

De la diversité actuelle aux vestiges archéologiques du palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.)

Développement de descripteurs géométriques
des graines de dattes

Jean-Frédéric Terral

Biologiste

Sarah Ivorra

Biologiste

Claire Tito

Biologiste

Claire Newton

Archéo-botaniste

Margareta Tengberg

Archéo-botaniste

Jean-Christophe Pintaud

Botaniste

Introduction

Le palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.) est l'emblème des oasis de palmeraie, agrosystèmes particuliers, sièges d'une étonnante agrodiversité. Les oasis se distribuent dans les zones semi-arides et arides, de la péninsule arabique à la péninsule ibérique. Leur localisation est tributaire de la présence de l'eau, phréatique ou d'écoulement (oueds ou wadis), de son captage, éventuellement de son stockage et de sa distribution. Leur principe est l'association hiérarchisée (horizontalement et verticalement), dans un même espace irrigué, d'espèces fruitières arborescentes sous les frondaisons desquelles de nombreuses espèces vivrières sont cultivées. Parmi les espèces arborescentes, le palmier dattier est la clé de voûte de l'oasis tant son importance est fondamentale dans l'économie de subsistance des sociétés traditionnelles, actuelles et passées.

L'histoire du palmier dattier, indissociable de celle des oasis, n'a pas encore livré tous ses secrets. Les vestiges archéobotaniques les plus anciens, attestant de la consommation de dattes, sont des graines carbonisées et minéralisées d'assemblages néolithiques d'Arabie orientale et datées du VI^e millénaire av. J.-C. (Beech et Shepherd 2001 ; Beech, 2003). Le statut du palmier dattier n'est toutefois pas établi pour cette époque car, en l'état actuel des recherches, aucun caractère ne permet de différencier dans le matériel archéobotanique les dattes de palmier « sauvage » des dattes de palmier cultivé (Beech, 2003 ; Tengberg, 2003a).

Parce que les dattes sont facilement conservables et transportables, la découverte de graines ne constitue pas une preuve, ni de la culture du dattier, ni de l'existence d'oasis. En revanche, la présence simultanée de fragments de stipe, de graines de dattier et d'autres plantes cultivées (arbres fruitiers, céréales, légumineuses...) plaide en faveur de l'existence d'une polyculture oasisienne. Ce type d'assemblage archéobotanique dont la première attestation remonte à la fin du IV^e millénaire av. J.-C. à l'intérieur de la péninsule d'Oman (Cleuziou, 1992) est couramment mis en évidence tout au long du III^e millénaire av. J.-C. (Tengberg et Lombard, 2002 ; Tengberg, 2003a, 2003b). Dès lors et surtout à partir du II^e millénaire av. J.-C. jusqu'au début de l'ère chrétienne, de nombreuses attestations archéobotaniques (photo 1), représentations iconographiques et mentions textuelles montrent que la palmeraie oasisienne se développe partout autour du golfe persique et en Afrique saharienne, particulièrement en Egypte (Newton *et al.*, 2006) et en Libye (Van der Veen, 1992 ; Pelling, 2005).

Ce travail préliminaire porte sur la diversité biologique actuelle du palmier dattier appréhendée à travers la morphométrie géométrique. Il concourt à la mise en œuvre d'une stratégie de recherche interdisciplinaire impliquant différentes approches complémentaires (archéobotanique, biologie moléculaire et archéogéographie) dont l'objectif est d'appréhender les origines de la domestication du dattier, de sa diversification variétale et de la radiation au cours du temps de la phoeniciculture depuis son (ou ses) centre(s) d'origine.



