Synthèse

De l'olivier à l'oléastre : origine et domestication de l'*Olea europaea* L. dans le Bassin méditerranéen

Catherine Breton[1,2,3]
Frédéric Médail[1]
Christian Pinatel[2]
André Bervillé[3]

[1] Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (Imep), CNRS Unité mixte de recherche (UMR) 6116, Université Paul Cézanne, Europole méditerranéen de l'Arbois, Bâtiment Villemin, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04

[2] AFIDOL, Maison des agriculteurs, 22, avenue Henri Pontier, 13626 Aix-en-Provence cedex 1

[3] Institut national de la recherche agronomique (Inra), Unité mixte de recherche « Diversité et génome des plantes cultivées » (UMR-DGPC), 2, place Viala, Bât 33, 34060 Montpellier cedex 1
<berville@ensam.inra.fr>

Résumé

L'olivier occupe la 24e place des 35 espèces les plus cultivées dans le monde. La diversité phénologique des cultivars est remarquable et l'intérêt économique de l'espèce est majeur. Pourtant peu d'études ont porté sur la domestication de l'olivier et sur les relations entre l'olivier et sa forme sauvage, l'oléastre. Les marqueurs moléculaires rendent possible l'étude de la structure génétique des cultivars, des flux géniques et des relations entre la forme cultivée et sauvage. L'analyse de la diversité actuelle de la sous-espèce *europaea* d'*Olea europea* permet de remonter le temps et d'analyser les mécanismes qui ont conduit à cette diversité. Les processus utilisés donnent un panorama de la diversité après les glaciations et permettent de situer globalement les zones refuges qui apparaissent nombreuses et génétiquement très structurées. La comparaison avec la connaissance populaire montre que, chez cette espèce, l'histoire a été enjolivée, probablement pour combler l'absence de données historiques. L'origine de l'olivier à partir de l'oléastre ne fait plus de doute à l'est comme à l'ouest de la mer Méditerranée. Cependant, la diversité de l'oléastre et de l'olivier est maximale à l'ouest. L'archéologie confirmant la présence de l'oléastre à l'ouest, l'origine de la sous-espèce *europaea* est donc à reconsidérer.

Mots clés : *olea europaea* ; domestication ; variété ; flux de gènes ; ressources génétiques ; évolution.

Thèmes : productions végétales ; ressources naturelles et environnement.

Abstract

From olive tree to oleaster: Origin and domestication of *Olea europaea* L. in the Mediterranean basin

The olive tree is the cultivated form of the wild oleaster, both of which belong to the subspecies *europaea* of *Olea europaea* and are naturally distributed all around the Mediterranean Sea. In addition to these, some trees escaped from cultivation resemble oleasters by their physiognomy. No specific morphologic marker unambiguously differentiates the three forms. Olive cultivars today show a wide diversity in their morphology and phenology. Olives are important economically in Mediterranean countries, and olive oils carrying the taste and aroma of the fruit are the base of a new gastronomy also economically significant. Olive trees fashion landscapes and prevent erosion, and a social culture is associated with their products. Oleasters are endangered due to recurrent gene flow from the olive tree, human impact on forests and climate change. Olive cultivars result from a long process of selection in diverse environments that have had different cultural practices and traditions ever since the olive tree began accompanying human migration in the Neolithic period. The first domestication had occurred by -5800 B.P. around the eastern Mediterranean basin. Olive cultivars are deeply differentiated according to ultimate use — for oil, table or mixed. Their origins are unknown and the country of origin is only an indication of where they come from. Cultivars and oleasters are wind-pollinated and outcrossing is the rule. Molecular markers have recently made it possible to study the diversity of olive trees and thus to attempt to verify myths and beliefs about their origins. Relations between cultivars can now be established with several types of markers. Domestication events must have appeared in several sites around eastern and western Mediterranean localities since cultivars have inherited cytotypes of local oleasters, and this probably occurred simultaneously. Human migrations displaced cultivars, leading to gene flow: local oleasters generate new forms and new cultivated genotypes. Cytoplasmic markers show at least four separate origins of olive trees from oleasters, and SSRs show at least seven. Molecular markers have enabled us to show that each cultivar

Tirés à part : A. Bervillé

corresponds to one clone with a few exceptions. This means that cultivars were propagated from a single tree, with some exceptions that may be due to mixing two or three sister progenies of one tree. Although oleasters originate from seven different refuge areas, gene flow caused by cultivar displacement has disturbed this structure. Some cultivars also have their origin in some of these primary populations but others appeared as hybrids between two or three of these zones. This suggests that gene flow occurred between local oleasters and cultivars introduced by human migrations.

Key words: *olea europaea*; domestication; cultivars; gene flow; genetic resources; evolution.

Subjects: vegetal productions; natural resources and environment.

La biodiversité implique trois niveaux de la diversité biologique : les gènes, les espèces et les écosystèmes avec lesquels interagissent et interfèrent les cultures et les sociétés humaines. Ce terme est perçu de manière différente selon les groupes sociaux. Pour le biologiste, c'est la diversité des formes vivantes qui importe ; pour l'agriculteur, celle des sols, des plantes, et des animaux ; pour l'industriel, c'est l'ensemble (bois, pêche...) des ressources exploitables (Lévêque et Mounolou, 2001). L'olivier et l'oléastre, pour des raisons culturelles (traditions, paysages) et économiques (huiles et olives), représentent un très bon exemple de biodiversité. Ils forment dans la sous-espèce *europaea* de *Olea europaea* un ensemble complexe de formes cultivées (var. *europaea*) et sauvages (var. *sylvestris*). Dans certaines régions ils coexistent avec une ou plusieurs des cinq autres sous-espèces *laperrinei, maroccana, cerasiformis, guanchica* et *cuspidata* qui sont très proches morphologiquement *(figure 1)*.

