



HAL
open science

Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux

Jalal Kassout

► To cite this version:

Jalal Kassout. Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux. Biologie végétale. Université Montpellier; Université Abdelmalek Essaâdi (Tétouan, Maroc), 2019. Français. NNT : 2019MONTG061 . tel-02611003

HAL Id: tel-02611003

<https://theses.hal.science/tel-02611003>

Submitted on 18 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie et Biodiversité

École doctorale GAIA

Unité de recherche ISEM (UMR 5554)

En partenariat international avec l'Université Abdelmalek Essaadi, MAROC

Réponse de traits fonctionnels foliaires et anatomiques chez l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc soumis aux changements globaux

Présentée par Jalal KASSOUT

Le 30 novembre 2019

Sous la direction de Jean-Frédéric TERRAL
et Mohammed ATER

Devant le jury composé de

Claire DAMESIN, Professeur, Université Paris sud

Frédéric MEDAIL, Professeur, Université Aix-Marseille

Lahcen TAIQUI, Professeur, Université Abdelmalek Essaâdi

Anne CHARPENTIER, Maitre de conférences, Université de Montpellier

Hassan Bouziane, Professeur, Université Abdelmalek Essaâdi

Jean-Frédéric TERRAL, Professeur, Université de Montpellier

Mohammed ATER, Professeur, Université Abdelmalek Essaâdi

Rapporteur

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Invité

Directeur de thèse

Directeur de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

REMERCIEMENTS

Voilà une page qui se tourne après une aventure scientifique...pleines de surprises.

Je tiens tous d'abord à remercier Mohammed ATER et Jean-Frédéric TERRAL mes deux directeurs de thèse qui m'ont guidé tout au long de ce chemin semé d'embûches. Je n'aurais pu réaliser ce travail sans leur aide et très nombreux conseils. Je les remercie pour la confiance qu'ils m'ont témoignée et leur soutien scientifique et administratif. **Jean-Fréd**, pour ton souci de la précision et tes grandes connaissances du monde de la recherche, ton humeur, et pour ton amitié. **Mohammed**, pour ton entièreté, amitié, humeur, ton soutien dans les moments les plus difficiles, ton pouvoir à analyser, et pour tous les repas chauds et froids pendant nos missions de terrain !!

Je tiens à remercier les membres du jury qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'évaluer ce travail.

Je tiens à remercier les occupants du coin sacré ! de l'équipe Agrobiodiversité à la Faculté des Sciences de Tétouan : Mohammed El Mahrousi, Houssni M'hamed, Abdelouhab Sahli, Khalil El Khadaoui, Soufian Shakour, Hasnna Bensbih, Hassan Enouni pour tous les moments agréables de terrain, les discussions et le partage. Un grand merci à mes chers amis et frères Abdelatif El Ouahrani, Oussama Akhnouch et Mohammed El Mahrousi pour les conseils et le soutien dans les moments de doute.

Je remercie mes professeurs de la Faculté des Sciences de Tétouan : Soumia Fahd, Hakima El Mraghi, Majida EL Alami, Bouziane Hassan, Mohamed Kadiri, Mohamed Kazzaz pour les conseils et la bonne humeur.

Je tiens à remercier mes collègues de l'ISEM de Montpellier. Plus particulièrement Sarah Ivorra, qui m'a guidé dans mes premiers pas vers l'écoanatomie quantitative du bois d'olivier. Un grand merci à Bertrand Limier, qui a apporté une grande aide pour cette thèse. Merci également à Laure, Isabel, Laurent, Léonor, Vincent et Thierry pour les bons moments que nous avons partagé.

Un grand merci également aux membres de mon comité de thèse pour le temps qu'ils m'ont accordé et pour leurs remarques qui ont permis d'orienter mon travail : Sylvie Hurtrez, Christelle Hély et Bouchaib Khadari. Un grand merci pour les membres du Laboratoire International Associé EVOLEA (France – Maroc) pour le partage, les conseils et les bons tajines !

Un grand merci à John G. Hodgson pour les nombreux conseils et pour sa collaboration et amitié.

Je remercie aussi mes compagnons de route : Zainab, Houda, Ghizlane, Hicham, Mohammed, Mahmoud, Diaa, Ahmed, avec qui j'ai pu partager les joies et les doutes de la vie de doctorant. Un grand merci à mes amis de longue date, Jaouad, Mohamed, Abdelatif, Oussama, Mouad pour tous les bons moments passés ensemble.

Je finirai en remerciant ma famille qui m'a beaucoup soutenu durant ce travail. Mille mercis à mes parents, **Mohamed** et **Safia** de m'avoir encouragé et soutenu tout au long de mes études. Un grand merci pour mon frère Oussama pour le soutien et pour tous les appels téléphoniques de minuit, merci à ma sœur Oumaima pour ton amour et pour les morceaux de chocolat noir.

À Mes grands-parents.

Merci !

Cette thèse en cotutelle entre l'Université de Montpellier (France) et l'Université Abdelmalek Essaâdi (Tétouan - Maroc) a bénéficié du soutien du Centre National pour la Recherche Scientifiques et Technique (CNRST - Maroc), du programme de coopération bilatérale PHC TOUBKAL (France – Maroc) n° 15/04 - Ecologie et génétique des Oléastraies au Maroc : enjeux pour la conservation et la valorisation de la biodiversité marocaine (EcoGenOlea) et du Laboratoire International Associé – LIA Evolea : Diversité, vulnérabilités et dynamiques de l'olivier dans un environnement hétérogène et changeant : le modèle du Maroc (INEE CNRS, France – Maroc) .



Agroécosystème traditionnel de montagne au nord du Maroc, région Tlat Taghramt, nord du Maroc (Photo : J. Kassout).

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1	73
Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured	
CHAPITRE 2	108
Resisting to aridity and aridification: adaptation of sap conduction performance in <i>Olea europaea</i> L. in a heterogeneous and changing environment	
CHAPITRE 3	161
Understanding the impact of ongoing global changes on the olive tree (<i>Olea europaea</i> L.): focus on the variation of functional traits along environmental gradients in Morocco	
SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE	219
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	235
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	242

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Formation maraboutique cloturée à oléastre, village Tltat Taghramt, nord du Maroc (Photo : J. Kassout).

Introduction générale

1. L'olivier sauvage

Description, taxinomie et histoire évolutive de l'olivier

L'olivier *Olea europaea* L. appartient à la famille des *Oleaceae*. C'est un complexe spécifique formé de 6 sous-espèces (Green & Wickens, 1989 ; Vargas et al., 2001 ; Médail et al., 2001 ; Green, 2002). *Olea europaea* subsp. *europaea* correspond à l'olivier méditerranéen. *O. e.* subsp. *maroccana* ((Greut. & Burd.) Vargas et al.) une endémique du sud-ouest du Maroc. *O. e.* *laperrinei* ((Batt & Trab) Ciferri) présente dans les montagnes du Sahara (les massifs du Hoggar dans le sud d'Algérie, et l'est du Sahel). *O. e. cerasiformis* ((Webb & Berth) Kunkel and Sunding) endémique de l'île de Madère. *O. e. guanchica* (Vargas et al.) endémiques des îles Canaries. *O. e. cuspidata* ((Wall.) Ciferri) distribuée depuis le Sud de l'Afrique jusqu'en Chine. Ces sous-espèces sont diploïdes, à l'exception de *maroccana* et *cerasiformis* qui sont polyploïdes (6x et 4x respectivement). La classification taxinomique du complexe d'olivier est relativement supportée par les données génétiques (Rubio de Casas et al., 2006 ; Besnard et al., 2007), et chaque sous-espèce porte des lignées/sous lignées spécifiques, avec plusieurs lignées/sous-lignées partagées entre les sous-espèces diploïde (Besnard et al., 2013a, Figure 1).

L'olivier méditerranéen *O. e. europaea* L. distingue en deux variétés botaniques : *O. e.* subsp. *europaea* var. *europaea* qui regroupe les formes cultivées et *O. e.* subsp. *europaea* var. *sylvestris* qui regroupe les formes sauvages et spontanées habituellement nommés oléastres (Green, 2002). C'est une espèce thermophile (Rivas-Martinez and Gandullo, 1987 ; Carrion et al., 2010), pérenne, à feuillage persistant avec une longue longévité (Lewington et Parker, 1999 ; Arnan et al., 2012) et à pollinisation anémophile et allogame. Son système d'auto-incompatibilité serait de type gamétophytique (Cuevas & Polito, 1997), et il existe des cas de stérilité mâle (Villemur et al., 1984). La dispersion de ses fruits est essentiellement assurée par les oiseaux (Spennemann and Allen, 2000 ; Alcántara and Rey, 2003), mais l'Homme a également contribué à sa dissémination/diffusion. L'oléastre et l'olivier cultivé sont diploïdes et ont le même nombre de chromosomes ($2n=2x=46$) (Contento et al., 2002), et ils sont interfertiles (Besnard et al., 2000). Au niveau phénotypique, l'oléastre semble se différencier par rapport à l'olivier cultivé par des fruits plus petits, mais ce critère n'est pas tout à fait optimal car pas inclusif (Terral et al., 2004a ; Belaj et al., 2011), et un stade de juvénilité plus long

(Pritsa et al., 2003). Une troisième forme d'olivier peut être reconnue est représentée par l'olivier féral, qui désigne des oliviers ensauvagés dans des vergers abandonnés ou issues de graines d'olivier sauvage ou cultivées disséminées par les oiseaux. L'olivier féral peut être trouvé aussi bien dans les agroécosystèmes que dans les milieux naturels, et la distinction de l'olivier sauvage n'est possible qu'avec les marqueurs génétiques, même si la morphométrie géométrique offre des éléments d'identification intéressants (Newton et al., 2014 ; Bourgeon et al., 2017). L'oléastre (*O. e.* subsp. *europaea* var. *sylvestris*) représente une composante essentielle de la végétation méditerranéenne. Son aire de distribution actuelle chevauche celle de l'olivier cultivée (var. *europaea*). Il est particulièrement adapté au climat méditerranéen caractérisé par des fluctuations thermiques et hydriques stressantes pour les végétaux, lors de la période estivale. Dans plusieurs zones semi-arides méditerranéennes comme dans le sud d'Espagne et en Afrique du nord, notamment au Maroc, les oléastres peuvent être rencontrés sur les rives des cours d'eau temporaires, ce qui offre aux arbres des conditions écologiques atypiques avec un apport d'eau leur permettant de se développer au printemps d'une manière optimale.

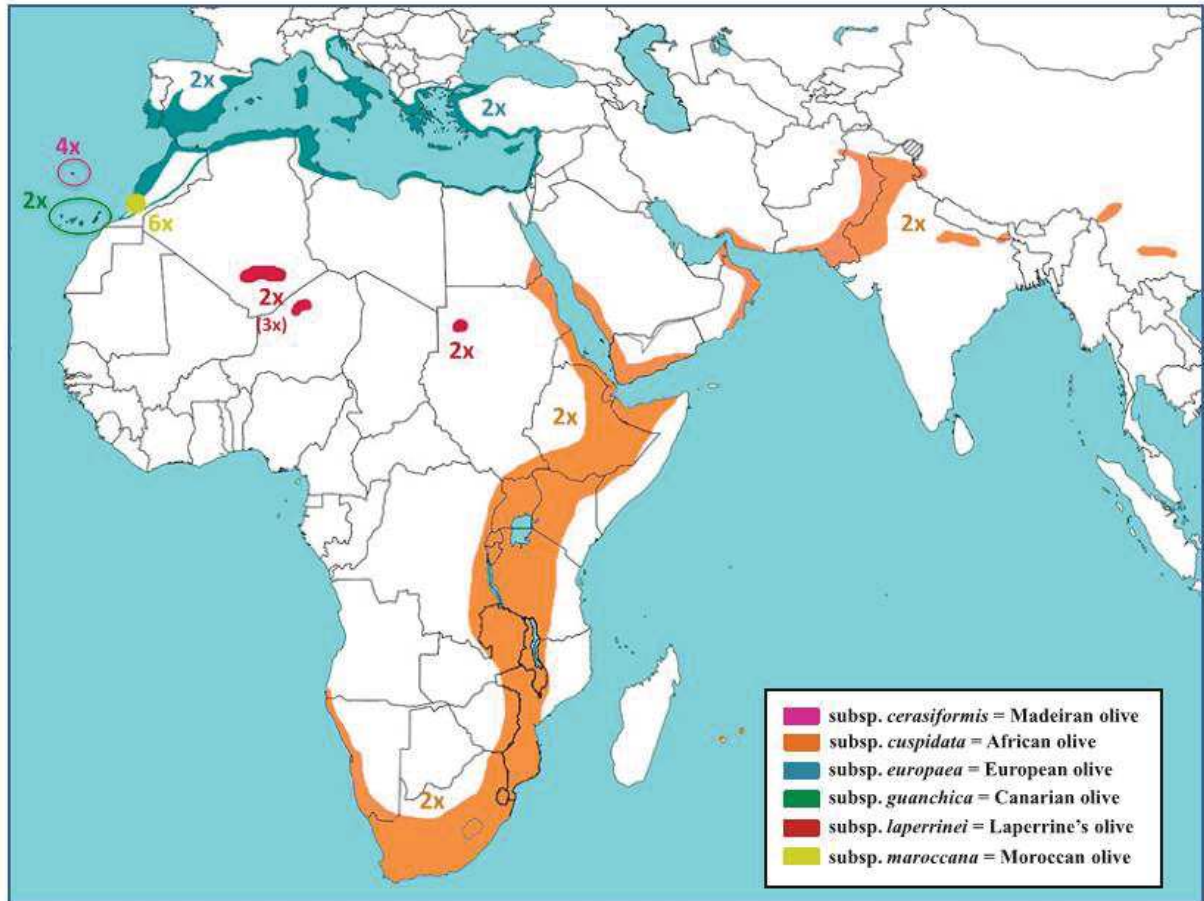


Figure 1. Distribution des six sous espèces du complexe *Olea europaea* L. (d'après [Rubio de Casas et al., 2006](#)).