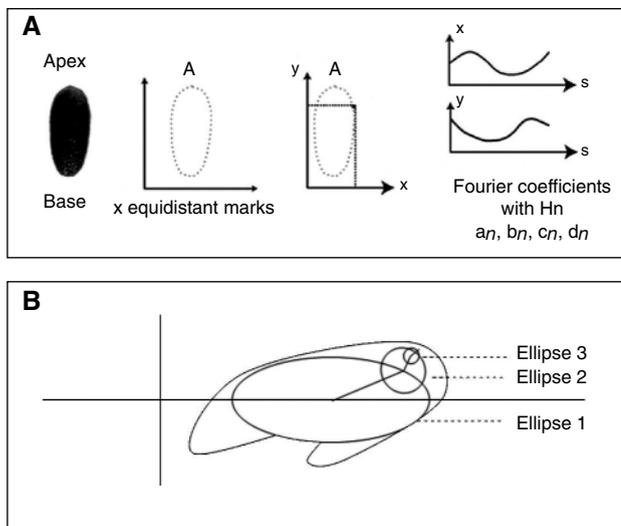
Photo 1
Graine archéologique carbonisée, datant du ^v^e siècle avant notre ère ('Ayn-Manâwir, oasis de Kharga, Egypte)
Source : Newton C., 2006.

Matériel et méthode

Trois cent soixante graines de dattes issues de treize variétés de *Phœnix dactylifera* (tabl. 1) et de cinq autres espèces, *P. caespitosa*, *P. canariensis*, *P. reclinata*, *P. sylvestris* et *P. theophrasti* dont l'aire de distribution est présentée dans la figure 1 représentent le matériel d'étude. La structure morphologique de ces graines a été analysée à travers une méthode d'analyse de contour : les transformées elliptiques de Fourier (TEF).

Variétés de <i>Phoenix dactylifera</i>	Origine du matériel	Origine géographique supposée de la variété	Nombre de graines
Amhat	Egypte	Egypte	20
Bou-Sthami	Espagne	Maroc	20
Bou-Feggous	Espagne	Maroc	20
Ghamly	Egypte	Egypte	20
Hayani	Egypte	Egypte	20
La Confitera	Espagne (Elche)	Espagne (Elche)	20
Khadrawy	Espagne	Arabie Saoudite	20
Medjoul	Espagne	Maroc	20
Siwi	Egypte	Egypte	20
Tamr	Egypte	Egypte	20
Thorry	Espagne	Algérie	20
Zabad	Sultanat d'Oman	Sultanat d'Oman	20
Zaydi	Espagne	Irak	20

I Tableau 1
Dénomination, origine et effectif en graines
des variétés de palmier dattier étudiées.



I Figure 1
Reconstruction du contour en une série de fonctions périodiques,
les harmoniques, définies par 4 coefficients de Fourier (A)
et matérialisées par une série d'ellipses permettant de décrire
des détails de plus en plus précis (d'après Tabard, 2006) (B).

La structure morphologique des graines de datte est analysée grâce à la méthode des transformées elliptiques de Fourier (TEF) : méthode mise au point pour l'étude d'objets pouvant être caractérisés par un contour fermé mais ne présentant pas suffisamment de points de repère homologues (Kuhl et Giardina, 1982 ; Rohlf et Archie, 1984). Cette méthode consiste en la décomposition d'un contour initial en une série de fonctions périodiques appelées harmoniques (fig. 1A). Un grand nombre d'harmoniques de longueur d'onde décroissante peut ainsi être calculé décrivant de manière de plus en plus précise le contour de l'objet (Crampton, 1995 ; Ferson *et al.*, 1985). Ce dernier peut ainsi être résumé par un système à deux équations :

$$x(t) = a_0/2 + \sum_{n=1}^{\omega} (a_n \cos n\omega t + b_n \sin n\omega t)$$

$$y(t) = c_0/2 + \sum_{n=1}^{\omega} (c_n \cos n\omega t + d_n \sin n\omega t)$$

Dans les équations :

- « t » représente le déplacement le long du contour de 0 à T (T constituant le contour fermé) ;
- « ω » est la longueur d'onde de la fonction trigonométrique n ;
- « a_0 » et « c_0 » correspondent aux coefficients de Fourier de l'harmonique H0 et définissent le centre de l'objet.