Les flux de gènes, notamment le transport du pollen par les vents, de l'olivier vers l'oléastre, étant continus, se pose la question de la préservation de l'oléastre. En effet, l'avenir de l'oléastre pourrait être perturbé par ces flux et conduire à une réduction des capacités d'adaptation dans les milieux actuels (Ellstrand, 2003). La biodiversité présente de l'olivier est le résultat d'une succession d'événements liés à l'anthropisation des milieux. Depuis le Néolithique, l'homme a mis au point des techniques de production alimentaire qui ont permis sa sédentarisation et l'ont conduit à une instrumentalisation du milieu pour ses besoins. Autrefois, l'olivier était dispersé et présent près des habitations, dans les haies et à la périphérie des cultures apportant l'ombrage aux hommes et aux animaux.

La diversité actuelle d'une espèce permet de comprendre son histoire et son évolution. Ainsi, la diversité des chênaies européennes résulte des alternances successives des périodes de glaciation et de réchauffement climatique du Quaternaire. Une étude européenne fondée sur l'analyse des ADN chloroplastique et nucléaire des chênes actuels a révélé les stratégies de colonisation des espèces dominantes (Petit *et al*., 2003). Pour l'olivier, la recolonisation à partir des populations glaciaires refuges (*glacial refuge populations*, GRP) après la dernière glaciation (11500 BP) a dû suivre un schéma semblable, mais la domestication et ses besoins thermiques rendent probablement son histoire plus complexe.

En plus de son importance culturelle, l'olivier est une des plantes les plus cultivées ; il arrive au 24^{e} rang des 35 espèces les plus répandues dans le monde (Ellstrand, 2003). Il est essentiellement cultivé pour son huile. La domestication est un jalon clé dans la compréhension de la diversité de cette espèce. Zohary et Spiegel-Roy (1975) l'ont située à l'est du Bassin méditerranéen. Les puissantes civilisations de l'est de la Méditerranée telles que celles des Phéniciens, des Grecs, puis des Romains, ont disséminé cette culture dans tout le Bassin méditerranéen (Brun, 2004). La présence continue de l'olivier cultivé dans la Méditerranée occidentale est maintenant documentée (Figueiral et Terral, 2002), mais son apparition n'est pas datée. Des études ont analysé la diversité moléculaire actuelle des formes cultivées et de celles de l'oléastre dit « vrai » et « féral » (formes ensauvagées issues d'arbres cultivés) pour déceler l'impact de plusieurs événements de domestication, dont certains dans la partie ouest du Bassin méditerranéen. La distribution des GRP s'avère géographiquement complexe *(tableau 1)*, (Breton *et al*., 2006a).

Cultivars de l'olivier

On reconnaît des milliers de cultivars d'olivier différenciés par leur port et par la phénologie et la morphologie des feuilles et des fruits. Ce n'est que récemment que la diffusion de certains d'entre eux s'est faite sur des aires très étendues. Ils sont une poignée avec des noms évocateurs : Koroneiki, Picholine, Ascolana, Arbequina, Picual, Frantoio, Moraiolo, Picholine marocaine et Chemlali pour exemples à diffusion mondiale. Certains ont été conservés bien que peu productifs, totalement mâles stériles - Lucques, Olivière - (Besnard *et al*., 2000) ou encore avec un rendement en huile faible (Olivière) ou nul (Vivaraise). Il est logique de penser que cette diversité des cultivars existe à la fois pour répondre aux exigences des microclimats et terroirs variés et pour satisfaire les goûts des consommateurs (Besnard *et al*., 2001a). L'origine géographique étant méconnue pour les cultivars d'olive, le nom est un indicateur du pays d'origine ; il est aussi une source d'erreurs et de confusion, car il existe des synonymies, sans conséquences graves, mais on trouve aussi des homonymies sources d'erreurs (Khadari *et al*., 2003).

Les traditions ont enjolivé les origines et de nombreux mythes existent dans tous les pays pour expliquer l'apparition de cultivars (Estin et Laporte, 1987). Il s'agit de déesses - Isis en Égypte, Athéna en Grèce et Minerve chez les Romains - ou de chevaliers et de princes.

Tableau 1. Indices de différenciation (F_{st}) entre les sept populations refuges glaciaires (GRP) établis sur 107 oléastres (d'après Breton *et al.*, 2006b).

Table 1. Differentiation indices (F_{st}) between the seven glacial refuge oleaster populations (GRP) constructed on 107 oleaster trees (from Breton *et al.*, 2006b).

Fst	GRP2	GRP3	GRP4	GRP5	GRP6	GRP7
	Turquie + Syrie	Sicile + Corse	Tunisie + Corse	Libye + Corse	Espagne	Israël
GRP1 Corse	0,12717	0,10556	0,15879	0,09393	0,08289	0,14931
GRP2 Turquie + Syrie		0,17397	0,06856	0,10443	0,12475	- 0,00387
GRP3 Sicile + Corse			0,17016	0,12575	0,06013	0,18630
GRP4 Tunisie + Corse				0,10900	0,10928	0,13573
GRP5 Libye + Corse					0,08016	0,13081
GRP6 Espagne						0,12392

0,0< >0,1 non différencié ; 0,1009< >0,15 moyennement différencié ; 0,15009< >0,20 très différencié ; 0,2009< >0,3 hautement différencié.

Les Égyptiens ont aussi exploité l'olivier, il est représenté dans les décorations des stèles funéraires et des pyramides dès la IV^{e} dynastie (- 4505 à - 4475). Du pollen d'olivier est souvent emprisonné dans les bandelettes des momies. L'huile était utilisée pour les temples, notamment à Thèbes où de grandes oliveraies existaient. D'après Maley (1980), il n'est pas impossible que la sous-espèce *laperrinei* y soit aussi présente. Les pollens des deux sous-espèces sont en effet semblables.