Les feuilles d'olivier sont de type sclérophylle, simples, allongées, et présentent un pétiole court et une nervure principale bien visible (Figure 2). Elles sont couvertes d'une couche dense de trichomes sur la face abaxiale (dorsale) protégeant les stomates (Bacellar et al., 2004). Le bois d'olivier sauvage et d'olivier cultivé possèdent une structure anatomique tridimensionnelle identique. Sur le plan transversal, l'olivier présente un bois à pores diffus possédant des vaisseaux solitaires ou groupés par 2 à 5-7 en files radiales. Les rayons ligneux sont hétérogènes de type uni- ou bisériés, le dernier cas étant le plus fréquent. Le bois présente par ailleurs un parenchyme paratrachéal (englobant les vaisseaux) et des limites de cernes souvent difficile à distinguer sauf au niveau des branches jeunes dont la circonférence est encore circulaire. Sur le plan longitudinal (tangential et radial), les rayons ligneux bisériés apparaissent hétérogènes, composés de cellules isodiamétriques dressées et couchées. Les rayons unisériés sont plus courts et composés uniquement de cellules dressées. Les éléments de vaisseaux sont à perforations terminales simples. La caractérisation morphologique et morphométrique des endocarpes (noyaux), à travers des approches d'analyse de taille et de forme (morphométrie géométrique), montre que l'oléastre se distingue des formes domestiques (variétés) par des différences de forme (morphométrie géométrique) (Terral et al., 2004a). L'oléastre possède des noyaux plutôt circulaires alors que les noyaux de formes domestiques possèdent des formes extrêmement variées. La sous-espèce endémique *Olea e. subsp. maroccana* présente des similarités morphologiques avec les sous-espèces d'olivier de la région macaronésienne (*cerasiformis* et *guanchica*, Médail et al., 2001 ; Vargas et al., 2001), et d'un point de vue génétique il est plus proche de la sous-espèce *cerasiformis* (Besnard et al., 2007 ; Garcia-Verdugo et al., 2010), mais présente des similarités de traits foliaires avec les sous espèces *laperrinei* et *europaea* (Garcia-Verdugo et al., 2010).

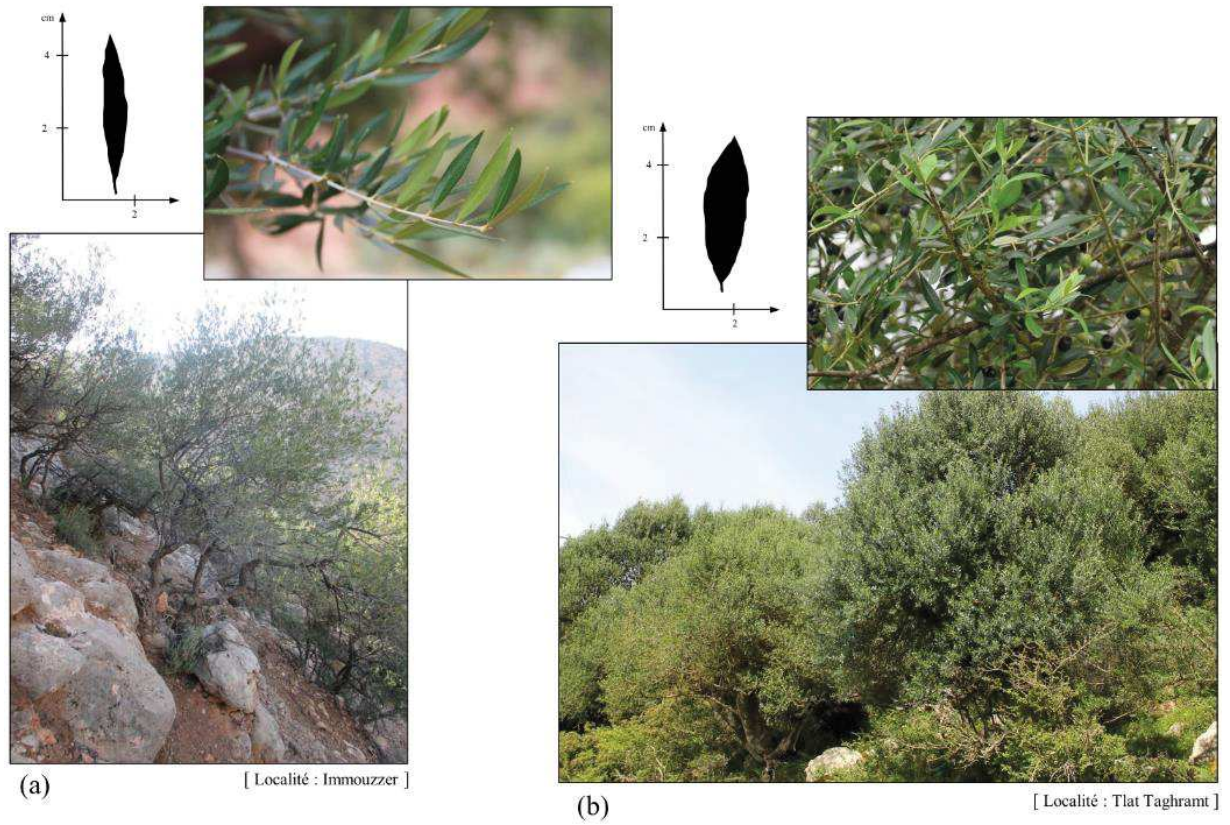


Figure 2. Aspect des arbres et des feuilles d'*O. e. subsp e. var sylvestris* (a) et d'*O. e. subsp maroccana* (b) (Photos et réalisation : J. Kassout).

L'histoire évolutive et la structure biogéographique moderne du complexe *Olea europaea* L. est probablement liée aux changements tectoniques et climatiques durant les débuts du Cénozoïque. Les données paléobotaniques attestent l'occurrence du genre *Olea* en Europe vers la fin de l'Oligocène-Miocène (de Saporta, 1873). Ce taxon apparaît comme un élément essentiel de la végétation méditerranéenne dès le début du Miocène (Suc et al., 1984 ; Palamarev, 1989). A l'ouest du bassin méditerranéen archaïque, la crise messinienne de salinité (-5.59 – -5.33 Millions d'année) a induit une disparition des espèces subtropicales et l'installation des essences méditerranéennes thermophiles et xérophytes, expliquant ainsi l'installation du genre *Olea* au nord d'Afrique, au sud de l'Europe et enfin dans les îles de la Macaronésie. L'installation graduelle du climat méditerranéen durant le Pliocène a favorisé l'émergence des essences thermophiles et xérophytes (Suc et al., 1984). Les données phylogénétiques supportent également ce scénario et suggèrent l'existence d'un ancêtre commun des six sous-espèces durant la fin du Miocène et début de Pliocène, il y a 4 à 8 millions d'années (Besnard et al., 2009). Les flux de gènes limités entre le nord d'Afrique et l'Afrique tropical, à cause de l'aridification du Sahara dès la fin du Miocène, ont probablement contribué à une divergence entre les sous-espèces d'olivier, notamment pour la sous-espèce *cuspidata* (Besnard et al., 2009). La polyploïdie des sous-espèces *guanchica* et *maroccana* a probablement joué un rôle significatif dans leur colonisation de nouveaux habitats bien localisés. La structure génétique et biogéographique des populations d'olivier sauvage est le résultat de processus d'expansion et de régression de leur aire, en réponse aux changements des conditions climatiques et les flux de gènes limités à cause des barrières géographiques et de l'isolement géographique.

Les relations phylogénétiques entre les sous-espèces d'*O. europaea* basées sur le polymorphisme de l'ADN chloroplastiques mettent en évidence l'existence de deux lignées ou groupes majeurs (Besnard et al., 2007). Une lignée cp-I qui regroupe les populations de la sous espèce *cuspidata* du sud d'Asie, l'est et sud d'Afrique, et une deuxième lignée cp-II qui regroupe les populations des cinq autres sous espèces, avec des populations de *cuspidata* du sud-est de l'Egypte. Toutefois, la lignée cp-I est représentée par trois sous-lignées : A (sud d'Afrique et Afrique tropical) ; C1 (est d'Afrique et sud-est d'Asie) ; et C2 (ouest de l'Arabie et l'est d'Afrique). La lignée cp-II regroupe quatre sous-lignées M (Sud du Maroc et la Macaronésie) ; E1 (Méditerranée et Sahara Africain) ; E2 et E3 (ouest de la méditerranée, Besnard et al., 2002, 2007).

Relation sauvage/cultivé

L'olivier est considéré comme l'un des premiers arbres cultivés par l'Homme dans le bassin méditerranéen (Zohary & Spiegel-Roy, 1975). L'émergence de la forme cultivée de l'olivier est liée aux anciennes civilisations du Proche Orient (région du Levant) (Loumou & Giourga, 2003 ; Kaniewski et al., 2012 ; Zohary et al., 2012). Toutefois, ses origines et l'histoire de sa domestication depuis les formes sauvages restent un sujet de débat. L'accumulation des données paléobotaniques, archéologiques, historiques, et les données moléculaires ont permis une réévaluation des questions liées aux origines et l'histoire biogéographique de l'oléastre et des formes cultivées de l'olivier (Terral et al., 2004a,b ; Carrion et al., 2010 ; Kaniewski et al., 2012 ; Besnard et al., 2013a ; Diéz et al., 2015 ; Rugini et al., 2016). Ces travaux ont soutenu l'idée d'une domestication multi-locale : un centre primaire de domestication au Levant et des centres secondaires du fait de la mise en contact de formes domestiquées introduites mises en contact avec des formes sauvages locales. La paléoécologie (Pons & Quézel, 1985 ; Carrión et al., 1985 ; 2010 ; Figueiral et Terral, 2002) a prouvé l'existence de l'oléastre en Méditerranée aussi bien à l'est et qu'à l'ouest depuis au moins les dernières glaciations (26 000 – 19 000 BP). Son exploitation par l'Homme n'aurait débuté que depuis le Paléolithique supérieur à l'est (Kislev et al., 1992 ; Terral et al., 2004b ; Carrión et al., 2010 ; Kaniewski et al., 2012 ; Zohary et al., 2012) et à l'ouest (Figueiral et Terral, 2002). A l'est de l'Espagne et dans le sud de France, des études anthracologiques, éco-anatomiques et morphométriques (Terral & Arnold-Simard, 1996 ; Terral, 1997a,b, 2000 ; Terral et al., 2004a,b) ont montré l'utilisation de l'oléastre dès le Néolithique (8000 – 6000 BP) et attestent de l'existence d'évènements mineurs de domestication à l'Age du Bronze (3500 – 3000 BP), indépendants du foyer proche-oriental et du processus de diffusion est-ouest ultérieur.

Les analyses du polymorphisme de l'ADN nucléaire et chloroplastique des oléastres ont révélé l'existence de deux pools génétiques hautement différenciés, l'un à l'est et l'autre à l'ouest du bassin méditerranéen (Lumaret et al., 2004 ; Khadari, 2005 ; Breton et al., 2006 ; Besnard et al., 2001a, b, 2013b ; Diez et al., 2015). A l'est, les populations d'oléastres sont caractérisées par la lignée maternelle E1, alors que à l'ouest deux lignées maternelles sont présentes (E2 et E3) (Besnard et al., 2013a). Une quatrième lignée (M) a été reconnue pour la sous espèce endémique de la région Sud-Ouest du Maroc : *O. e. subsp. maroccana* (Besnard et al., 2007). Les analyses morphométriques menées sur les contours de noyaux d'olives archéologiques comparés aux analyses de noyaux de populations sauvages modernes, de variétés cultivées et de formes férales (Newton et al., 2006, 2014 ; Terral et al., 2004a ;

Bourgeon et al., 2017) ont montré une nette discrimination entre les oliviers de populations sauvages par rapport aux cultivars et aux formes férales (+90% de discrimination). Toutefois, en dépit de l'hypothèse proposée par les premiers travaux (Terral et al., 2004a) et des données génétiques mettant en évidence une structuration est – ouest (Besnard et al., 2013a), les noyaux d'olivier sauvage se caractérisent en fait par un morphotype convergent, tendant vers la rotondité. Les analyses phylogénétiques ont montré l'existence d'une zone de contact entre les populations d'oléastres de l'est et de l'ouest dans la région du Péloponnèse (Besnard et al., 2013a, b). Cependant, chez l'olivier cultivé une seule lignée maternelle E1, originelle de l'est, est très largement majoritaire (90%) (Besnard et al., 2011, 2013 ; Haouane et al., 2011). Les trois lignées se seraient diversifiées bien avant la dernière période glaciaire, durant la fin du Pliocène et début de Pléistocène (Besnard et al., 2013b). Ce patron géographique de différenciation des oléastres, a été observé chez *Laurus nobilis* et *Myrtus communis* dans la Méditerranée (Rodríguez-Sánchez et al., 2009 ; Migliore et al., 2012), ce qui suggère que les changements climatiques durant la fin du Pliocène et Pléistocène ont eu des effets similaires sur les taxons méditerranéens.