Les paramètres a_n , b_n , c_n et d_n sont les coefficients de Fourier de l'harmonique de rang n. Les 4 coefficients de Fourier d'une harmonique donnée définissent la taille, la forme et l'orientation d'une ellipse (Crampton, 1995) ; ils sont donc reliés fonctionnellement mais peuvent être utilisés comme variables quantitatives en analyses multivariées (par exemple : Cucchi *et al.*, 2002 ; Renaud et Michaux, 2003).

Chaque graine de palmier est photographiée en vue dorsale et en vue latérale. Les images sont détournées afin d'augmenter au maximum le contraste entre la graine et le fond de l'image. Cette opération permet la prise du contour de manière semi-automatique à l'aide d'un logiciel d'analyse d'image et de mesures. A partir de l'apex de la graine (point de départ de la représentation du contour), les coordonnées de 64 points pseudo-homologues équidistants définissant le contour de la graine sont alors enregistrées. Elles permet-

tent le calcul des quatre coefficients caractéristiques des harmoniques ainsi que des deux constantes associées (a_0 et c_0).

La prise en considération simultanée de l'information (coefficients de Fourier) en vue dorsale et en vue latérale permet de considérer la forme de la graine en trois dimensions. Les valeurs des coefficients de Fourier sont ensuite standardisées par l'aire du contour afin d'étudier séparément la forme (géométrie), représentée par les coefficients de Fourier et la taille, estimée par l'aire. Une standardisation par l'orientation de la graine est également appliquée. Elle consiste à faire coïncider l'axe longitudinal de l'ellipse décrite par la première harmonique (H1) avec l'axe des abscisses d'un repère arbitraire (fig. 1B). Cette opération permet d'éviter les erreurs dues à un positionnement imparfait de la graine lors de la prise de photo et donc leur répercussion sur les coefficients de Fourier. Le point de départ du contour est également standardisé afin d'être situé sur l'axe des abscisses.

Les coefficients des harmoniques H0 (deux constantes : a_0 et c_0) et H1 (4 coefficients : a_1 , b_1 , c_1 , d_1) utilisés pour les standardisations sont exclus des analyses statistiques effectuées car ils n'apportent aucune information concernant la forme de la graine.

Finalement, 5 harmoniques (H2, H3, H4, H5 et H6) ont été considérées pour chacune des vues. Elles représentent un bon compromis entre la description de la structure morphologique de la graine et un risque d'erreur accru (dû essentiellement à la prise en considération d'irrégularités de contour) que pourrait induire l'introduction de nouvelles harmoniques.

L'ensemble des données, 40 variables quantitatives définissant la structure géométrique de 360 graines en vues dorsale et latérale appartenant à 18 catégories de palmiers (13 variétés de *Phoenix dactylifera* et 5 autres espèces de *Phoenix*), a été traité à l'aide d'une analyse factorielle discriminante (AFD). A la fois descriptive et décisionnelle, cette méthode de statistique multivariée permet d'étudier la structuration du nuage de points en maximisant les distances entre catégories définies a priori par rapport à la variance totale. La matrice de distance de Mahalanobis obtenue (distances euclidiennes entre centres de gravité de chaque population statistique dans l'espace multivarié) a servi de support pour la réalisation d'une classification hiérarchique UPGMA (*Unweighted Pair-Group*

Method Using Arithmetic Averages). Cette dernière analyse a permis de fournir de manière descriptive une synthèse de la structuration de la diversité morphologique analysée en termes de proximité morphologique.

Résultats et discussion

L'analyse factorielle discriminante (AFD), réalisée sur les coefficients de Fourier des contours (dorsal et latéral) des 360 graines étudiées, permet de différencier avec un taux de discrimination égal à 97,5 %, *Phœnix dactylifera* (Morpho-clade MC2) des autres espèces étudiées (Morpho-clade MC1). Seule Zabad, une variété de dattier importante commercialement au sultanat d'Oman (péninsule arabique), échappe à la règle et affiche d'après les résultats de l'AFD, non détaillés dans ce travail, une grande proximité morphologique avec les autres espèces étudiées définissant le morpho-clade MC1a et en particulier avec *Phœnix sylvestris*, espèce exploitée pour sa sève sucrée, pour la fabrication de nattes et de clôtures ou pour l'alimentation animale (Chowdhury *et al.*, 2008). Ce résultat important présage-t-il d'un apparentement de Zabad avec *Phœnix sylvestris* ou d'une convergence morphologique liée à des paramètres pour l'instant indéterminés ?

