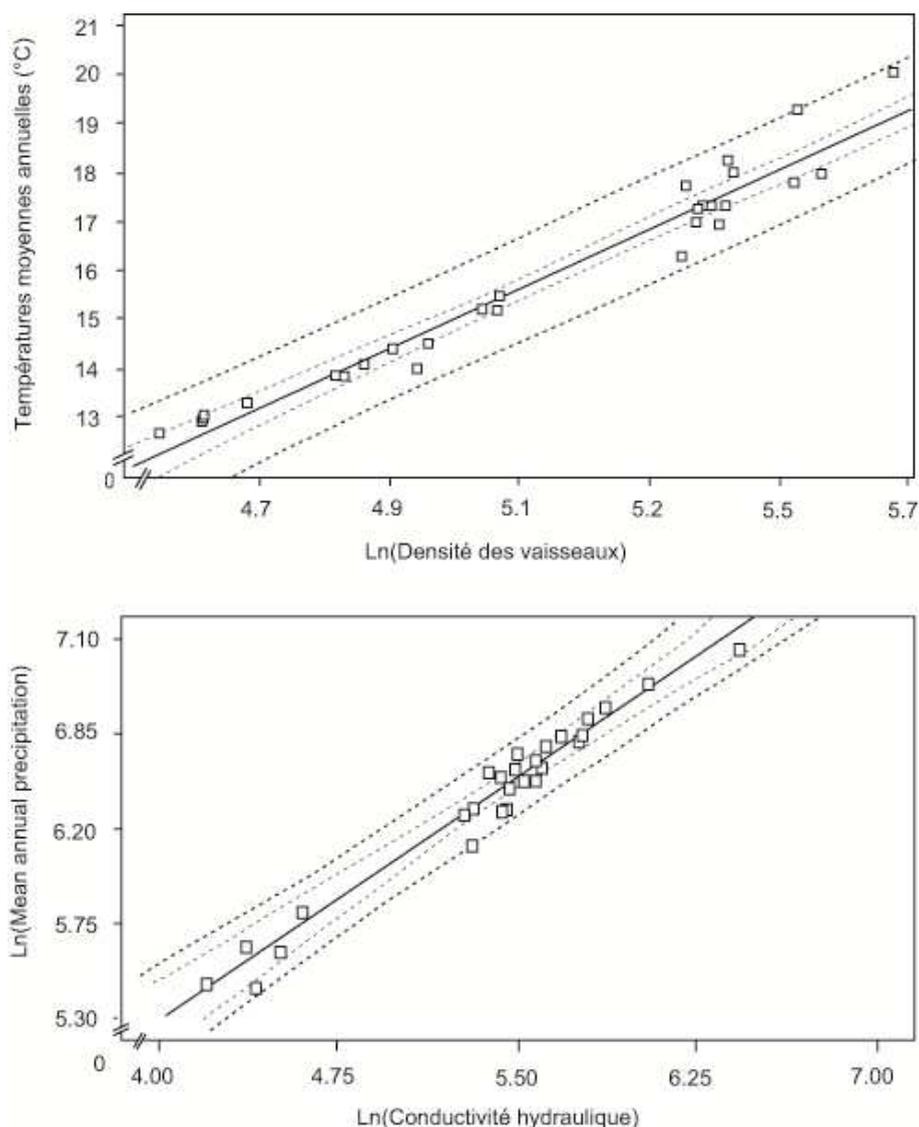
## Modélisation de la relation anatomie - climat et reconstructions climatiques

Testée sur des échantillons de bois d'olivier sauvage (*Olea europaea* subsp. *sylvestris*), prélevés sur le pourtour occidental de la Méditerranée, l'éco-anatomie quantitative a permis d'établir des normes de réaction mettant en relation deux caractères anatomiques quantitatifs, la densité de vaisseaux (nombre de vaisseaux / mm<sup>2</sup>) et la conductivité hydraulique avec des paramètres climatiques, les températures moyennes annuelles (°C) et le cumul annuel de précipitations (mm), respectivement (Fig. 4) (Terral et Mengüal, 1999). Ces modèles décrivent avec précision la plasticité de caractères vasculaires du bois d'olivier et de comprendre la plasticité écologique de l'arbre en fonction des ressources potentielles, notamment hydriques (Terral et al., 2004). Le modèle « Conductivité = f(Cumul de précipitations) » révèle qu'entre 450 et 800 mm environ de précipitations annuelles, l'olivier ne module pas sa conductivité hydraulique (Fig. 4). On parle dans ce cas-là de robustesse phénotypique. Cette gamme de conditions climatiques semble optimale pour la croissance et le développement de l'arbre.



**Figure 4. Normes de réaction du caractère « Densité des vaisseaux » en fonction des températures moyennes annuelles (modèle du haut) et de « Conductivité hydraulique » en fonction du cumul annuel de précipitations (modèle du bas)**

Deux modèles prédictifs ont ensuite été établis dans le but d'évaluer les paramètres conditions climatiques en fonction des attributs anatomiques mesurés d'échantillons archéologiques (Fig. 5) (Terral et Mengüal, 1999). L'analyse de matériel anthracologique issu de 7 sites archéologiques a permis de reconstruire l'évolution des conditions paléoclimatiques de 50 à 3,5 Ka et, pour la première fois, de caractériser au dernier maximum glaciaire les conditions de température des zones refuges d'espèces méditerranéennes (Figueiral et Terral, 2002).