Les variétés d'olivier cultivés issues des oléastres de l'est sont caractérisés par trois haplotypes dominants (90%) correspondant à la lignée E1 (E1-e.1, E1-e.2 et E1-e.3) (Besnard et al., 2001b, 2013a ; Lumaret et al., 2004 ; Baldoni et al., 2006 ; Diez et al., 2015). Les autres lignées E2 et E3 sont portées par 10% des cultivars (Besnard et al., 2013b). Toutefois, la diversité génétique de l'oléastre est bien supérieure à celle des cultivars (Besnard et al., 2013b ; Khadari & El Bakkali, 2018). Enfin, au sein du compartiment sauvage, deux hotspots de diversité se distinguent, l'un au Levant et un autre dont la diversité génétique est encore plus importante, à l'ouest, plus précisément autour du détroit de Gibraltar (Besnard et al., 2013b, 2017, Figure 3).

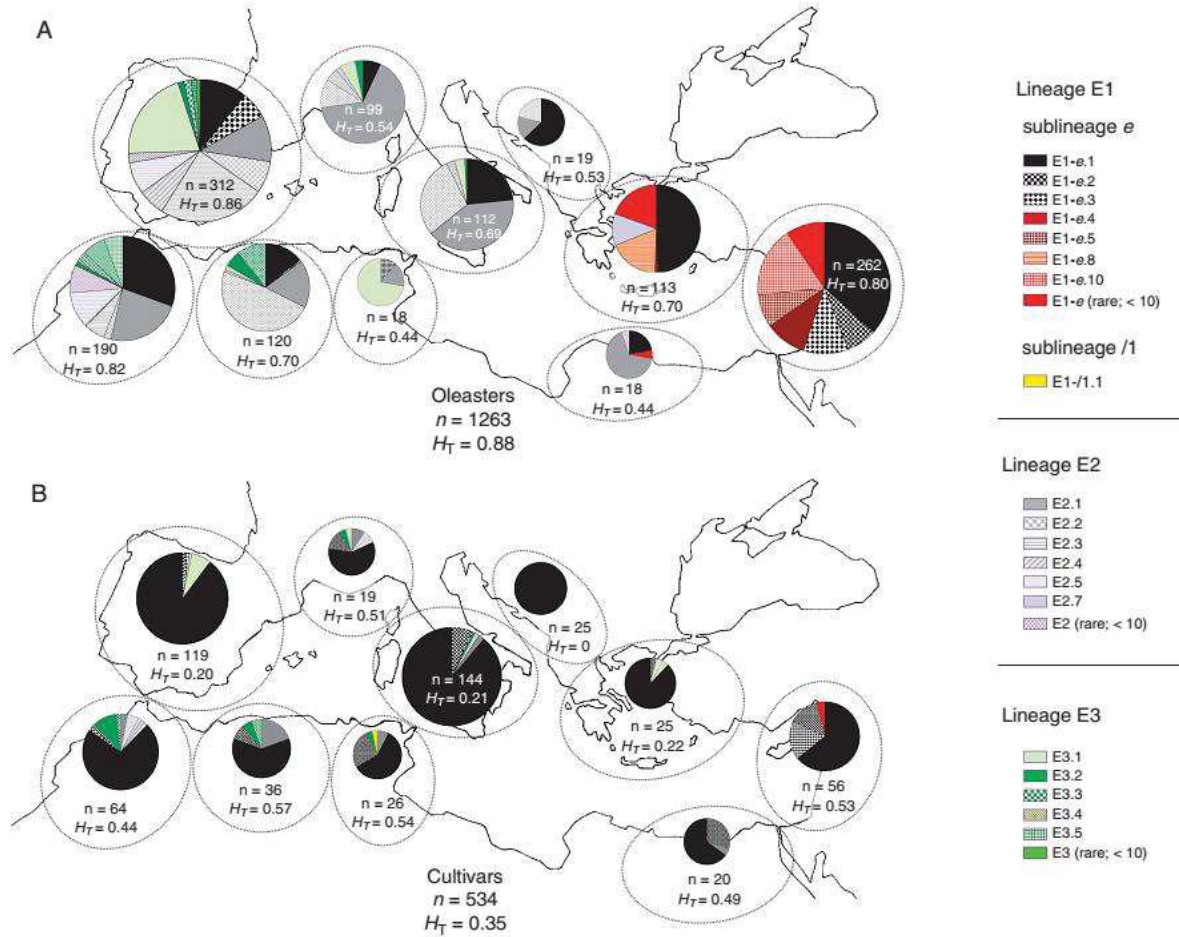


Figure 3. Diversité génétique chloroplastique de l'oléastre (A) et de l'olivier (B) dans le bassin méditerranéen (d'après [Besnard et al. 2017](#)). H_T : diversité génétique total ; n : nombre d'individu analysé.

L'olivier sauvage dans les écosystèmes naturels et les agroécosystèmes

L'olivier a une importante portée symbolique chez les premières civilisations méditerranéennes. Il est omniprésent dans les mythes fondateurs des croyances Méditerranéennes (Kaniewski et al., 2012). Chez les Grecs, l'olivier est un don de la déesse 'Athena' à l'humanité pour s'alimenter et se soigner. En Egypte, 'Isis' a enseigné à son peuple la culture de l'olivier, et chez les Romains l'olivier est associé à la déesse 'Minerva'. Il est aussi bien cité dans plusieurs textes et écritures saintes liées aux civilisations méditerranéennes (Janick, 2007) et dans les textes sacrés comme dans la Bible et le Coran. Les œuvres des agronomes antiques Grecs ont cité à plusieurs reprises l'olivier comme arbre de grande valeur et importante source d'huile (Durand, 2007).

Sans doute, l'olivier est l'espèce la plus emblématique de la région Méditerranéenne (Kaniewski et al., 2012). La valeur économique, culturelle et patrimoniale de cette espèce dépasse les limites géographiques de la région. L'olivier est parmi les premiers arbres fruitiers cultivés (Zohary et Spegel-Roy, 1975), et aujourd'hui c'est la source principale d'une huile de haute qualité renommé à l'échelle mondiale. Il fait partie de l'histoire de l'agriculture de la région depuis des milliers d'années. Aujourd'hui, la culture de l'olivier est étalée sur plus de 10 Millions d'hectare dans plus de 40 pays, dont la majorité (97%) est localisée dans la région méditerranéenne (FAOSTAT, 2012). En effet, cet arbre occupe le 24^{ème} rang parmi les 35 fruitiers les plus répandues (Ellestrand, 2003), avec des centaines de variétés reconnues et destinées à la production de l'huile et les olives de table (Bartolini et al., 2005). Au Maroc, l'olivier cultivé représente le principal arbre fruitier avec un accroissement régulier et important des superficies oléicoles avec le Plan Maroc Vert (MAPM, 2008).

L'oléastre est omniprésent dans les agroécosystèmes marocains (Khadari et al., 2008 ; Haouane, 2012 ; Aumeeruddy-Thomas et al., 2017, Figure 4). Ces agroécosystèmes sont des unités paysagères particulières, caractérisée par la coexistence d'un système sylvopastoral et d'une activité agricole de subsistance (Ater et Hmimsa, 2013). L'oléastre représente souvent une composante importante de la végétation des lieux saints, comme les marabouts et les cimetières (Benabid, 1985 ; Taiqui et al., 2009 ; Aumeeruddy-Thomas, 2010). Cependant, on le trouve aussi dans les paysages agraires où il constitue une espèce d'intérêt pour les agriculteurs (Haouane, 2012). Il est conservé consciemment pour faciliter la pollinisation et joue un rôle important comme porte-greffe (Khadari et al., 2008 ; Haouane, 2012 ; Barazani et al., 2014, Figure 5). L'oléastre est aussi exploité pour son huile, très appréciée par les agriculteurs notamment chez les Jbala dans le Rif occidental (Ater et Hmimsa, 2013 ; Ater et

al., 2016 ; Aumeeruddy-Thomas et al., 2014). Le greffage, une pratique ancestrale, est à l'origine de la diversification des variétés locales traditionnelles dans les régions où elle est pratiquée (Haouane, 2012). Les travaux ethnobotaniques menés au Nord du Maroc (Aumeeruddy-Thomas et al., 2016), soulignent l'importance de cette pratique dans la compréhension des processus de domestication de l'olivier. Barazani et al. (2014, 2017) suggèrent que le greffage est probablement l'une des techniques les plus anciennes de domestication de l'olivier à l'Est de la Méditerranée. Dans les agrosystèmes traditionnels espagnols, le greffage est toujours utilisé de manière anecdotique comme technique d'amélioration de l'olivier cultivée (Diez et al., 2011). Cette technique persiste encore au Maroc, surtout dans les régions rifaines et dans le pays Jbala, groupe ethnique du nord du Maroc (Aumeeruddy-Thomas et al., 2016). L'oléastre représente un trait caractéristique des et un élément majeur des agroécosystèmes à olivier paysages (Hmimsa et Ater, 2008 ; Ater et Hmimsa, 2008, 2013). Dans la région de Chefchaouen par exemple, Ater et al. (2016) montrent que 71% des agriculteurs exploitent l'oléastre, principalement comme porte-greffe, et pour la production de l'huile. Les agroécosystèmes traditionnels sont souvent le résultat de transformation de paysages forestiers en des vergers-forêts essentiellement à travers les techniques de greffage d'oléastre (Haouane, 2012 ; Aumeeruddy-Thomas et al., 2016). Les pieds d'oléastres sont sur-greffés en grande partie par des variétés locales (Haouane, 2012 ; Ater et al., 2016 ; Aumeeruddy-Thomas et al., 2016). Ce type d'agroécosystèmes sont aussi présents en petite Kabylie (Brun, 1986), mais ils ont en grande partie disparus dans d'autres régions méditerranéennes où ils ont persisté jusqu'au siècle dernier, comme en Corse et en Sardaigne (Aumeeruddy-Thomas et al., 2017).

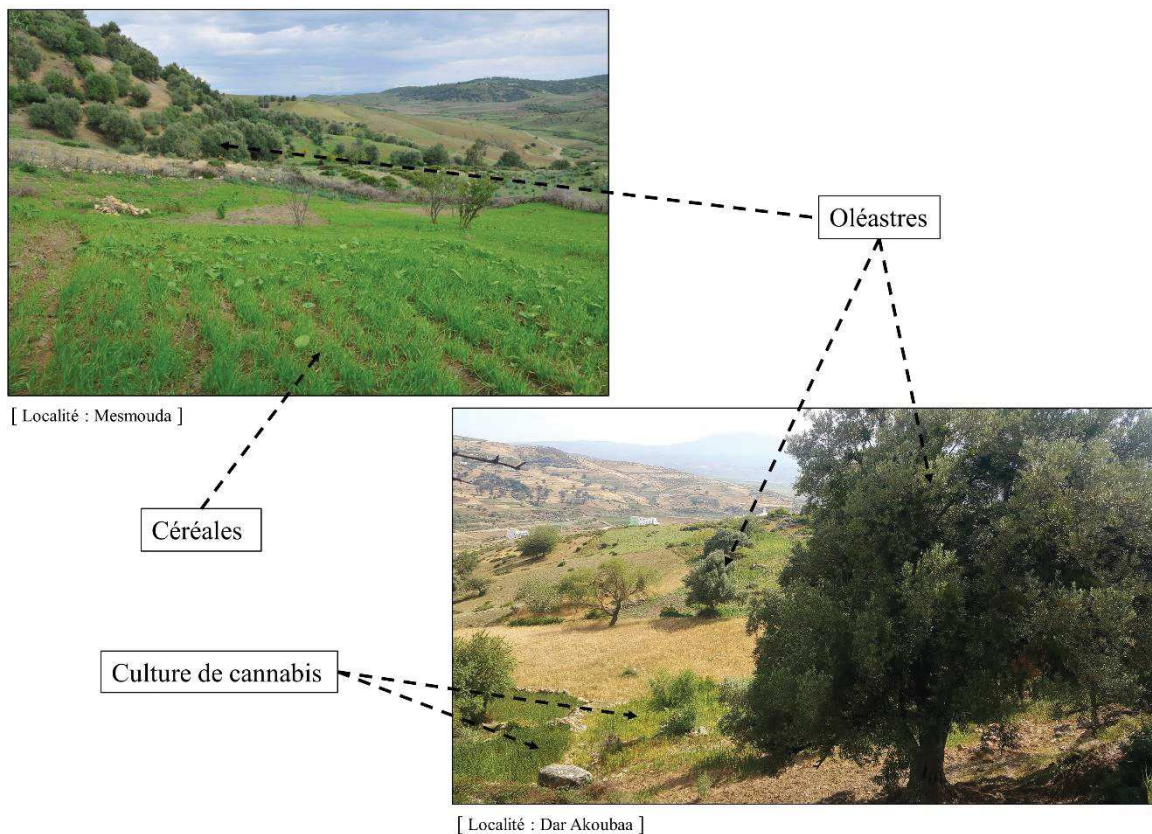


Figure 4. Exemples d'agroécosystème traditionnel à oléastre (*O. e. subsp. e. var. sylvestris*) en mélange avec des céréales (a) ou avec du cannabis (b) dans le Rif du Maroc (Photos : J. Kassout).

Au Maroc, l'oléastre a une large aire de répartition colonisant différents types de substrats et couvrant différentes zones bioclimatiques, allant de l'humide et subhumide au nord jusqu'au semi-aride au sud où il devient plus rare (Benabid, 1984). Ces caractéristiques écologiques ont permis à l'oléastre de représenter une espèce clés de plusieurs types de formations végétales (Barbéro et al., 1981 ; Benabid, 1984, Fennane, 1988 ; Benabid et Fennane, 1994, Figure 6). En effet, l'oléastre est associé aux espèces thermophiles caractéristiques de la végétation méditerranéenne comme le pistachier lentisque (*Pistacia lentiscus*), le chêne liège (*Quercus suber*), le myrte (*Myrtus communis*) et le filaire à feuille étroite (*Phillyrea angustifolia*) (Barbéro et al., 1981 ; Benabid, 1984). A côté de l'oléastre, *Olea europaea* subsp. *maroccana* endémique du sud-ouest du pays représente un élément caractéristique de formations végétales à affinités macaronésiennes et est généralement lié à l'arganier (*Argania spinosa*) et au Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*) (Médail et al., 2001, Figure 6).