Les Grecs sont probablement à la base des écrits sur l'olivier quant aux mythes fondateurs avec leurs dieux, leurs croyances et leurs milieux. Celui de la création de l'olivier par Athéna est largement connu puisqu'elle remporte, pour cela, auprès de Zeus la victoire sur Poséidon inventeur du cheval. L'épieu qui perfora l'œil du Cyclope était en olivier (Ελαια) tandis que le bois du lit d'Ulysse et de Pénélope était en oléastre (Κοτινος), secret qui permit à Pénélope d'identifier Ulysse à son retour de voyage. À cette époque, l'huile des oliviers sacrés était essentiellement destinée aux lampes et celle des oliviers profanes à la toilette. La consommation d'olives saumurées devait être réservée à une élite faute de moyens

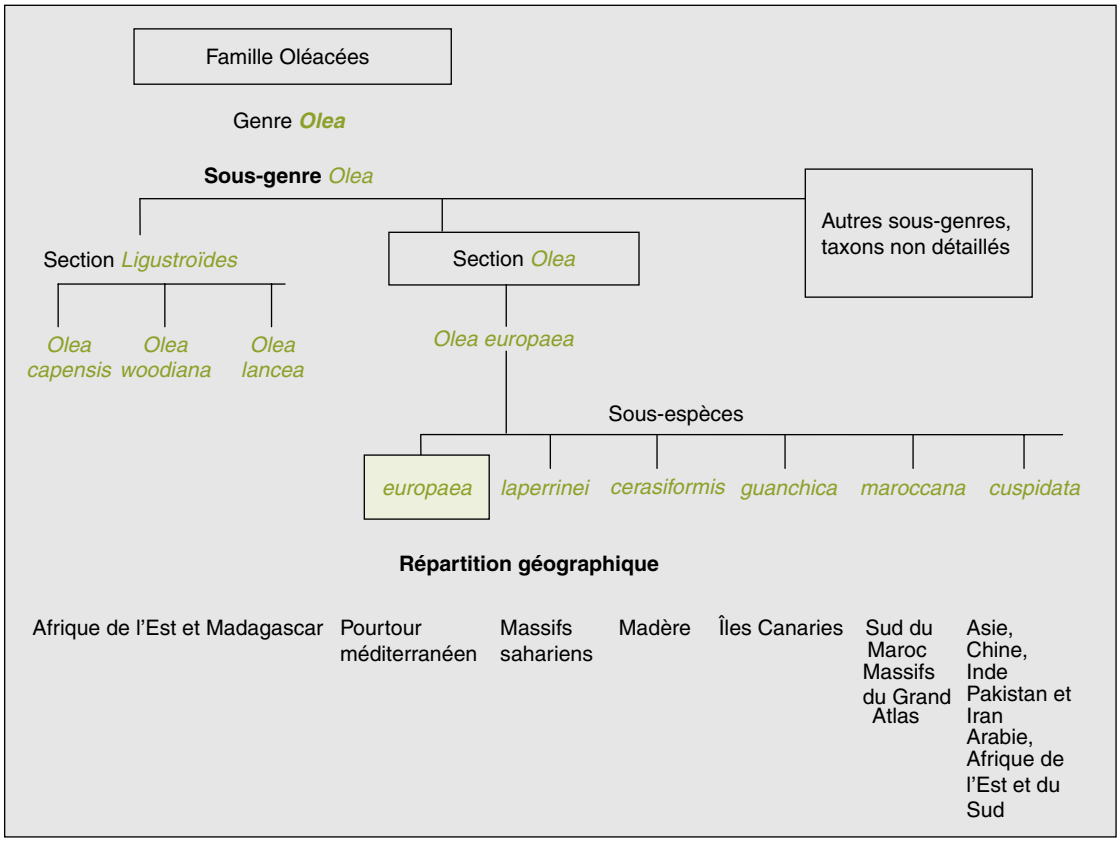


Figure 1. Schéma de la taxonomie du genre *Olea* (Oleaceae) (Green, 2002) simplifiée (d'après Breton *et al.*, 2006a) et répartition géographique des taxons.

Figure 1. Diagram of the *Olea* genus (Oleaceae) (Green, 2002) simplified (from Breton *et al.*, 2006a) and biogeography of taxa.

pour les désaméniser en masse et de sel pour les conserver, mais les olives très mûres, donc en partie désamérisées, étaient consommées en galettes même par les esclaves (Jaulin, 2005).

Au temps des Romains, on décrivait une douzaine de variétés désignées par leur région d'origine : de Paulia, d'Algiana, Laciniana, Sergia, Nevia, Culminia, Orchis, Regia, Cercites, et Murtea, mais Columelle et les autres écrivains ne les ont point décrites. Columelle a laissé la phrase célèbre : « Olea prima omnium arborum est », soit « l'olivier est le premier des arbres ». Les écrivains latins ont laissé de nombreux textes sur la symbolique de l'olivier, et peu sur l'utilisation et l'usage de l'huile.

À l'olivier est attachée une image forte, celle des paysages méditerranéens. Cet arbre accompagne les mythes fondateurs des cultures méditerranéennes : Bible, Coran, grands textes classiques grecs. Arbre des Dieux, symbole de force, de longévité et de paix, il tend toujours vers la lumière. Il incarne une manière de vivre. La Bible fait de nombreuses références à l'olivier, dont la plus connue est celle de la fin du Déluge, lorsque Noé lâcha une colombe hors de l'arche et que « la colombe revint vers lui vers le soir et voici qu'elle avait dans le bec un rameau tout frais d'olivier[1] ». L'olivier symbolise ici le retour de la paix entre les dieux et les hommes.