**Figure 5. Modèles prédictifs des températures moyennes annuelles (courbe du haut) et du cumul annuel de précipitations (courbe du bas) en relation avec les caractères anatomiques « Densité des vaisseaux » et « Conductivité hydraulique », respectivement**

### III – Conclusion et perspectives d'étude

Les travaux réalisés sur l'olivier soulignent l'importance de la prise en compte de l'hétérogénéité environnementale dans les études de plasticité phénotypique. L'intégration de la plasticité phénotypique en biologie et en écologie (évolutive, des communautés ou fonctionnelle) est indispensable pour pouvoir anticiper les effets des changements planétaires en cours, en particulier les changements climatiques sur la vulnérabilité, la résilience, l'adaptabilité, la diversité, l'adaptation et la distribution des organismes vivants.

Pour l'olivier, les enjeux sont importants, en particulier pour les formations naturelles à olivier sauvage (oléastraies) soumises à des conditions environnementales de plus en plus contraignantes et fortement impactées par les activités humaines, et pour certaines variétés dont la culture est essentielle à l'économie de populations rurales de régions semi-arides et arides. L'exploration des oléastraies et de la diversité variétale de l'olivier constitue donc un enjeu majeur de conservation et de valorisation d'un patrimoine écologique, biologique et génétique exceptionnel.

La variété, « Picholine marocaine », représente un bon modèle d'étude de plasticité phénotypique car elle est au Maroc largement distribuée et semble posséder une plasticité écologique importante. Aussi, sur toute la gamme des conditions écologiques, l'analyse combinée des variations phénotypiques de différentes formes ou génotypes (oléastre, *Picholine marocaine* et variétés locales) devrait permettre de révéler l'interaction génotype - l'environnement. Cette interaction démontrable avec le concours de la génétique quantitative et de la génomique devrait suggérer que la réponse d'un génotype à l'environnement peut être sélectionnée. Du point de vue de l'amélioration variétale, il s'agira pour le sélectionneur de traduire et d'utiliser la plasticité phénotypique, donc la réponse du phénotype à des changements environnementaux, comme un indice de performance (qualité et quantité de production).

### Remerciements

Ce travail a été soutenu et financé par le projet franco-marocain "EcoGenOlea" TOUBKAL/15/04.

### Références

- Agrawal A.A. (2001).** Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, vol. 294, n. 5541, p. 321-326. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1060701>
- Bourquin-Mignot C., Guibal F. (1999).** La dendrologie. In : Bourquin-Mignot C., Brochier J.-E., Chabal I. Crozat S., Fabre I., Guibal E., Marinval P., Richard H., Terral J.-F., Rhéry I. (éds.). *La botanique*. Paris : Editions Errance. p. 138-156. (Collection Archéologiques).
- Carlquist S. (1988).** *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood*. Berlin: Springer Verlag. (Springer Series in Wood Science). 436 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-21714-6>
- Chabal L., Fabre L., Terral J.-F., Théry I. (1999).** L'antracologie. In : Ferdières A. (éd.). *La botanique*. Paris : Edition Errance. Bourquin-Mignot C., Brochier J.-E., Chabal I. Crozat S., Fabre I., Guibal E., Marinval P., Richard H., Terral J.-F., Rhéry I. (éds.). *La botanique*. Paris : Editions Errance. p. 43-104. (Collection Archéologiques).
- Figueiral I., Terral J.-F. (2002).** Late quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: Charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science*

- Heinz C., Figueiral I., Terral J.-F., Claustre F. (2004).** Holocene vegetation changes in the northwestern Mediterranean: new palaeoecological data from charcoal analysis and quantitative eco-anatomy. *The Holocene*, May 2004, vol. 14, n. 4, p. 621-627. <http://dx.doi.org/10.1191/0959683604hl739r>
- Marguerie D., Bernard V., Bégin Y., Terral, J.-F. (2010).** Anthracologie et dendrologie. In : Payette S., Filion L. (dirs.). *Dendroécologie : principes, méthodes et applications*. Québec : Presses de L'Université de Laval. p. 311-346.
- Pigliucci M. (2001).** *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 328 p.
- Sultan S.E. (2000).** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, vol. 5, n. 12, p. 537-542. [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- 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*, t. 324, n. 5, série IIa, p. 417-425.
- Terral J.-F. (2000).** Exploitation and management of the olive tree during Prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *Journal of Archaeological Sciences*, February 2000, vol. 27, n. 2, p. 127-133. <http://dx.doi.org/10.1006/jasc.1999.0444>
- Terral J.-F., Arnold-Simard G. (1996).** Beginnings of olive cultivation in Eastern Spain in relation to holocene bioclimatic changes. *Quaternary Research*, September 1996, vol. 46, n. 2, p. 176-185. <http://dx.doi.org/10.1006/qres.1996.0057>
- Terral J.-F., Badal E., Heinz C., Roiron P., Thiébaud S., Figueiral I. (2004).** A hydraulic conductivity Model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, November 2004, vol. 85, n. 11, p. 3158-3165. <http://dx.doi.org/10.1890/03-3081>
- Terral J.-F., Durand A. (2006).** Bio-archaeological evidence of olive tree (*Olea europaea* L.) irrigation during middle ages in Southern France and North Eastern Spain. *Journal of Archaeological Science*, n. 33, p. 718-124. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2005.10.004>
- Terral J.-F., Mengüal X. (1999).** Reconstruction of Holocene climate in southern France and eastern Spain using quantitative anatomy of olive wood and archaeological charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 15 September 1999, vol.153, n. 1-4, p. 71-92. [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182\(99\)00079-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00079-6)
- Whitman D.W., Agrawal A.A. (2009).** What is phenotypic plasticity and why is it important? In: Whitman D.W., Ananthakrishna T.N. (eds). *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*. Enfield: Science Publishers. p. 161-170.