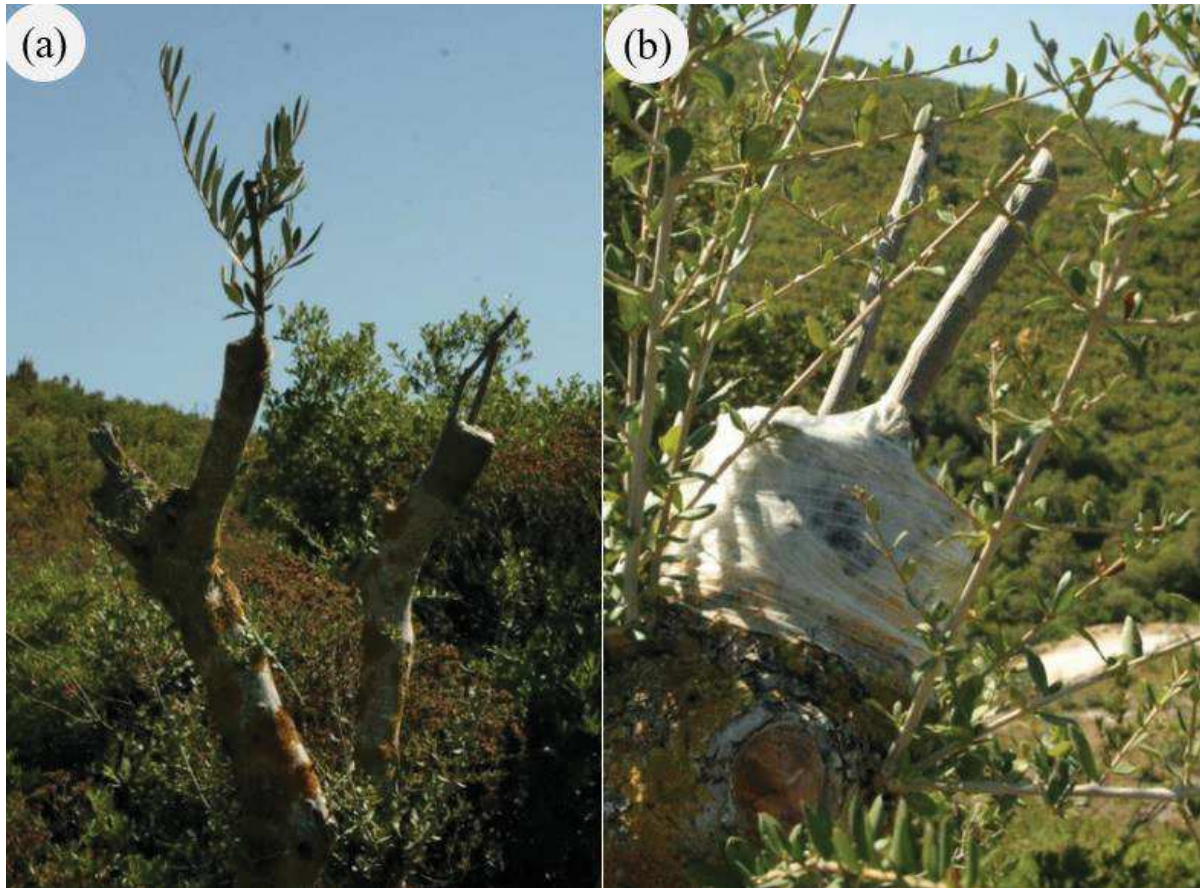


Figure 5. Oléastre gréffé dans un matorral (a) ; détail montrant la technique de greffe (b) (localité : Ksar Sghir) (Photos : M. Ater).

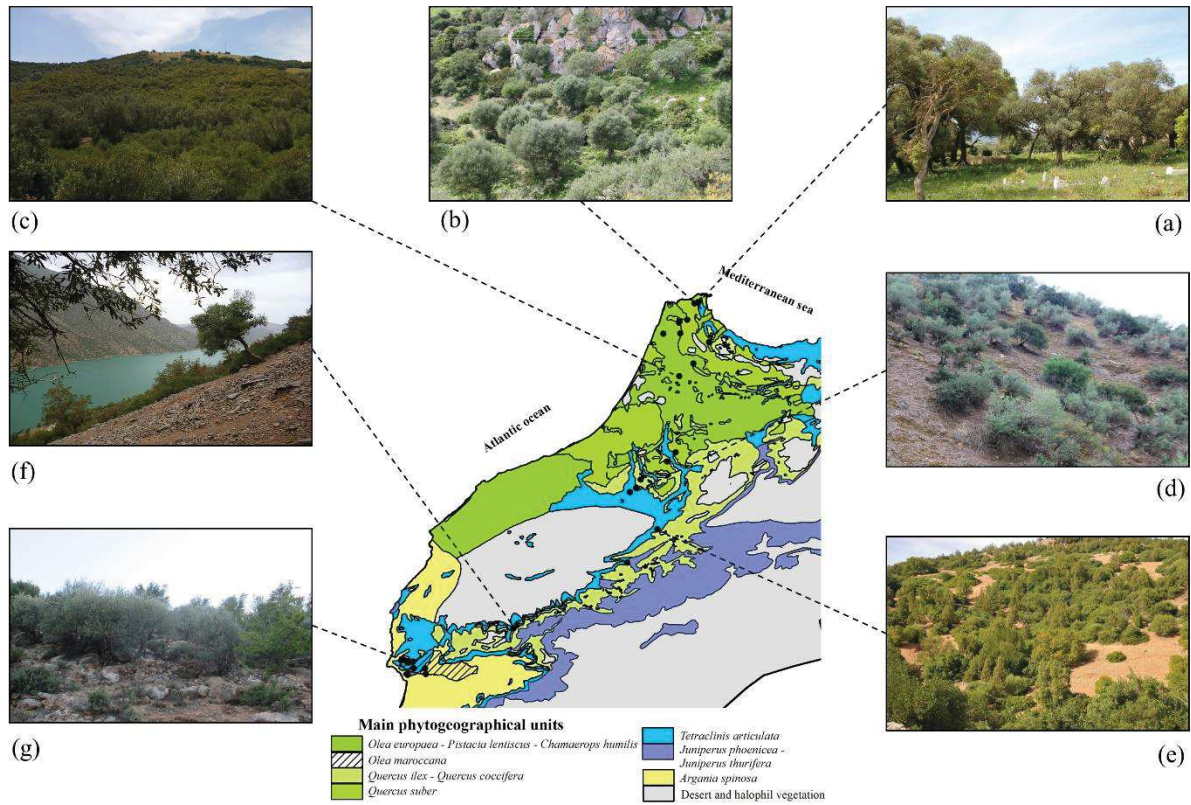


Figure 6. Exemples de types de formations végétales associées à l'oléastre (a-f) et à *Olea e. subsp. maroccana* (g). Les séries de végétation représentatives de ces formations sont : série thermoméditerranéenne à chêne kermès (a, b) ; série thermoméditerranéenne à oléastre et caroubier (c) ; série à genévrier rouge et thuya de berbérie (d, f) ; série mésophile de de thuya de berbérie (e) ; série du thuya de berbérie et de l'arganier (Photos et réalisation : J. Kassout).

2. Un environnement changeant

Les écosystèmes naturels fournissent de multiples services écosystémiques en générant un profit économique important pour l'Homme, et en assurant son bien-être. A l'échelle du globe, les communautés végétales jouent un rôle clé dans les cycles biogéochimiques du carbone, de l'oxygène et de l'eau en permettant une rétroaction positive sur l'atmosphère et le climat. Notre bien-être et notre survie dépendent alors en grande partie de l'état et la pérennité des écosystèmes naturels. Ces écosystèmes sont un réservoir de la diversité biologique, et de ressources génétiques, notamment au niveau de la région méditerranéenne, considérée comme l'un des hot-spots de la biodiversité végétale (Myers et al., 2000). En effet, cette région abrite plus de 25000 espèces végétales dont 44% sont endémiques (Médail & Quézel, 1997) et parmi lesquelles de nombreux taxons sont à haute valeur économique et patrimoniale, comme l'olivier.

Malheureusement, ces hot-spots de biodiversité sont (par définition) menacés par les activités humaines (Sala et al., 2000 ; Valladares, 2008 ; Blondel et al., 2010). L'Homme a commencé à modifier les écosystèmes naturels depuis des millénaires, notamment par le biais de l'agriculture (Quézel and Médail, 2003 ; Blondel et al., 2010). Le développement des activités industrielles et l'exploitation massive des ressources naturelles a porté ces modifications à des niveaux critiques générant des « changement globaux » (Vitousek et al., 1997 ; Vogiatzakis et al., 2006). L'augmentation incessante de la population humaine a créé un besoin croissant et sans précédent en ressources et en énergie provoquant ainsi ; i) l'augmentation des émissions des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (IPCC, 2012), ii) un déséquilibre dans les écosystèmes naturels et les régimes naturels de perturbations (ex. le feu), *via* des actions de déforestation massive (Allen et al., 2010 ; Blondel et al., 2010), et iii) la fragmentation des paysages et le changement de l'utilisation des terres (Vitousek et al., 1997 ; Blondel et al., 2010). Par conséquent, ces changements globaux affectent la biodiversité (Pereira et al., 2010), en attestent les scénarios qui mettent en lumière le déclin de l'abondance des espèces et une augmentation croissante des extinctions au niveau de la faune et de la flore (Pereira et al., 2010 ; Mortiz et al., 2013).

Le changement climatique actuel et à venir représente l'une des menaces majeures pesant sur le fonctionnement et l'intégrité des écosystèmes naturels (Vogiatzakis et al., 2006 ; Allen et al., 2010). La température moyenne globale de la Terre a augmenté de 0,7°C dans la période de 1986-2016 (Vose et al., 2012). De plus, les projections futures des températures

tenant compte de l'utilisation des énergies fossiles prévoient augmentation des températures de 1,5°C vers la fin du 21^{ème} siècle (IPCC, 2013, Figure 7, 8). Cette augmentation attribuée aux émissions anthropiques des gaz à effet de serre (IPCC, 2014) pourrait affecter également les précipitations. Les modèles climatiques prévoient une augmentation du nombre de sécheresses sévères (Dai, 2011) dont l'occurrence sera principalement causée par la diminution des précipitations et l'augmentation de l'évaporation due aux températures élevées (Polade et al., 2014). Dans la région méditerranéenne et pour les prochaines décennies, une augmentation de température de 2 à 4°C accompagnée par un changement du régime des précipitations est prévue (Iloret et al., 2012). Alors, il faut s'attendre à l'augmentation de l'occurrence et l'intensité des sécheresses ainsi que des événements climatiques extrêmes dans cette région (Vitousek et al., 1997 ; Sala et al., 2000 ; Polade et al., 2014).

Ces changements climatiques vont affecter les conditions de croissance des végétaux et le fonctionnement des écosystèmes naturels à l'échelle du globe au niveaux de différents biomes (Allen et al., 2010 ; Stocker et al., 2013 ; Settele et al., 2014, Figure 8). D'ailleurs, plusieurs études ont montré une augmentation de taux de mortalité des espèces forestières à cause de la sécheresse (Allen et al., 2010 ; Settele et al., 2014 ; Bennett et al., 2015). Le changement climatique par le biais notamment de la disponibilité en eau affectera donc la distribution globale des plantes (Pereira et al., 2010) et donc la structure, le fonctionnement et la productivité des communautés végétales (Armas et al., 2011 ; Gross et al., 2013 ; Madani et al., 2018, Figure 9).

Prenant en compte les différents niveaux d'organisation biologique (de l'individu à la biosphère) et les différentes composantes de la biodiversité (*i.e.* composition des communautés, diversité génétique et spécifique, diversité fonctionnelle), les changements globaux peuvent causer de fortes pressions de sélection sur les plantes et sur leur caractéristiques ou traits biologiques et par conséquent sur le fonctionnement des écosystèmes (Parmesan, 2006). Les organismes peuvent répondre à ces changements soit par la migration ou changement d'aire vers des conditions plus favorables (Parmesan, 2006), soit par acclimatation en jouant sur leur plasticité phénotypique ou par adaptation à travers le prisme de la sélection naturelle (Parmesan, 2006 ; Mérila & Hendry, 2014). Dans le cas contraire, ces espèces disparaissent. Toutefois, nous ne savons pas encore comment réagira les organismes vivants face aux changements rapides de notre planète, notamment les arbres, organismes à longue durée de vie ayant une capacité de "migration" difficile. Il est donc capital de comprendre les mécanismes de réponses des plantes ligneuses aux changements environnementaux selon une perspective fonctionnelle.