Le génotypage de locus microsatellites de plusieurs espèces de *Phœnix* et de différentes variétés de dattier corrobore les résultats obtenus par la morphométrie géométrique. La variété Zabad en particulier présente un profil allélique atypique qui suggère un croisement entre une variété de *Phœnix dactylifera* et *Phœnix sylvestris*, suivi de rétrocroisements successifs sur *P. dactylifera*.

Probablement à partir de la Mésopotamie, l'extension progressive de la culture du dattier au cours de l'antiquité s'est accompagnée du développement de composantes locales originales de l'agrobiodiversité de l'espèce et de variétés propres à chaque terroir. Cette expansion géographique du *Phœnix dactylifera* signifie aussi sa mise en contact avec d'autres espèces du genre : *Phœnix sylvestris* vers l'est (Moyen Orient), *Phœnix reclinata* au sud (Sahel), *Phœnix caespici-*

tosa dans la corne de l'Afrique et régions adjacentes de la péninsule arabique, *Phœnix atlantica* à l'ouest (archipel du Cap Vert). Toutes ces espèces étant interfécondes, des flux de gènes interspécifiques s'établissent lorsqu'au moins deux d'entre elles sont en présence. La variété Zabad témoigne de flux de gènes entre *Phœnix sylvestris* (?) et *Phœnix dactylifera* (?), qui furent à une époque donnée, mis en situation sympatrique soit naturellement, soit par le biais des migrations humaines.

A un niveau d'agrégation inférieur, les analyses statistiques renvoient un taux de discrimination global (reclassement à posteriori des 18 variétés ou espèces) égal à 98 %.

L'analyse UPGMA permet de mettre en évidence 5 morpho-clades quasi-parfaitement différenciés dont le morphotype consensuel a été reconstitué en vues dorsale et latérale, à l'aide de la procédure des transformées elliptiques de Fourier inverses (fig. 2).

Ces 5 morpho-clades se structurent de la manière suivante (fig. 2) :

– un ensemble discriminé à 97,5 % associe un morpho-clade à graines plutôt elliptiques (vue dorsale) et légèrement asymétriques (vue latérale) à un autre morpho-clade à graines ovoïdes (un seul axe de symétrie potentiel lié à l'aplatissement de la partie basale) et faiblement asymétriques. Le premier morpho-clade (MC1a) associe *Phœnix sylvestris*, *P. reclinata*, *P. caespitosa*, *P. theophrasti* et Zabad. *Phœnix canariensis* constitue à elle seule le second morpho-clade (MC1b) ;

– un ensemble (97,9 %) ne comprenant que des variétés de *P. dactylifera* qui présentent des graines très allongées. Cet ensemble se partitionne en 3 morpho-clades associant des variétés d'origines géographiques plus ou moins disparates. MC2a est caractérisé par des graines relativement symétriques dont le centre de gravité est proche de l'intersection des axes médians longueur et largeur. Il représente dans cet ensemble le groupe le plus largement distribué (Arabie Saoudite, Irak, Maroc et Espagne) dont les variétés Medjoul (Maroc) et La Confitera (Elche, Espagne) très proches morphologiquement et qui font partie du même complexe de landraces. MC2b comprend des variétés dont les graines asymétriques présentent un centre de gravité déplacé vers l'apex. MC2b est caractérisé par des graines asymétriques dont le centre de gravité est au contraire décalé vers la base, le long de l'axe médian le plus long.