En fait, on ne connaît rien de l'origine des cultivars. Une infime partie des olives laissées lors de la récolte donnera des arbres et il s'écoulera au moins 6 à 7 ans pour qu'un olivier issu de semis, donne des fruits. Les oiseaux se nourrissent d'olives car c'est souvent le seul fruit disponible de janvier à mars. Les cultivars sont donc renouvelés spontanément, issus d'olives disséminées en grande partie par les oiseaux, mais repérés et diffusés aussi par l'homme qui prodigue des soins et une attention constante à cette culture.

Pour conserver les caractéristiques de l'olive et de l'huile, l'olivier est multiplié par voie végétative : par bouturage (souquets) et très souvent par greffage. Le taux de multiplication par souquets est faible alors que le greffage permet une diffusion intense et rapide et donc un gain de temps sur le délai d'entrée en production bien qu'il rallonge la période juvénile des jeunes plants de semis. De plus, par le greffage, le greffon bénéficie de certaines propriétés du porte-greffe. Le greffage sur oléastre est pratiqué dans plusieurs pays méditerranéens, notamment en Espagne, afin de faciliter l'adaptation et d'obtenir une réponse rapide des nouveaux cultivars introduits aux conditions locales.

Cette origine des cultivars permet de comprendre la structure génétique de la plupart d'entre eux. Les marqueurs moléculaires montrent que la grande majorité est issue d'un seul arbre multiplié par voie végétative (= cloné). Les forestiers appellent ces arbres « têtes de clone » ou ortets, et chaque bouture dérivant de ces ortets est un ramet. Toutefois, dans quelques cas, des cultivars sont constitués de plusieurs ramets. La Picholine marocaine est une dénomination commerciale rassemblant plusieurs ortets, dont Sigoise. Ces ortets ont été choisis car leurs ressemblances peuvent être facilement distinguées. Pour les autres cultivars, est-ce une multiplication par semis du cultivar ? Ou bien, est-ce à l'origine dû au choix de quelques ortets frères par exemple ? Au Portugal, l'ensemble variétal « Galega » présenterait une diversité moléculaire remarquable, alors que la morphologie des arbres est similaire. Il est possible qu'à l'origine plusieurs ortets frères aient été retenus dans la population première. Ce cultivar aurait été introduit par les Romains (Gemas *et al*., 2001). On peut remarquer la fragilité de cette affirmation car on ne connaît pas de vieux arbres de cette variété. La variation génétique naturelle est-elle au niveau des ramets ? Chez l'olivier, elle n'a pas été signalée alors qu'une telle variation existe chez la vigne et qu'elle est transmissible par voie sexuelle (Franks *et al*., 2001). Depuis peu, cette variation a déjà été détectée chez plusieurs individus de la variété Salonenque ; de plus, il semblerait qu'à cette différence corresponde un caractère particulier : le brunissement de l'olive.

Les relations génétiques établies d'après les marqueurs moléculaires commencent à donner des phylogénies de cultivars. Si pour la vigne on connaît au moins l'un des parents (Bowers *et al*., 1999), ce n'est pas le cas pour l'olivier pour lequel il faut tout établir. De plus, la mosaïque des cultivars dans les régions résulte probablement non seulement de la sélection pour l'adaptation locale mais aussi des choix faits par les populations humaines. Les facteurs qui ont pu contribuer à cette diversité sont en cours d'étude et nécessitent des approches complémentaires de diverses disciplines : génétique, archéologie, géographie, histoire, économie et sociologie.

Ainsi, la répartition actuelle en taches du cultivar Olivière, laisse supposer qu'antérieurement cette variété était dominante en Languedoc-Roussillon puis qu'elle fut remplacée par d'autres qui lui ont donc été préférées. De plus, des arbres âgés de plusieurs siècles, francs de pied, indiquent qu'Olivière a été multiplié par voie végétative et que des arbres de souches séculaires surgreffées par Olivière signifient probablement qu'Olivière a remplacé d'autres cultivars. Olivière est une variété très productive avec une huile très fine et douce mais la teneur en huile de ses olives est faible. Ce cultivar, qui donne une huile aux arômes plus appréciés actuellement, a remplacé des variétés anciennes qui donnaient des huiles plus fortes. Actuellement, nonobstant l'inconvénient du rendement en huile, ses qualités organoleptiques la favorisent et Olivière se répand à nouveau.

La variété Filayre Rouge a été redécouverte dans les Alpes-de-Haute-Provence à la suite du grand froid de 1956, car elle est réapparue, au niveau des souches subsistantes, comme porte-greffe et elle fut conservée pour le surgreffage des cultivars recherchés. On la considère comme une ancienne variété abandonnée. L'arracher eut fait perdre des années inutiles et elle servit donc de porte-greffe pour les cultivars suivants. Il en fut probablement ainsi au cours des siècles et l'étude de ces associations peut donc aider à révéler l'ancienneté des cultivars ainsi que leur succession chronologique.