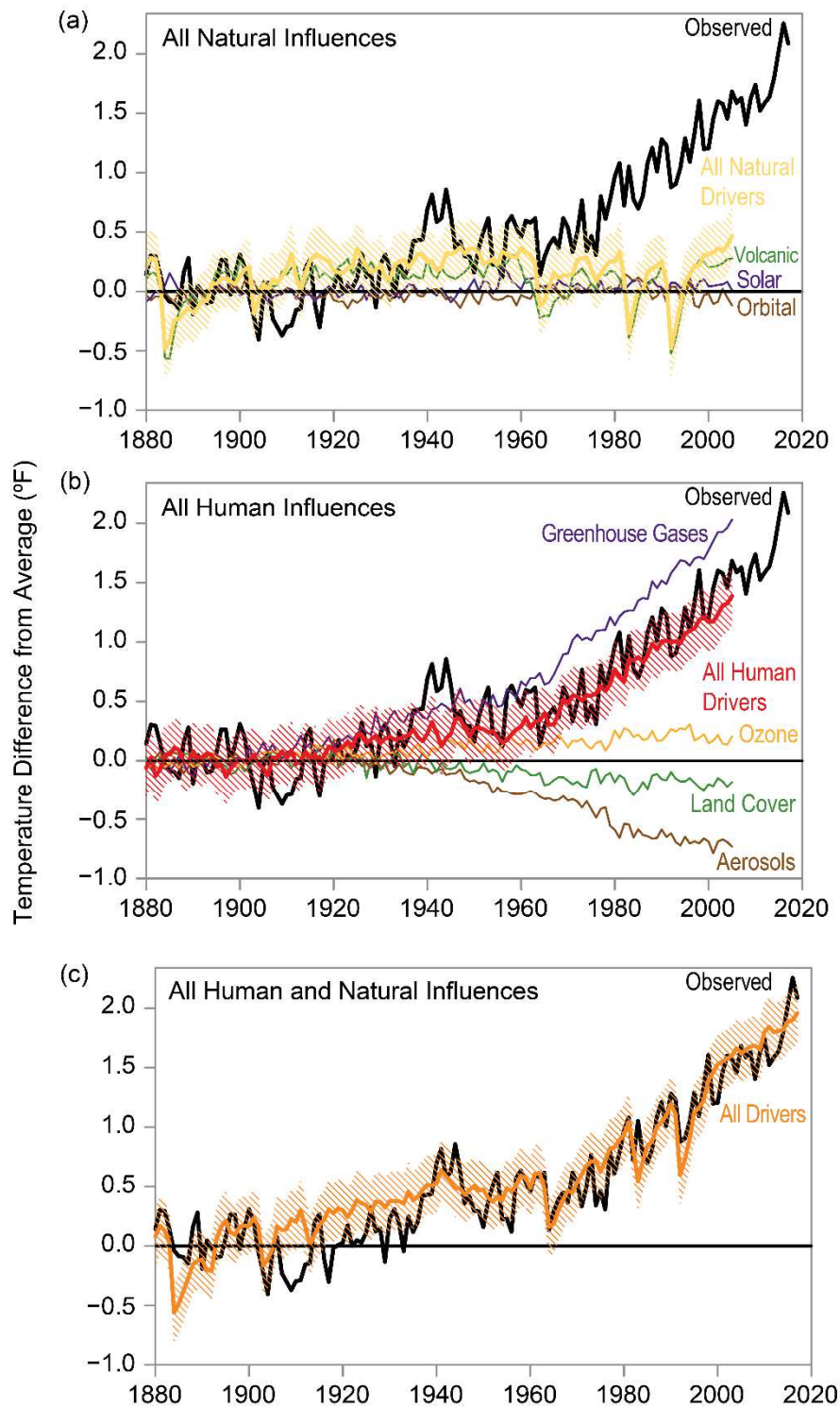


Figure 7. Simulation du changement de températures prenant en compte (a) seulement les facteurs naturels, et (b), seulement les facteurs d’origines humaines, (c) les deux facteurs, humaines et naturels. La tendance de variation de la température moyenne annuelle de surface entre 1880 et 2017 est matérialisée par la courbe de couleur noire (d’après [Fourth National Climate Assessment, Volume2, Chapter2, 2018](#)).

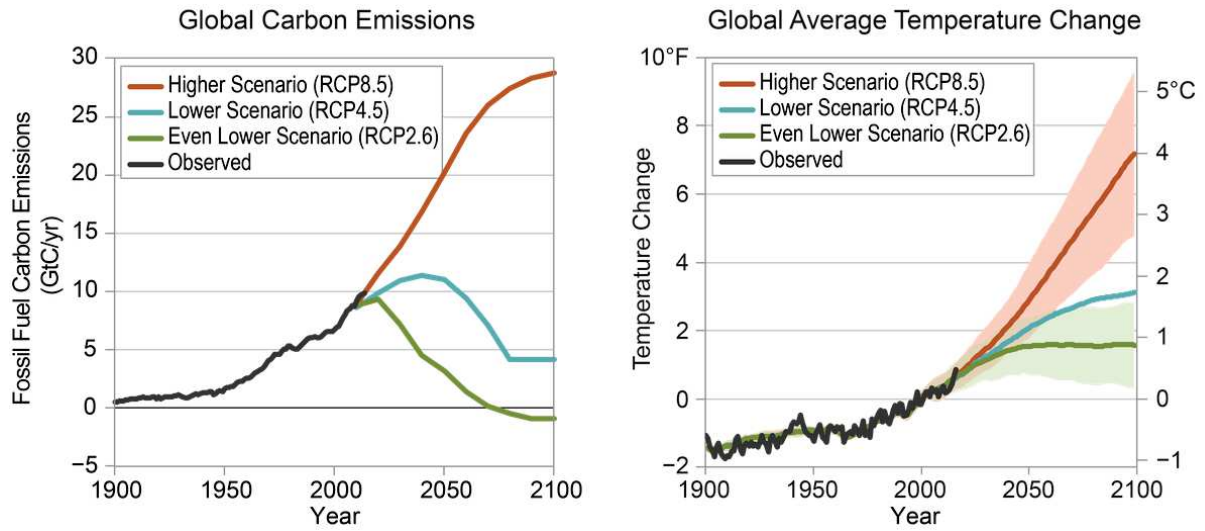


Figure 8. Changement observé est prévu des émissions de CO₂ anthropique observé et prévue (gauche) et de la température moyenne globale (droite), entre 1900 et 2100 (Wubbles et al., 2017).

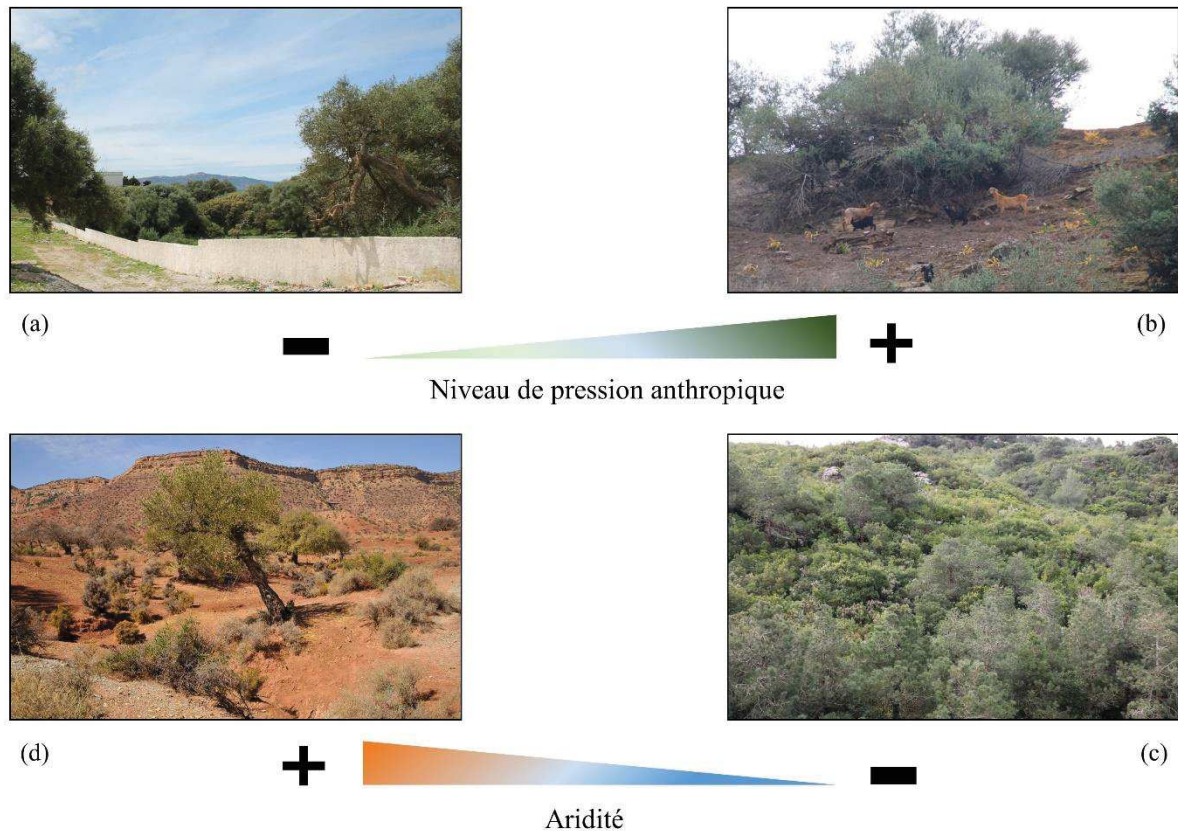


Figure 9. Formations végétales à olivier sauvage soumises à des conditions contrastées de pressions anthropiques (a-b) et d'aridité (c-d) (Photos : J. Kassout et S. Ivorra).

3. Approches pour appréhender les réponses à des gradients écologiques à l'échelle des communautés et des espèces

Approche à l'échelle des communautés

Une communauté végétale peut être définie comme « un ensemble d'individus représentant plusieurs espèces qui coexistent et interagissent sur un habitat donné et à une période déterminée » (Vellend, 2010). Son maintien et son fonctionnement sont le résultat de plusieurs mécanismes et processus complexes qui agissent à de multiples niveaux et échelles. En effet, les mécanismes d'assemblage des communautés correspondent à l'ensemble des processus qui déterminent la coexistence des espèces et donc la structure des communautés, sous l'effet d'un ensemble de patrons ou contraintes permettant d'inférer ces mécanismes (Wieher & Keddy, 2001). Ainsi, l'écologie des communautés, doit répondre à des questions fondamentales notamment sur les règles d'assemblage et les patrons de coexistence des espèces d'une communauté (Hutchinson, 1957).

Plusieurs concepts théoriques ont été proposés pour répondre à ces questions, mais nous évoquerons d'une manière simplifiée les principales théories et modèles proposées. L'un des concepts, la niche écologique, fait le lien entre diversité et conditions environnementales (Hutchinson, 1957 ; Elton, 2001). Cette théorie suppose que les conditions environnementales avec l'effet des interactions et de la compétition pour les ressources influencent la coexistence des espèces, leur présence et abondance, ainsi que leur croissance et leur reproduction à l'échelle de la communauté. Selon cette définition, une niche est un espace à n dimensions, dont les dimensions sont les facteurs d'environnement. En effet, les interactions entre les espèces sont considérées comme déterminantes dans la définition de la composition des communautés (Tilman, 1988), notamment la compétition qui joue un rôle clé dans l'organisation des communautés. De même, la productivité, fortement liée aux facteurs environnementaux tels que les facteurs climatiques, influence la distribution et la richesse des espèces le long de gradients environnementaux (Grime, 1973 ; Abrams, 1995). Dans ce sens, le modèle HBM (Humped-Back Model) de la richesse en espèces de Grime (1973) postule que la richesse varie selon un gradient productivité-stress, avec une dominance des espèces compétitrices dans les conditions de forte productivité, alors que les espèces tolérantes au stress sont plutôt abondantes dans les conditions stressantes, avec une zone de coexistence des deux stratégies à un niveau intermédiaire du gradient. D'autre part, l'hypothèse de gradient de stress (Bertness & Callaway,

1994) postule que sous des conditions stressantes, des interactions positives (e.g. facilitation) peuvent expliquer la richesse en espèces (Soliveres et al., 2015).

Le modèle hiérarchique de filtres successifs, suppose que l'assemblage d'espèces en communautés est dépendant des mécanismes biotiques et abiotiques agissant à des échelles spatiales et temporelles distinctes (de Bello et al., 2010 ; Chave, 2013, Figure 10). Ainsi, ils jouent le rôle de filtres successifs permettant la sélection d'espèces en fonction de leurs caractéristiques fonctionnelles depuis un pool régional jusqu'à l'échelle locale de la communauté (Keddy 1992 ; Belyea & Lancaster, 1999). En effet, on peut distinguer trois échelles de processus d'assemblage : les processus biogéographiques, les processus externes à la communauté et les processus internes (Lortie et al., 2004). Il est important à ce niveau de noter que le maintien d'une communauté et de sa composition en espèces est contrôlé par l'ampleur et la rapidité des variations et changements des conditions abiotiques, notamment sous l'action des impacts anthropiques. La théorie neutre postule que l'équilibre entre les processus de migration et les processus démographiques aboutissent à une équivalence fonctionnelle entre individus constitutifs de la communauté (Hubbel, 2005).

En concordance avec le concept de niche écologique (Hutchinson, 1957), la niche fonctionnelle est définie directement par les fonctions écophysiologicals des espèces (Rosenfeld, 2002). Selon ce concept, la niche fonctionnelle est un hyper-volume de n-dimensions, dont les dimensions correspondent aux caractéristiques ou traits des espèces (croissance, reproduction, phylogénie, etc.) qui décrivent leurs stratégies d'utilisation de ressources et leur capacité de tolérance à des contraintes environnementales. Cette approche présente un moyen plus objectif d'évaluation et de comparaison des capacités et performances des espèces sous différentes conditions, ce qui peut favoriser l'émergence de concepts mécanistiques pour l'explication de la coexistence des espèces (Keddy, 1992 ; McGill et al., 2006 ; Garnier et Navas, 2012a).

La composition floristique d'une communauté reflète alors les forces de sélection d'ordre environnementale (abiotiques et biotiques) qui favorisent une flore adaptée aux conditions locales (Keddy, 1992), et qui présentent des caractéristiques ou traits en commun, déterminant en retour le fonctionnement de l'écosystème en entier (Lavorel et Garnier, 2002). D'autre part, il faut prendre en considération l'effet de la richesse spécifique et l'identité des espèces sur les processus écosystémiques tels que la productivité (Tilman et al., 1988). Selon l'hypothèse du ratio de biomasse (Grime, 1998), ce sont les espèces dominantes et leurs

caractéristiques qui déterminent les processus écosystémiques et par conséquent l'identité des groupes fonctionnels.