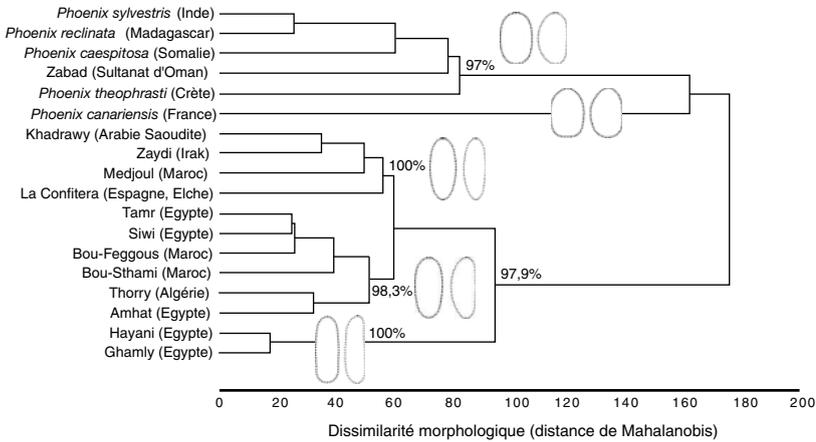


Figure 2
 Structuration de la diversité morphologique des graines de *Phoenix* étudiée à l'aide d'une classification UPGMA. Des morpho-clades dont le taux de discrimination a été calculé (%) sont individualisés.

Ces deux morpho-clades associent des variétés proches d'un point de vue géographique pouvant suggérer un apparentement génétique qui devra être vérifié afin de valider les propriétés biosystématiques de la morphométrie géométrique.

Conclusion et perspectives

L'analyse morphométrique de graines de dattes apporte, à l'appui de la génétique, une première contribution à la discrimination de différentes espèces de palmier et à la caractérisation d'une fraction de la diversité variétale de *Phoenix dactylifera*.

Cette étude met en évidence, sur la base de caractères morphologiques géométriques, une différenciation précise de groupes morphologiques ou morphotypes, permet l'identification de variétés et apporte des résultats novateurs précisés par la génétique, quant au rôle joué par l'hybridation interspécifique dans la création variétale.

Si des pratiques culturelles spécifiques, comme le clonage à partir de rejets et la pollinisation manuelle, sont très anciennement documentées, le rôle de l'hybridation interspécifique et son importance dans la constitution de l'agrobiodiversité du dattier, demeurent très peu connus. Le cas de la variété omanaise Zabad, fruit du croisement entre *Phœnix sylvestris* et *Phœnix dactylifera* pose alors de nouvelles questions. L'hybridation spontanée intervient-elle dans la dynamique du *gene pool* de l'espèce cultivée sans conscience particulière du phénomène de la part des agriculteurs ou bien, les espèces sauvages sont-elles reconnues comme une ressource pour l'amélioration variétale ? Des caractères allospécifiques ont-ils été sélectionnés dans certaines variétés de dattiers ?

Cette première approche morphométrique appliquée aux graines de datte ouvre des perspectives intéressantes concernant l'histoire biogéographique et évolutive du dattier. Les résultats de l'analyse morphométrique de graines archéologiques, comparés à un important référentiel actuel, permettra d'accéder à certains aspects de la variabilité morphologique, biosystématiques, fonctionnels et liés à la domestication et aux pratiques culturelles. Dans le registre archéologique, la mise en évidence des morphotypes ancestraux en différentes aires géographiques et la reconstruction de la dynamique spatiale et temporelle de la diversité morphologique devraient nous permettre de préciser les origines géographiques et chronologiques de la domestication du dattier, de saisir les développements de la phoeniculture au cours du temps et de révéler différentes voies de dispersion de formes cultivées en relation avec les migrations humaines.

Bibliographie

- BEECH M., 2003 – *Archaeobotanical evidence for early date consumption in the Arabian Gulf. The Date palm: from traditional resource to green wealth*. The Emirates Center for Strategic Studies and Research, Abu Dhabi : 11-31.
- BEECH M., SHEPHERD E., 2001 – Archaeobotanical evidence for early date consumption on Dalma Island, United Arab Emirates. *Antiquity*, 75 : 83-89.
- CLEUZIQU S., 1992 – « Hili and the beginning of oasis life in Eastern Arabia ». *Proceedings of the Seminar of Arabian Studies*, 12 : 15-22.