Il existe peu de données anciennes exploitables objectivement rapportées par les grands auteurs. Bien entendu, il n'est pas question de mettre en doute la bonne foi de l'abbé Rozier, d'Olivier de Serres et d'Amoreux. En effet, les noms des cultivars de l'époque, très marqués par l'empreinte régionale, ne désignaient pas forcément les cultivars qu'ils désignent aujourd'hui. Les descriptions pomologiques du port de l'arbre, et celle de la phénologie de variétés anciennes sont insuffisantes pour trouver la correspondance dans la diversité actuelle, en supposant qu'elle existe. L'absence de certitude quant aux variétés anciennes permet néanmoins d'entrevoir que la diversité était déjà très large, quelle que soit l'époque, et que le besoin de collections comparatives se faisait déjà sentir. Autour de 1780, l'abbé Rozier écrivait : « Il y aurait un moyen sûr de parvenir à une

[1] Genèse, 8, 11.

bonne classification de ces espèces jardinières. Il faudrait un particulier assez riche pour faire le sacrifice d'un champ et assez jeune pour être en état de suivre son entreprise. Alors, il ferait venir des principaux cantons de Provence, du Comtat d'Avignon, du Bas-Dauphiné et du Languedoc, les différentes espèces d'oliviers qu'on y cultive. Il les planterait par ordre dans ce champ, et lorsque les arbres commenceraient à fleurir et à fructifier, il comparerait les espèces et établirait une synonymie sûre. II est étonnant que les États de Provence et du Languedoc n'aient pas encore tenté cette opération... » et enfin pour l'adaptation locale il ajoutait : « Un second avantage résulterait de cette opération ; elle apprendrait à connaître l'espèce qui réussirait le mieux dans le canton, soit par rapport à la quantité de fruit dont l'arbre se charge habituellement, soit pour la quantité d'huile de chaque espèce, soit enfin pour l'espèce d'olivier qui résiste le plus aux rigueurs des hivers. ». Faut-il en rajouter ?
Comment la culture de l'olivier s'est-elle répandue dans ces régions et d'où venait-elle ? Des archéologues ont daté le premier site de domestication en Israël vers 5800 BP (Zohary et Spiegel Roy, 1975). Cet événement est devenu un dogme mais des travaux récents montrent que des sites de domestication à l'Ouest, contemporains ou antérieurs existent également (Figueiral et Terral, 2002 ; Lanfranchi et Bui Thi Mai, 1995). Pour l'instant, les approches ont donné des pistes intéressantes grâce à la morphologie des noyaux, et après quantification des formes. La morphométrie s'avère être un outil très efficace pour différencier les variétés (Terral *et al*., 2004). Des avancées seront probablement obtenues avec l'étude de l'ADN de restes archéologiques qui apportera des compléments génétiques aux études précédentes. Toutefois, on se heurte à la difficulté d'endommager des restes archéologiques et à l'interdiction de les exporter des pays où ils ont été mis à jour.

Origines de l'olivier à partir de l'oléastre

Les cultivars ont massivement une origine à l'Est car ils ont été largement diffusés par les Phéniciens, les Grecs et les Romains. Ils sont plusieurs milliers différenciés d'après les descripteurs utilisés pour décrire les feuilles, les olives et les noyaux qui servent à les identifier (Moutier, 2003). Les cultivars de l'Ouest en Afrique du Nord, en Espagne, en Sicile et en Corse n'ont pas une morphologie différente de ceux de l'est de la Méditerranée ; ce sont les marqueurs moléculaires qui indiquent qu'ils sont de l'Ouest *(tableau 1)*, (Breton *et al*., 2006b). Ils sont probablement concomitants de ceux de l'Est (Terral *et al*., 2004), voire antérieurs en Corse (Lanfranchi et Bui Thi Mai, 1995).
L'étude de la diversité moléculaire de cultivars et d'oléastres révèle que les cultivars s'apparentent aux oléastres (Breton *et al*., 2006a ; Breton *et al*., 2006b ; Besnard *et al*., 2001 ; Bronzini de Caraffa *et al*., 2002) (*tableau 2*). La génétique a montré plusieurs origines indépendantes des cultivars, soit du fait des origines diverses des cytoplasmes, soit par des méthodes permettant de reconstruire les populations ancestrales d'oléastres au sein desquelles s'est effectuée la domestication. Ces études mettent en évidence l'importance et l'originalité de cette thématique pour la connaissance de l'olivier (Besnard et Bervillé, 2000). De plus, il faut comprendre les processus de l'adaptation locale des cultivars aux terroirs et comment l'homme est intervenu dans ce processus de sélection. Si petit à petit nous commençons à cerner les bases génétiques des cultivars chez l'olivier, il est clair que l'olivier peut servir de modèle d'étude pour analyser les processus de diversification après les événements de domestication *(tableau 2)*.
Les relations entre l'olivier et l'oléastre sont discutées depuis l'Antiquité. Les Grecs, dont Théophraste, s'interrogeaient sur la façon de passer de l'un à l'autre (Amigues, 1993). L'olivier et l'oléastre sont considérés comme très proches botaniquement : les botanistes en ont fait deux variétés de la même sous-espèce *europaea* de l'espèce *Olea europaea*. Nous avons vu qu'ils étaient aussi génétiquement très proches, mais cette relation reste à quantifier en distances génétiques pour chacune des origines de l'olivier dans l'oléastre. Encore récemment, des botanistes considéraient que l'olivier avait été domestiqué dans le Croissant fertile, comme les céréales, d'où il fut introduit dans le Bassin méditerranéen (Chevalier, 1948 ; Turrill, 1951). L'oléastre de l'ouest du Bassin méditerranéen ne serait alors qu'une forme échappée de culture qui se serait ensauvagée, dite forme férale, d'après Besnard et Bervillé (2000). L'absence d'oléastres dans le Croissant fertile, à notre connaissance, s'oppose à cette théorie, pourtant reprise dans de nombreux documents. D'ailleurs, ce modèle ne résiste pas aux résultats expérimentaux moléculaires actuels. La diversité génétique nucléaire de l'oléastre est beaucoup plus large que celle de l'olivier (Breton *et al*., 2006a). Elle est très fortement structurée entre l'est et l'ouest de la Méditerranée (Besnard et Bervillé, 2000). La diversité cytoplasmique (le polymorphisme de l'ADN du chloroplaste et celui de la mitochondrie) est très structurée entre l'Est (2 chlorotypes CE1, CE2 et mitotypes ME1 et ME2) alors qu'à

Tableau 2. Proportion de parenté de quelques cultivars dont l'origine est dans l'une des sept populations refuges glaciaires définies (d'après Breton *et al.*, 2006b).