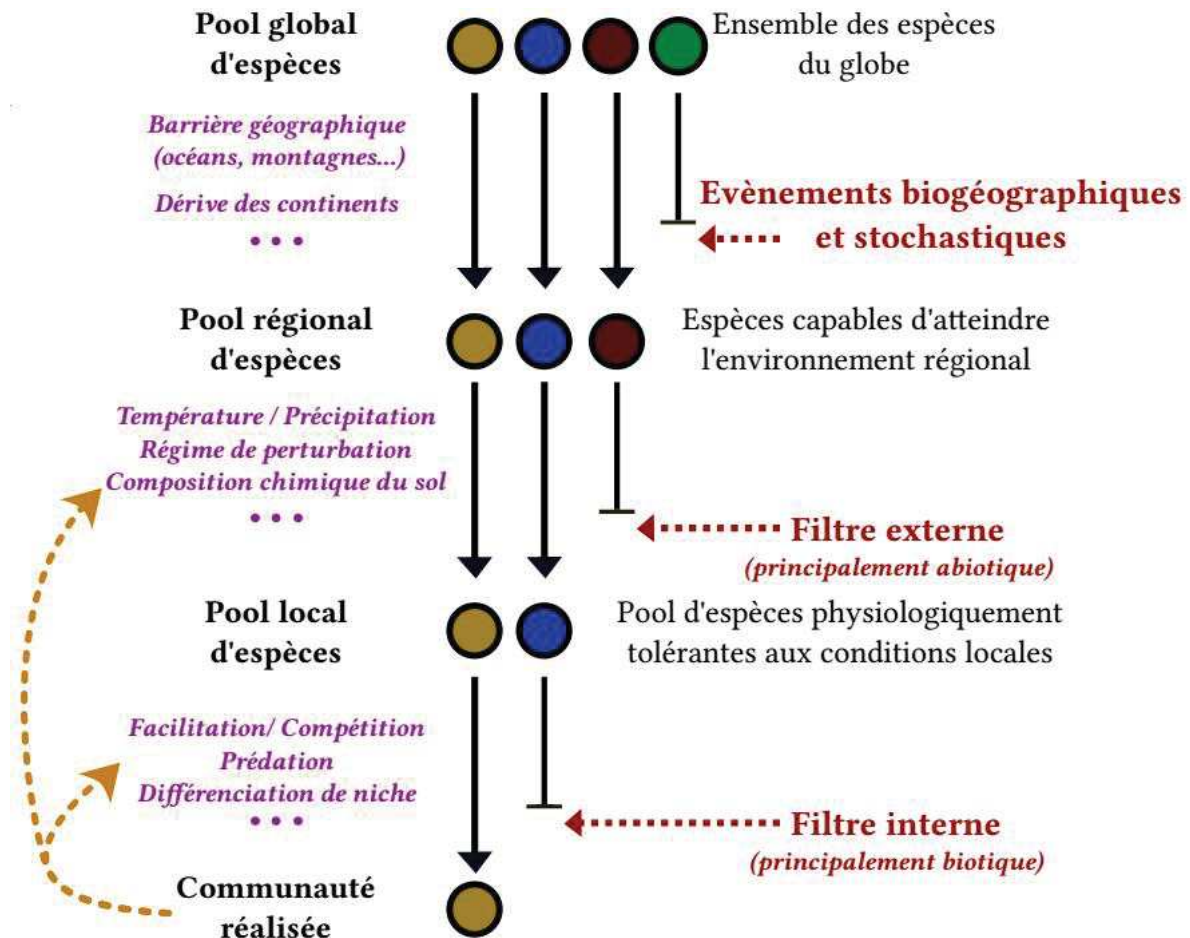


Figure 10. Filtres et assemblage des communautés, avec quelques exemples de processus intervenant dans chacune des trois échelles de filtres. Les rétro-actions peuvent modifier l'identité et le succès des espèces dans leurs environnements (flèches orange) (Taudiere, 2013).

Approche au niveau de l'espèce

Les traits fonctionnels

L'approche de la diversité biologique par le biais des caractéristiques biologiques des espèces a motivé de grandes réflexions sur la relation des caractéristiques des plantes avec leurs milieux et a favorisé l'émergence de l'écologie fonctionnelle (Calow, 1987). L'écologie fonctionnelle cherche à établir des principes et règles généraux permettant d'expliquer les patrons d'assemblage des espèces et le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel et al., 1997 ; Lavorel et Garnier, 2002, Figure 11). Un de ces objectifs est de mettre en évidence les stratégies fonctionnelles de plantes (Grime, 2001 ; Westoby, 1998 ; Wright et al., 2004 ; Shipley et al., 2006 ; Pierce et al., 2017) pour comprendre leurs réponses face au changement actuel des conditions environnementales (de Bello et al., 2009 ; McGill et al., 2006 ; Shipley et al., 2016) et futur (Moran et al., 2016 ; Madani et al., 2018).

L'approche « fonctionnelle » propose la description des espèces par leurs caractéristiques fonctionnelles ou « traits fonctionnels » (Lavorel et al., 1997 ; Lavorel et Garnier, 2002). Selon la discipline, de nombreuses définitions des traits ont été proposées, mais nous retiendrons ici celle proposée par Violle et al. (2007) qui définit un trait fonctionnel comme « tout caractère morphologique, physiologique ou phénologique mesuré au niveau de l'individu, qui influence sa performance dans l'écosystème ». Les traits fonctionnels sont des caractéristiques reliées à une activité particulière ou à des fonctions intrinsèques de la plante (Westoby et al., 1998 ; Weiher et al., 1998 ; McGill et al., 2006 ; Navas & Garnier, 2012, Figure 12). Par exemple, ils peuvent être liés à l'activité photosynthétique, la croissance, la durée de vie des organes (ex. les feuilles) et la reproduction et dispersion (Weiher et al., 1998 ; Hodgson et al., 1999). Plusieurs travaux ont permis d'établir une distinction entre des traits dits « soft » faciles à mesurer pour un grand nombre d'espèces, mais qui ne présentent pas nécessairement un lien direct avec une fonction de la plante, et des traits dits « hard », difficiles à mesurer mais avec un lien direct avec une fonction donnée (Hodgson et al., 1999 ; Reich et al., 1999).

Pour une plante, la valeur d'un trait, mesurée dans des conditions données à un instant précis et à l'intérieur d'une population donnée est appelée « attribut » (Lavorel et al., 2007 ; Garnier & Navas, 2012). Selon les conditions du milieu et/ou cours du temps, un attribut peut avoir plusieurs valeurs, et ceci en fonction des gradients d'environnement (Garnier et Navas, 2012a). Comme ils sont mesurés à l'échelle de l'individu (Violle et al., 2007), les traits fonctionnels

reflètent alors un lien entre la plante et son environnement (Lavorel et Garnier, 2002). L'utilisation de traits fonctionnels permet de décrire, de quantifier et de comparer la manière dont les espèces répondent à leur environnement (Lavorel & Garnier, 2002). Dans ce sens, on distingue :

- les « traits de réponse » qui traduisent la réponse des organismes aux conditions abiotiques et biotiques de leur environnement et dont la valeur varie en fonction du changement dans ces conditions (Lavorel et al., 1997). Par exemple, une réponse aux perturbations anthropiques (Mabry & Fraterrigo, 2009), à la compétition interspécifique (Navas & Violle, 2009 ; Pierce et al., 2017), au pâturage (Diaz et al., 2001), et aux conditions climatiques (Moles et al., 2014 ; Madani et al., 2018),
- les « traits d'effet » qui agissent en retour sur leur environnement, donc l'effet d'une plante sur les processus physiques et chimiques de l'écosystème (Lavorel & Garnier, 2002) : par exemple, un effet sur la productivité primaire (Pontes et al., 2007 ; Madani et al., 2018), les cycles d'azote (Craine et al., 2002) ou sur la décomposition de la litière (Cornwell et al., 2008).

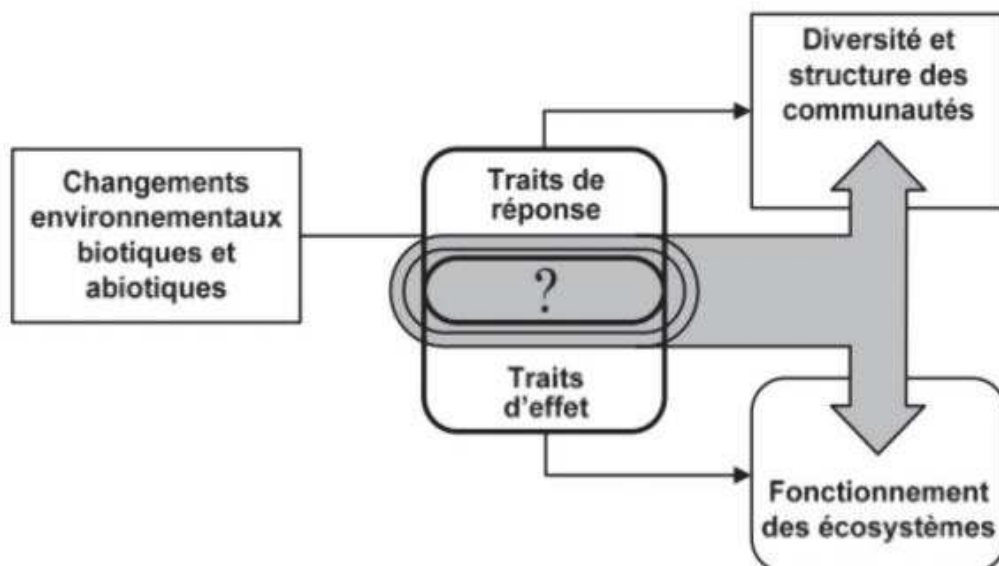


Figure 11. Cadre conceptuel proposé par Lavorel et Garnier (2002) des effets des changements environnementaux sur les communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes, *via* les traits.

Les valeurs d'un trait le long d'un gradient d'environnement (norme de réaction) peuvent être interprétées comme un résultat de l'adaptation des plantes aux conditions biotiques et abiotiques vécues/subies (Ackerly et al., 2000 ; Reich et al., 2003). Leur étude permet l'identification des compromis (trade-offs) entre les différentes fonctions d'une plante (Grime, 2001 ; Lavorel et al., 2007), particulièrement en relation avec l'utilisation des ressources disponibles (Grime, 2001 ; Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2016 ; Pierce et al., 2017). Les traits ne sont pas indépendants les uns des autres et les études menées à l'échelle globale ont montré, à partir des traits aériens, l'existence d'un ensemble de stratégies fonctionnelles (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004). Ces compromis et ces relations peuvent révéler des contraintes environnementales ou physiologiques limitant l'évolution indépendante des traits (Weiher et al., 1998 ; Grubb, 2016) ou être la conséquence d'une sélection de traits ou groupe de traits plus performants que d'autres en fonction des conditions du milieu.

Actuellement, de nombreux traits sont utilisés pour caractériser les groupes fonctionnels des plantes (Cornelissen et al., 2003 ; Katge et al., 2011 ; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Plusieurs protocoles ont été proposés pour standardiser les mesures des traits et faciliter les analyses des bases de données issues de multiples sources concernant plusieurs espèces et biomes, permettant ainsi la réalisation de synthèses générales (Cornelissen et al., 2003 ; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Cependant, l'utilisation des traits fonctionnels, comme la surface spécifique foliaire (SLA) ou la teneur en matière sèche (LDMC), ne présente pas nécessairement de liens directs avec les mécanismes de restriction des plantes face aux variations des conditions climatiques, mais plutôt sur leurs stratégies en fonction de l'utilisation de ressources. En contraste, une approche alternative basée sur des traits écophysiologiques ou mécanistiques (*sensu* Brodribb, 2017) présente un moyen efficace pour la compréhension des impacts du climat sur la performance des plantes (Larter et al., 2017 ; Brodribb, 2017). De ce fait, les traits mécanistiques confèrent une tolérance vis-à-vis des conditions climatiques et dont la fonction peut être interprétée dans une perspective écophysiologique. Par exemple, le temps de réponse thermique de la feuille aux changements des flux d'énergie de surface est identifié comme une composante clé de la tolérance physiologique à la sécheresse (Gates, 1975 ; Michaletz et al., 2015). Ce temps est considéré critique pour les processus d'assimilation du carbone et est relié aux traits comme la teneur en matière sèche, le poids frais, la surface foliaire, la taille et la forme des feuilles et la densité stomatique (Michaletz et al., 2015). De même, les caractéristiques du système hydraulique de la plante régulent les réponses au climat (Lambers,

2008 ; Sack et al., 2016). Elles font intervenir des traits comme le potentiel d'eau foliaire au point de perte de turgescence, la conductance hydraulique et la résistance du xylème à la cavitation (Larter et al., 2017 ; Hochberg et al., 2018; Klein et al., 2018). Brodribb (2017) postule qu'à travers un seul trait mécanistique dont le rôle écophysio­logique est identifié, on peut expliquer et prédire la manière dont les plantes peuvent faire face aux variations des conditions climatiques. De plus, Volaire (2018) distingue entre les traits mécanistiques comme référant des stratégies écophysio­logiques reliées avec un seul paramètre environnemental, contrairement aux traits fonctionnels dont les stratégies fonctionnelles sont plutôt liées avec un ensemble de paramètres. Cependant, il faut noter que les traits mécanistiques sont lourds à mesurer et nécessitent beaucoup de temps pour l'acquisition des données.