- CHOWDHURY M.S.H., HALIM M.A., HAQUE F., KOIKE M., 2008 – Traditional utilization of wild date palm (*Phoenix sylvestris*) in rural Bangladesh: an approach to sustainable biodiversity management. *Journal of Forestry Research*, 19 (3) : 245-251.
- CRAMPTON J.S., 1995 – Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves : some practical considerations. *Lethaia*, 28 : 179-186.
- CUCCHI T., VIGNE J.-D., AUFRAY J.-C., CROFT P., PELTENBURG E., 2002 – « Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IX^e et VIII^e millénaires av. J.-C.) ». *C. R. Palevol*, 1 : 235-241.
- FERSON S., ROHLF F.J., KOEHN R.K., 1985 – Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Syst. Zool.*, 34 (1) : 59-68.
- KUHL F.P., GIARDINA C.R., 1982. – Elliptic fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, 18 : 259-278.
- NEWTON C., GONON T., WUTTMANN M., 2006 – Un jardin d'oasis d'époque romaine à 'Ayn-Manâwir (Kharga, Égypte), *BIFAO*, 105.
- PELLING R., 2005 – Garamantian Agriculture and its Significance in a wider North African Context: the Evidence of the Plant Remains from the Fazzan Project. *The Journal of North African Studies*, 10 (3-4) : 397-411.
- RENAUD S., MICHAUX J.R., 2003 – Adaptative latitudinal trends in the mandible shape of Apodemus wood mice. *Journal of Biogeography*, 30 : 1617-1628.
- ROHLF F.J., ARCHIE J.W., 1984 – A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera:Culicidae). *Syst. Zool.*, 33 (3) : 302-317.
- TABARD E., 2006 – *Evolution morphologique du pépin de vigne (Vitis vinifera L.) sous l'impact e la domestication : apport des transformées elliptiques de Fourier au regard des données moléculaires*. Mémoire de master-II écologie, biodiversité, évolution. Université Montpellier-II.
- TENGBERG M., 2003a – *Research into the origins of date palm domestication. The Date palm : from traditional resource to green wealth*. The Emirates Center for Strategic Studies and Research, Abu Dhabi : 33-50.
- TENGBERG M., 2003b – « Archaeobotany in the Oman Peninsula and the role of Eastern Arabia in the spread of African Crops ». In Neumann K., Butler A., Kahlheber S. (eds) *Food, Fuel and Fields : Progress in African Archaeobotany*. Actes du colloque international/Workgroup for African Archaeobotany. *Africa Præhistorica* 15, Heinrich-Bart-Institut, Köln : 229-23.
- TENGBERG M., LOMBARD P., 2002 – Environnement et économie végétale à Qal'at al-Bahreïn aux périodes Dilmoun et Tylos. *Recherches en archéobotanique. Paléorient*, 27 (1) : 167-181.
- VAN DER VEEN M., 1992 – Botanical evidence for Garamantian agriculture in Fezzan, southern Libya. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73 : 315-327.



Colloques et séminaires

Biotechnologies du palmier dattier

Éditrice scientifique
Frédérique Aberlenc-Bertossi

IRD
Éditions

Actes du 3^e Séminaire du réseau AUF-BIOVEG
« Biotechnologies du palmier dattier »
Montpellier (France), 18-20 novembre 2008

Biotechnologies du palmier dattier

Éditrice scientifique
Frédérique Aberlenc-Bertossi

IRD Éditions
INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT

collection Colloques et séminaires

Paris, 2010

Préparation des textes

Sylvie Doulbeau

Mise en page

Bill Production

Fabrication

Catherine Plasse

Maquette de couverture

Michelle Saint-Léger

Maquette intérieure

Catherine Plasse

Photo de couverture

IRD/F. Aberlenc-Bertossi : « *Palmeraies, Tozeur (Tunisie).* »

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 2010

ISSN : 0767-2896

ISBN : 978-2-7099-1691-2