Table 2. Kinship proportion of some olive cultivars in one of the seven glacial refuge oleaster populations (from Breton *et al.*, 2006b).

Cultivars codés	Populations refuges glaciaires						
	1	2	3	4	5	6	7
A	0,948						
B		0,708					
C			0,943				
D				0,791			
E					0,980		
F						0,845	
G							0,980

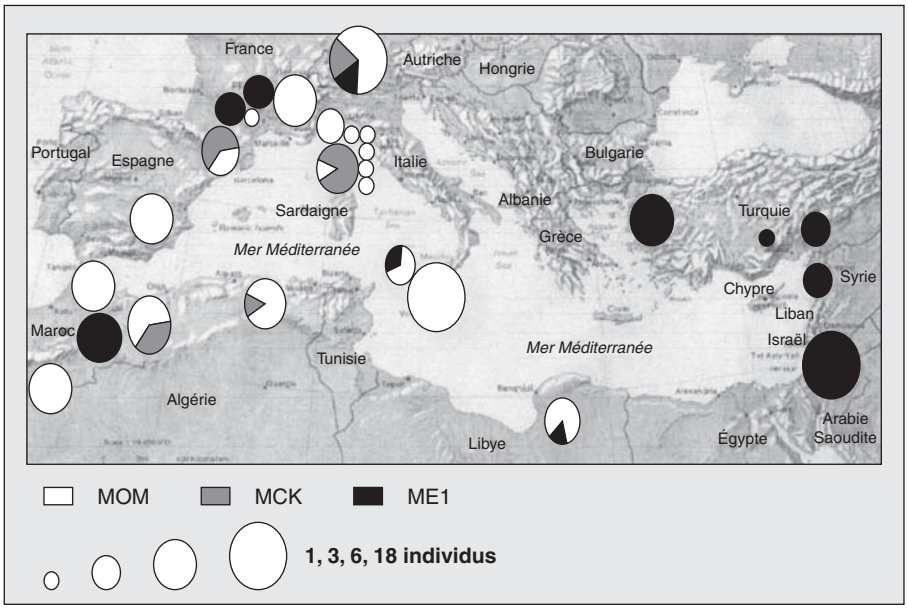


Figure 2. Distribution des polymorphismes de l'ADN mitochondrial (mitotypes) de l'oléastre autour du Bassin méditerranéen (Breton *et al.*, 2006a).

Figure 2. Distribution of oleaster mitochondrial DNA polymorphisms (mitotypes) in the Mediterranean basin (Breton *et al.*, 2006a).

Les ovales, selon leur taille, indiquent le nombre d'individus par peuplement.

l'Ouest on trouve les deux mêmes, CE1 et CE2, plus 2 supplémentaires, les chlorotypes CCK et COM, respectivement, avec les mitotypes MCK et MOM en Afrique du Nord (K pour Kabylie) et à l'ouest de la Méditerranée (MO pour Méditerranée de l'Ouest).

Chez l'oléastre, la structure génétique de la diversité cytoplasmique entre l'Est et l'Ouest est beaucoup plus prononcée que celle des cultivars, puisque les cultivars ont été déplacés par les hommes et qu'il n'en est pas de même des oléastres *(figure 2)*. L'oléastre est présent sous deux formes non distinguables morphologiquement, soit indigène soit dérivant de descendants ensauvagés d'oliviers ; nous avons retenu le terme de « féral » pour désigner le dernier (Besnard et Bervillé, 2000). Pour certains cultivars, l'origine géographique a pu être déterminée avec précision, notamment en Corse où le cultivar Sabina est apparenté à des oléastres locaux *(tableau 1)*. Pour les variétés de Bonifacio et Zinzala du sud de la Corse Besnard *et al.* (2001b) et Bronzini de Caraffa *et al.* (2002) ont montré l'identité alors que leurs différences morphologiques et organoleptiques sont nombreuses : Zinzala est cultivée sur terrain acide au sud de la Corse, alors qu'à Bonifacio elle l'est en terrain calcaire.

Les oléiculteurs d'une région peuvent apprécier que leur variété fétiche soit bien de la région. Besnard *et al.* (2001b) ont montré respectivement que la Picholine en Languedoc-Roussillon qui porte le mitotype et le chlorotype des oléastres du Languedoc est d'origine locale. De même, Chemlal de Kabylie en Algérie, qui porte les ADN des oléastres locaux, dérive d'un oléastre. Néanmoins, l'origine de cultivars qui font la renommée d'une région ou d'un pays peut être trouvée dans un autre pays. Une antériorité peut-elle être accordée à une dénomination d'origine ? Sans citer de noms, on pressent la surprise et une éventuelle contestation des résultats.

Sur l'ensemble des résultats précédents, les cultivars en provenance de l'Est ont été des géniteurs des futurs cultivars bien adaptés aux diverses régions. Les descendants par voie maternelle des cultivars de l'Est ont conservé les marqueurs cytoplasmiques de l'Est, CE1 et ME1, bien que l'apport répété de marqueurs de l'Ouest, par le pollen d'oléastres de l'Ouest, les différencie très nettement des oléastres de l'Est. En revanche, les cultivars de l'Est ont pu féconder par leur pollen des oléastres de l'Ouest et les croisements successifs ont conservé le cytoplasme et accumulé les marqueurs de l'Ouest.