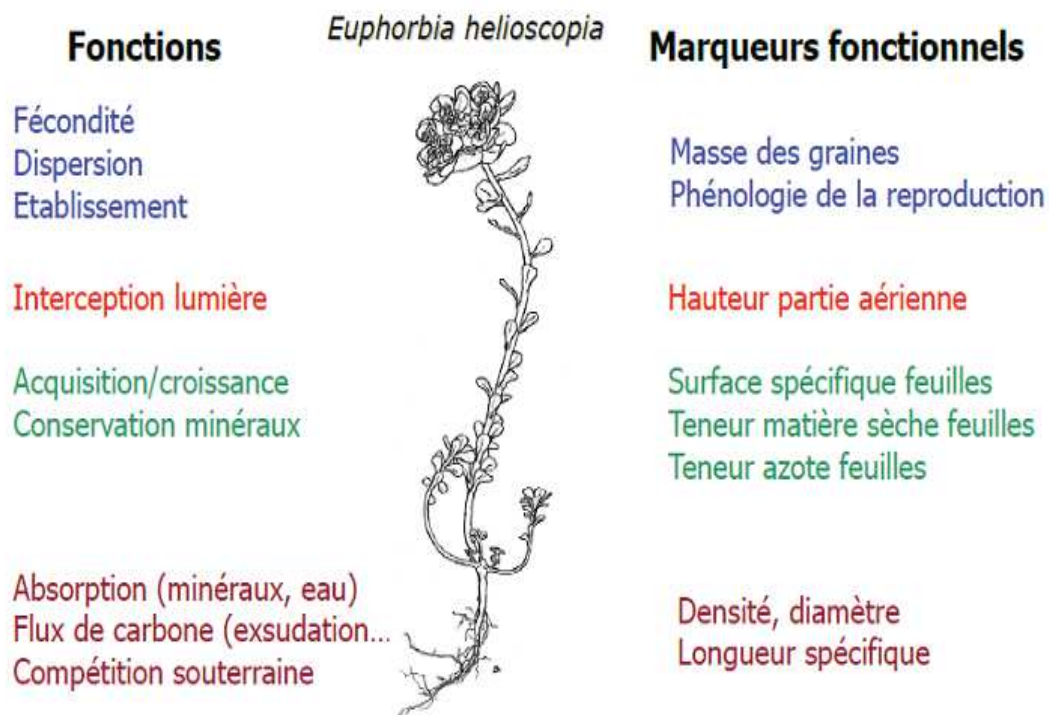


Figure 12. Exemples de fonctions définies à l'échelle de l'individu et marqueurs fonctionnels associés (Garnier et Navas, 2012b).

Traits et stratégies fonctionnelles des plantes

En fonction de leur réponse et/ou effet à un ou plusieurs facteurs de l'environnement, on peut définir des groupes fonctionnels de plantes (Lavorel et al., 1997 ; Grime, 2001). Ces groupes reflètent des stratégies fonctionnelles adoptées par les plantes pour faire face aux variations des conditions d'environnement (Grime, 2001 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013). Une stratégie se définit, comme un ensemble d'adaptation à l'échelle de la plante, soumis à la sélection naturelle, favorisant les performances dans un environnement particulier (Westoby, 2002). Ces adaptations peuvent être liées aux facteurs environnementaux ou au contraire d'une manière indépendante (Kooyers, 2015).

Plusieurs théories en écologie ont présenté des modèles et classifications des espèces en fonction de leurs stratégies. Une des premières classifications, est celle de MacArthur et Levins (1967) connue comme « stratégies démographiques ». Les auteurs faisant une distinction entre des espèces à croissance et régénération rapide (stratégie « r »), et des espèces colonisatrices investissant dans la production rapide de biomasse (stratégie « k »). En fonction des facteurs du milieu, Grime (1977, 2001) a proposé sa théorie « CSR » (Competitive-Stress-Ruderal) connue par le « triangle de Grime » (Figure 13). Cette théorie présente une classification des plantes selon deux principaux axes (Grime, 2001 ; Grime & Pierce, 2012 ; Pierce et al., 2017) :

- le stress, correspondant à une limitation en ressources et regroupe les facteurs qui limitent la production de biomasse et par conséquent la croissance,
- la perturbation responsable de la destruction partielle ou totale de la biomasse produite par la plante.

En effet, selon l'intensité du stress et de la perturbation, trois stratégies de plantes peuvent être reconnues (Hodgson et al., 1999 ; Pierce et al., 2017) :

- des espèces tolérantes du stress (S), sous des conditions pauvres en ressources avec un investissement dans la protection des tissus,
- des espèces rudérales (R), généralement réparties dans des milieux riches en ressources mais associés à des événements de perturbations, caractérisées par un investissement rapide dans la reproduction et la dispersion,
- des espèces compétitives (C) qui investissent dans la croissance rapide des organes, sous des conditions de productivité élevées et de faibles niveaux de stress et de perturbation.

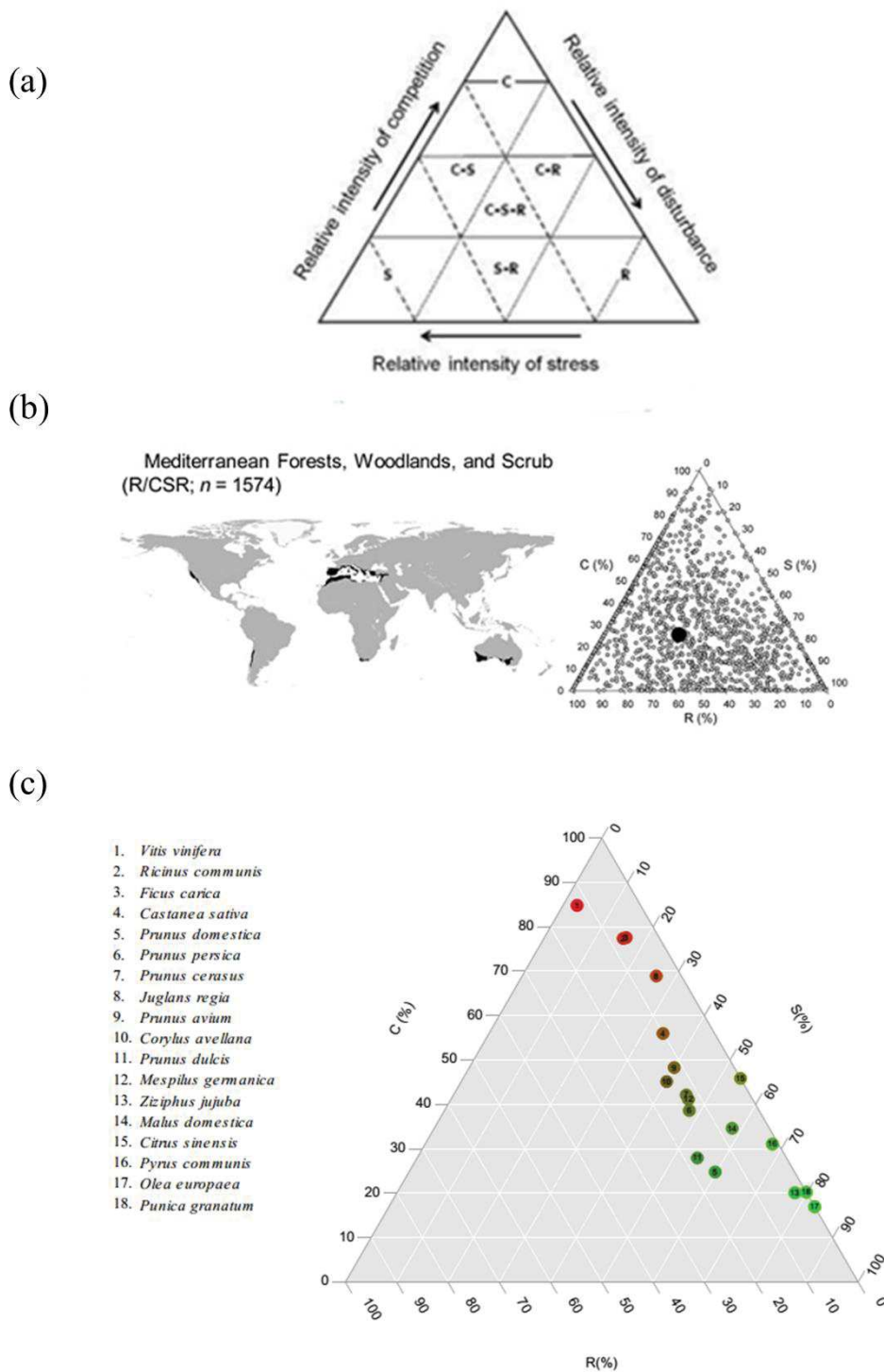


Figure 13. Présentation graphique du triangle CSR de Grime (1974, 2001), dont trois principales stratégies sont reconnues : la compétition, la tolérance au stress et la stratégie rudérale (a). Le modèle de Grime est utilisé pour caractériser les stratégies des plantes vasculaires dans différents biomes, notamment dans la région méditerranéenne (b, figure prise de Pierce et al., 2017), et aussi pour des espèces à valeurs économiques et génétiques (c, données depuis Pierce et al., 2017 - réalisation de J. Kassout).

Westoby et al. (1998) ont énoncé leur théorie « LHS : Leaf-Height-Seed » qui initialement postule l'existence de trois principaux axes pouvant expliquer les stratégies fonctionnelles des plantes. Le premier axe décrit la gestion et l'utilisation des ressources (Grime et al., 1997 ; Reich et al., 1999 ; Díaz et al., 2004 ; Wright et al., 2004 ; Reich, 2014), le second lié à la reproduction et la régénération, met en évidence un compromis entre la fécondité et la masse des graines (Jacobsson & Eriksson, 2000) et le troisième axe lié à la hauteur végétative, représente le pouvoir compétitif des plantes vis-à-vis de la lumière (Díaz et al., 2004). Par la suite, un quatrième axe (Westoby et al., 2002) a été défini pour faire référence à la structure de la canopée.

Toutefois, les études des traits foliaires menées à l'échelle globale ont montré l'existence d'un « world-wide leaf economics spectrum » (LES) (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004 ; Reich, 2014) qui décrit un continuum de stratégies fonctionnelles allant de l'exploitation rapide à la conservation des ressources. Ce spectre s'étend depuis les espèces présentant une stratégie exploitante en investissant leurs ressources dans des feuilles à durée de vie courte, jusqu'aux espèces présentant au contraire une stratégie de conservation qui caractérise des espèces à croissance lente produisant des feuilles persistantes. Sur le plan fonctionnel, les espèces à croissance rapide sont caractérisées par des valeurs élevées de SLA (Specific Leaf Area) et de concentration en nitrogène foliaire, et une activité respiratoire et photosynthétique importante. Les espèces à croissance lente présentent des caractéristiques opposées avec notamment des valeurs élevées de LDMC (Leaf Dry Matter Content) et de C/N_{foliaire} élevé (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004). A côté des traits définissant le spectre économique foliaire (Wright et al., 2004), la hauteur végétative est considérée comme un trait ayant un impact sur la définition des stratégies fonctionnelles de plantes (Diaz et al., 2004, 2016). Plus récemment, Diaz et al. (2016) ont montré l'existence d'un spectre globale de forme et de fonction des plantes vasculaires. Leurs résultats montrent l'existence de deux principaux axes de variation, le premier axe est lié à la taille des feuilles, des plantes et de leurs diaspores, alors que le deuxième axe est plutôt lié à un axe d'utilisation de ressources (Figure 14).

La variation des traits tous au long du continuum définit par le LES (Wright et al., 2004) peut être considérée analogue à l'axe de variation S-R (Grime, 2001), caractérisant les stratégies fonctionnelles de plantes en fonction de l'utilisation de ressources. Plus récemment, Pierce et al. (2017) ont mis en évidence, au cours d'une étude portant sur 3069 espèces de plantes vasculaires, que l'on pouvait positionner ces espèces sur le triangle de CSR avec seulement trois traits fonctionnels : i) la surface spécifique foliaire (SLA) comme référence sur la tolérance

aux perturbations ; ii) la teneur en matière sèche des feuilles comme référence sur l'aptitude à tolérer les stress ; iii) la surface foliaire (LA) comme référence sur l'aptitude à la compétition.

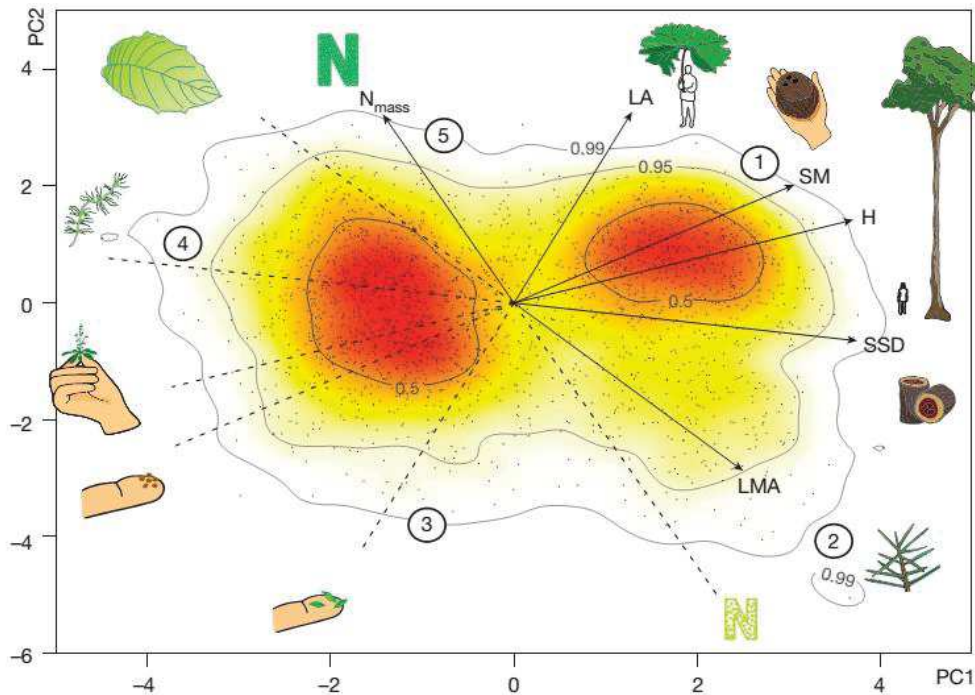


Figure 14. Spectre global des formes et fonctions des plantes vasculaires. La figure présente une ordination par analyse en composante principale (ACP) de 2214 espèces et 6 traits fonctionnels. LA (Leaf area); N_{mass} (leaf nitrogen per mass); SM (Diaspore mass); H (plant height); SSD (stem specific density) et LMA (leaf mass per area; figure prise de [Diaz et al., 2016](#)).