Relations entre l'oléastre et les autres sous-espèces

Curieusement, le mitotype ME1, majoritaire dans les cultivars et les oléastres de l'Est se retrouve chez la sous-espèce *O. laperrinei* qui occupe les montagnes du Sahara jusqu'au nord du Soudan et dans la corne de l'Afrique. Il est donc probable que l'oléastre ait hérité du mitotype d'*O. laperrinei.* Il peut être considéré comme son ancêtre maternel. Néanmoins, il reste à trouver l'ancêtre mâle de l'oléastre et à expliquer le passage de l'oléastre du Sahara à la Méditerranée et pourquoi ce mitotype est prédominant à l'Est.

Nous avons actuellement comme hypothèse de travail que l'oléastre se serait introduit dans le Bassin méditerranéen quand le contact s'est établi entre l'Afrique du Nord et l'Espagne, la Sicile et l'Italie. Plusieurs périodes sont possibles dès la fin du Tertiaire. Des feuilles d'olivier sont datées de 40 000 ans dans l'île de Santorin. Puis l'oléastre a colonisé le pourtour méditerranéen d'abord à l'Ouest (Quézel, 1995), là où l'on observe actuellement le maximum de diversité (Breton *et al.*, 2006a). Par la suite, l'oléastre portant le cytotype, (c'est-à-dire le génome du chloroplaste + celui de la mitochondrie CE1+ME1) aurait seul colonisé l'Est. Nous ne pouvons encore savoir s'il s'agit d'un événement aléatoire dû à la dérive génétique, ou si le cytoplasme CE1+ME1 aurait eu un avantage sélectif pour passer à l'Est. La première hypothèse serait la plus vraisemblable, bien qu'elle ne soit pas la plus simple. Le passage par une espèce végétale thermophile de la barrière représentée par la mer Tyrrhénienne et le Désert de Libye est un événement rare. On ne peut toutefois exclure que tous les mitotypes soient passés à l'Est et que seul ME1 se soit maintenu. Lors des dernières phases de glaciation, l'oléastre aurait régressé aussi bien à l'Est qu'à l'Ouest, les cycles successifs de régression et d'expansion lors des périodes de réchauffement provoquant une forte dérive et structurant profondément la diversité de l'oléastre telle que nous l'observons aujourd'hui.

Ces divers canevas, bien qu'étayés pour la plupart des étapes, comprennent encore des zones d'ombre qui restent à explorer. Plusieurs points paraissent importants quant à la compréhension de la diversité actuelle de cette espèce. Nous avons vu que les dogmes avaient une place importante mais que des faits reconnus récents viennent les contredire. L'oléastre s'est différencié à l'ouest de la Méditerranée. Il faut encore accumuler des preuves supplémentaires. C'est l'approche multidisciplinaire qui favorisera cette compréhension.

Enfin, nous avons vu que pour une culture oléagineuse toutefois assez mineure en France, l'olivier permet d'aborder des problèmes de base quant à sa formation d'origine hybride, et si nous avons approché le lieu possible de sa formation, il reste à déterminer quand l'espèce s'est formée. L'évolution implique une zone hybride, la migration, des avantages sélectifs de l'hybride ; la domestication multilocale conduit à la comparaison des divers événements pour estimer la diversité des origines. De plus, la longévité et la pérennité de cette espèce en font un bon modèle pour estimer l'accumulation des mutations sur des siècles. Qu'en est-il de la sélection clonale ? Elle se pratique déjà sur la vigne. Des réponses ont été apportées sur quelques points mais de nombreuses zones d'ombre restent encore à éclaircir.

Conclusion et perspectives

La diversité de l'olivier et celle de l'oléastre ne se superposent pas. En effet, l'oléastre est fortement diversifié dans la partie occidentale du Bassin méditerranéen, alors que dans la partie orientale la diversité y est plus réduite. Le schéma de diversité de la forme cultivée est relativement homogène mais biaisé par l'action humaine.

Besnard *et al.* (2001) ont donné des preuves moléculaires du déplacement de cultivars majeurs dans le sens Est → Ouest probablement dû aux déplacements humains. Un foyer de domestication existe donc à l'est de la Méditerranée (Zohary et Spiegel Roy, 1975). Néanmoins, Terral et Arnold-Simard (1996) mettent en évidence une phase de prédomestication ou de domestication en Espagne, à l'ouest du Bassin méditerranéen. La diversité venue de l'Est a donc enrichi la biodiversité existante à l'Ouest par hybridation avec les formes locales (Breton *et al.*, 2006b).

Ces résultats devraient permettre de comprendre comment des événements indépendants de domestication ont modelé la diversité génétique en fonction des origines géographiques et peut-être des peuples qui les ont réalisés. L'expérimentation de nouvelles introductions sur cette espèce est dissuasive par son coût. À terme, l'intérêt de ces travaux est de fournir un guide pour le choix de nouvelles variétés en fonction de leur origine géographique.

De nombreuses variétés d'oliviers sont encore exploitées. Cela explique l'adaptation locale des cultivars jusqu'aux terroirs, mais quelques cultivars se répandent au détriment des types locaux. L'oléastre également n'échappe pas à ce constat. La surexploitation des forêts méditerranéennes a entraîné une diminution de la diversité de l'oléastre. L'urbanisation joue aussi un rôle dans la régression de l'oléastre, notamment en France où de vrais oléastres existeraient à l'état de relique (Côte d'Azur, La Clape).

L'intérêt de l'olivier ainsi que celui de l'oléastre dépassent ceux de l'exploitation oléicole. Des zones protégées telles que les parcs nationaux et des sites naturels ou d'intérêts biologique et écologique doivent être créés afin de préserver les ressources naturelles et des autres espèces animales et végétales. L'oléastre peut être utilisé comme pare-feu si les terrains sont entretenus périodiquement. Il peut non seulement être utile à des fins économiques mais aussi à des fins ornementales. Par ailleurs, il permettra de maintenir les sols, donc de limiter l'érosion et de restructurer un sol. Les autres végétaux coloniseront ces milieux et l'on observera de nouveau des successions de groupements végétaux et notamment l'association oléastres-lentisques. L'histoire de l'olivier se révèle plus complexe qu'il n'apparaissait aux auteurs qui le croyaient originaire du Croissant fertile, alors qu'il a de multiples origines dans plusieurs des populations d'oléastres de tout le Bassin méditerranéen. ■

Remerciements

Merci à Peter et Brigitte Schäfer pour la lecture attentive du manuscrit.

Références

Amigues S. *Théophraste, Recherches sur les plantes.* Trad. Coll. Université de France. Paris : Les Belles Lettres, 1993.

Besnard G, Baradat P, Chevalier D, Tagmount A, Bervillé A. Genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.) revealed by RAPDs and RFLPs in the rRNA genes. *Gen Res Crop Evol* 2001a ; 48 : 165-82.

Besnard G, Bervillé A. Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. *CR Acad Sci Ser III* 2000 ; 323 : 173-81.

Besnard G, Breton C, Baradat P, Khadari B, Bervillé A. Cultivar identification in the olive (*Olea europaea* L.) based on RAPDS. *J Amer Hort Science* 2001b ; 126 : 668-75.

Besnard G, Khadari B, Villemur P, Bervillé A. A Cytoplasmic Male Sterility in olive cultivars (*Olea europaea* L.) :phenotypic, genetic and molecular approaches. *Theor Appl Genet* 2000 ; 100 : 1018-24.

Bowers J, Boursiquot JM, This P, Chu K, Johansson H, Meredith C. Historical Genetics : The Parentage of Chardonnay, Gamay, and Other Wine Grapes of Norteastern France. *Science* 1999 ; 285 : 1562-5.

Breton C, Besnard G, Bervillé A. Using multiple types of molecular markers to understand olive phylogeography. In : Zeder MA, Decker-Walters D, Bradley D, Smith B, eds. *Documenting Domestication : new genetic and archaeological paradigms.* Berkeley : University of California Press, 2006.

Breton C, Tersac M, Bervillé A. Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive : several Plio-Pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J Biogeography* 2006 (*in press*). [Published article online: 29-Jun-2006 Journal of biogeography. doi: 10.1111/j.1365-2699. 2006. 01544.x].

Bronzini de Caraffa V, Maury J, Gambotti C, Breton C, Bervillé A, Giannettini J. Mitochondrial DNA variation and RAPD mark oleasters, olive and feral olive from Western and Eastern Mediterranean. *Theor Appl Genet* 2002 ; 104 : 1209-16.

Brun JP. *Le vin et l'huile dans la Méditerranée antique.* St Etienne (France) : Ed Errance, 2004.

Chevalier A. L'origine de l'olivier cultivé et ses variations. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* 1948 ; 28 : 1-25.

Ellstrand NC. Dangerous liaisons? When cultivated plants mate withy their wild relatives. In : Schneider SS, ed. *Synthesis in Ecology and Evolution.* Baltimore ; London : The Johns Hopkins University Press, 2003.

Estin C, Laporte H. *Le livre de la mythologie grecque et romaine.* Collection Découverte Cadet Ed. Paris : Gallimard, 1987.

Figueiral I, Terral JF. Late quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura : charcoal based paleovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Sci Rev* 2002 ; 21 : 549-58.

Franks T, Botta R, Thomas MR, Franks J. Chimerism in grapevines : implications for cultivar identity, ancestry and genetic improvement. *Theor Appl Genet* 2001 ; 104 : 192-9.

Gemas VJV, Rijo-Johansen MJ, Fevereiro P. Intra-variability of the Portuguese olive cultivar Galega vulgar expressed by RAPD, ISSR and SPAR. *ISHS Acta Horticulturae* 2001 ; 586 : 175-8.

Green PS. A revision of *Olea*. (*Oleaceae*). *Kew Bull* 2002 ; 57 : 91-140.

Jaulin B. *Le cadre de vie de l'agora*. 2005. www.areopage.net/grece/26.htm.

Khadari B, Breton C, Moutier N, *et al.* Using molecular markers for olive germplasm management in one collection. *Theor Appl Genet* 2003 ; 106 : 521-9.

Lanfranchi F, Bui Thi M. *Oléastre et lentisque, plantes oléagineuses utilisées en Corse au néolithique*. Ann Arbor : Harvard University Press, 1995.

Lévêque C, Mounolou JC. *Biodiversité, dynamique biologique et conservation*. Paris : Dunod, 2001.

Maley J. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique : Leurs conséquences sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In : Williams MAJ, Faure H, eds. *The Sahara and the Nile*. Rotterdam : AA Balkema, 1980.

Moutier N. *Fiches descriptives des cultivars français*. Aix en Provence : Afidol, 2003.

Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu J-L, *et al.* Glacial Refugia : Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity. *Science* 2003 ; 300 : 1563-5.

Quézel P. La flore du Bassin Méditerranéen : origine, mise en place, et endémisme. *Ecologia Mediterranea* 1995 ; 21 : 19-39.

Terral JF, Alonso N, Capdevila RBI, *et al.* Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *J Biogeogr* 2004 ; 31 : 63-77.

Terral JF, Arnold-Simard G. Beginnings of Olive Cultivation in Eastern Spain in Relation to Holocene Bioclimatic Changes. *Quaternary Res* 1996 ; 46 : 176-85.

Turrill WB. Wild and cultivated olives. *Kew Bull* 1951 ; 3 : 437-42.

Zohary D, Spiegel Roy P. Beginnings of fruit growing in the old world. *Science* 1975 ; 187 : 319-27.