Variation interspécifique et intraspécifique

La mise en évidence des stratégies fonctionnelles des plantes et la recherche de compromis entre traits ont été réalisées essentiellement au niveau interspécifique (Diaz et al., 2004 ; Wright et al., 2004), en supposant que les traits varient plus à ce niveau qu'au sein d'une même espèce, et que la variation intraspécifique serait négligeable (Albert et al., 2010a). Cependant, des travaux récents ont montré que la variation intraspécifique (VIT) expliquent une partie non négligeable de la variation totale des traits (Albert et al., 2010b ; Messier et al., 2010, 2017 ; Bolnick et al., 2011 ; Violle et al., 2012 ; Siefert et al., 2015).

La variation intraspécifique représente l'étendue des valeurs d'un trait donné pour une espèce donnée sous différentes conditions (Albert et al., 2011) et peut s'expliquer comme une expression de la diversité génétique et/ou de la plasticité phénotypique des génotypes (Byars et al., 2007), donc liée à la capacité d'une espèce à s'adapter à des environnements contrastés (Joshi et al., 2001). Elle diffère en fonction de la nature du trait observé et de l'échelle spatiale considérée (Messier et al., 2010 ; Albert et al., 2010b). La VIT englobe trois niveaux de variation (Albert et al., 2011) : 1) variation entre les populations (inter-population) ; 2) variation entre individus de la même population (intra-population) ; et 3) variation à l'intérieur des individus (intra-individu), ce dernier type de variation était peu étudié (Herrera, 2009 ; Herrera et al., 2015). La variabilité à l'intérieur du même individu peut avoir des conséquences à l'échelle de la population ou celle de la communauté (Herrera, 2009 ; Messier et al., 2010 ; Albert et al., 2011). L'intégration de la variation intra-individuelle des traits fonctionnels peut conduire à des conclusions plus raisonnables sur la variation intraspécifique (Herrera et al., 2015).

Des études récentes ont montré l'existence d'un « spectre économique foliaire » à l'échelle intraspécifique, comme chez le chêne vert (*Quercus ilex*, Niinmets, 2015), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*, Blonder et al., 2013), et le roseau (*Phragmites australis*, Hu et al., 2015). Cependant, les compromis entre traits fonctionnels à l'échelle interspécifique, les relations à l'échelle intraspécifique sont parfois contrastés (Fajardo & Piper, 2011 ; Vasseur et al., 2012 ; Laforest-Lapointe et al., 2014). La prise en compte de la variabilité intraspécifique apparaît primordiale pour la compréhension des processus d'assemblage, coexistence et de distribution des espèces (Violle et al., 2012), pour les modèles de prédiction des changements globaux (Moran et al., 2016), et pour la caractérisation des stratégies de plantes à l'échelle des espèces (Messier et al., 2017).

Traits anatomiques du bois

Les traits fonctionnels foliaires ont été considérés comme des marqueurs privilégiés pour la mise en évidence des stratégies fonctionnelles des plantes, et pour la compréhension des relations plante-environnement (Wright et al., 2004, 2005 ; Shipley, 2006). Toutefois, la relation étroite entre le compartiment aérien (feuilles) et le système hydraulique (xylème) souligne l'importance des traits anatomiques du bois, notamment les traits hydrauliques, dans les réponses fonctionnelles de la plante (Rowland et al., 2015 ; Anderegg et al., 2016). Les modifications environnementales globales annoncées dont l'augmentation des températures et la fréquence des sécheresses (Allen et al., 2010) vont avoir un impact négatif sur le fonctionnement hydraulique des arbres et la dynamique des écosystèmes forestiers (Skelton et al., 2015 ; Brodribb, 2017), d'où la nécessité de comprendre les réponses fonctionnelles des structures anatomiques du bois.

Pour les plantes vasculaires, notamment les arbres, fournir de l'eau depuis les racines vers les feuilles est une fonction critique et vitale (Steppe et al., 2015). Le mécanisme de circulation de la sève brute dans les vaisseaux du xylème est décrit par la théorie de Tension-Cohésion (Dixon et Joly, 1895, Figure 15). Selon cette théorie, le transfert de la sève brute se fait sous tension à des pressions négatives générées par la courbure des ménisques air-eau qui se forment au niveau des surfaces d'évaporation dans la feuille. Ce mécanisme de circulation, physiquement instable, peut être interrompu à cause de cavitation, c'est-à-dire l'envahissement brutale d'une phase gazeuse sous forme de bulle de vapeur d'eau et d'air au niveau des vaisseaux conducteurs (Hack et al., 2001). Le succès d'une espèce dépend alors à la disponibilité en eau et la vulnérabilité de son xylème à l'embolie (Maherli et al., 2004 ; Brodribb et al., 2010 ; Rowland et al., 2015).

Les arbres répondent aux changements des conditions environnementales, notamment au stress hydrique, par des ajustements anatomiques au niveau du système hydraulique (Mencuccini et al., 2015). En effet, au cours d'un cycle annuel de végétation la mise en place des éléments structuraux du bois est modulée par l'effet des actions conjuguées du climat et d'autres facteurs abiotiques et biotiques (Carlquist, 1988 ; Terral and Arnold-Simard, 1996 ; Terral and Mengual, 1999). Parmi ces facteurs, on peut citer en particulier, l'âge, les conditions géomorphologiques (ex. altitude, exposition, pente), et les facteurs anthropiques (ex. travail du sol pour l'agriculture, coupe du bois). Les réponses fonctionnelles à l'échelle du système hydraulique de la plante fait intervenir un compromis entre l'efficacité de conduction, donc maximiser la conductivité hydraulique, et la sécurité de conduction notamment face au

phénomène de cavitation (Tyree & Zimmermann, 2002 ; Hacke et al., 2006 ; Sperry et al., 2008). Les vaisseaux conducteurs de grande taille favorisent la conduction mais sont plus vulnérables à la cavitation par rapport aux vaisseaux de petite taille (Sperry et al., 2008 ; Terral, 2000). Toutefois, l'augmentation de la densité des vaisseaux et de leur taille, avec une augmentation dans le nombre de vaisseaux connectés en fil radiale, peut garantir l'efficacité de la conduction (Terral, 1997). Même si plusieurs études soulignent l'importance des traits anatomiques du bois dans les réponses fonctionnelles des plantes vasculaires (Terral et al., 2004b ; Brodribb, 2009 ; Rowland et al., 2015 ; Anderegg et al., 2016 ; Larter et al., 2017), peu d'études se sont intéressées à la variation des traits hydrauliques à l'échelle intraspécifique (Terral et al., 2004b ; Martinez-Vilata et al., 2009 ; Wortemann et al., 2011 ; Lamy et al., 2014 ; Hajek et al., 2016). Un chapitre de la thèse est consacré à cet aspect.

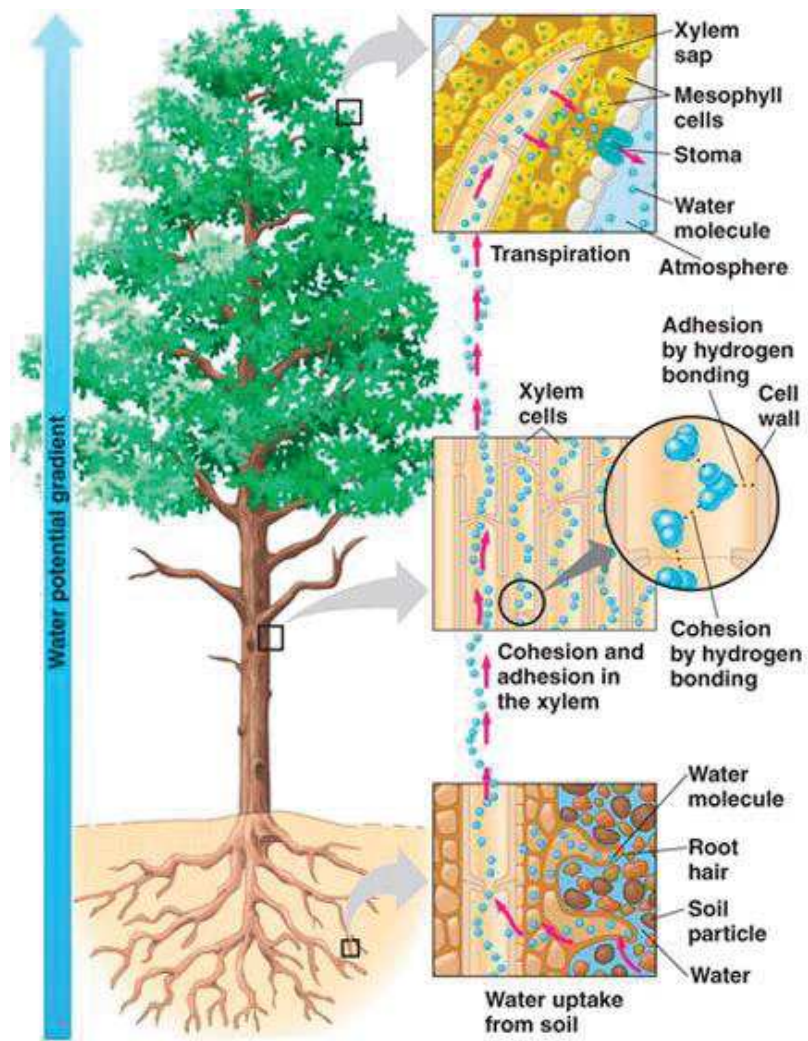


Figure 15. Présentation de la circulation de l'eau au niveau de la plante, en fonction de la théorie de tension-cohésion (© Pearson Education, 2011).

4. Objectifs et plan de la thèse

La compréhension des facteurs agissant sur la diversité, la structure et la composition des communautés, et les stratégies écologiques déployées par les plantes le long de gradients environnementaux sont des préoccupations majeures de l'écologie, notamment pour comprendre les règles d'assemblage des espèces, la relation de leurs caractéristiques (traits) avec les facteurs biotiques et abiotiques et les réponses aux changements globaux.

Le propos général de cette thèse est d'explorer au Maroc, les réponses des populations d'olivier sauvage le long d'un gradient écologique, *via* l'utilisation de deux approches complémentaires, une approche communauté et une approche fonctionnelle. Plus précisément, nous ciblons et analysons les communautés végétales en englobant des populations d'olivier sauvage en fonction des conditions environnementales. Ensuite, nous étudions la variation et l'expression de traits fonctionnels complémentaires, foliaires et anatomiques du bois, en relation avec le gradient écologique et le type de communauté végétale.

Ce manuscrit est composé de trois chapitres présentés sous forme d'articles scientifiques, un est publié (chapitre 1 – Kassout et al., 2019) ou en préparation (chapitre 2 et 3). La thèse s'achève par une discussion générale qui connecte les différentes approches et résultats acquis décrits dans les articles.

Dans le premier chapitre, une contribution à la compréhension des stratégies fonctionnelles adoptées par l'oléastre en réponse aux conditions environnementales est présentée. L'objectif de cette partie est de mettre en évidence l'existence d'un spectre économique foliaire basé sur des « trade-off » entre les traits, en réponse à un gradient de stress climatique. Cette approche prend en compte les différents niveaux de variations intraspécifiques : interpopulation, intrapopulation et intraindividu.

Dans le chapitre 2, une étude des traits de l'anatomie du bois est mise en œuvre. Son objectif est de mettre en évidence les stratégies fonctionnelles mise en place par l'olivier sauvage pour faire face à des stress environnementaux, essentiellement la disponibilité en eau. En prenant en considération l'effet de l'âge de la branche, la plasticité des traits anatomiques du bois d'olivier sauvage, en réponse à un gradient biogéographique, bioclimatique et de végétation est évaluée. Cette approche est destinée à déterminer les stratégies mises en place par le cambium pour répondre à des stress hydriques.

Le chapitre 3 s'intéresse aux deux sous-espèces, *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* et *O. e.* subsp. *maroccana*. Les différentes communautés végétales où les populations des deux sous espèces ont été échantillonnées sont identifiées et les traits fonctionnels sont mis en relation avec un gradient écologique. Cette partie s'interroge sur la différenciation au sein des communautés de réponses des traits et de stratégies adaptatives (spectre d'économie foliaire et stratégie C-S-R).

5. Méthodologie générale suivie au cours de la thèse

La méthodologie suivie pour réaliser ce travail de thèse est constitué de deux approches complémentaires : une approche communauté *via* l'étude des formations végétales à olivier sauvage le long d'un gradient environnemental et une approche fonctionnelle *via* l'étude de la variation de l'expression des traits fonctionnels foliaires et éco-anatomiques du bois en relation avec le gradient écologique et le type de végétation (Figure1).

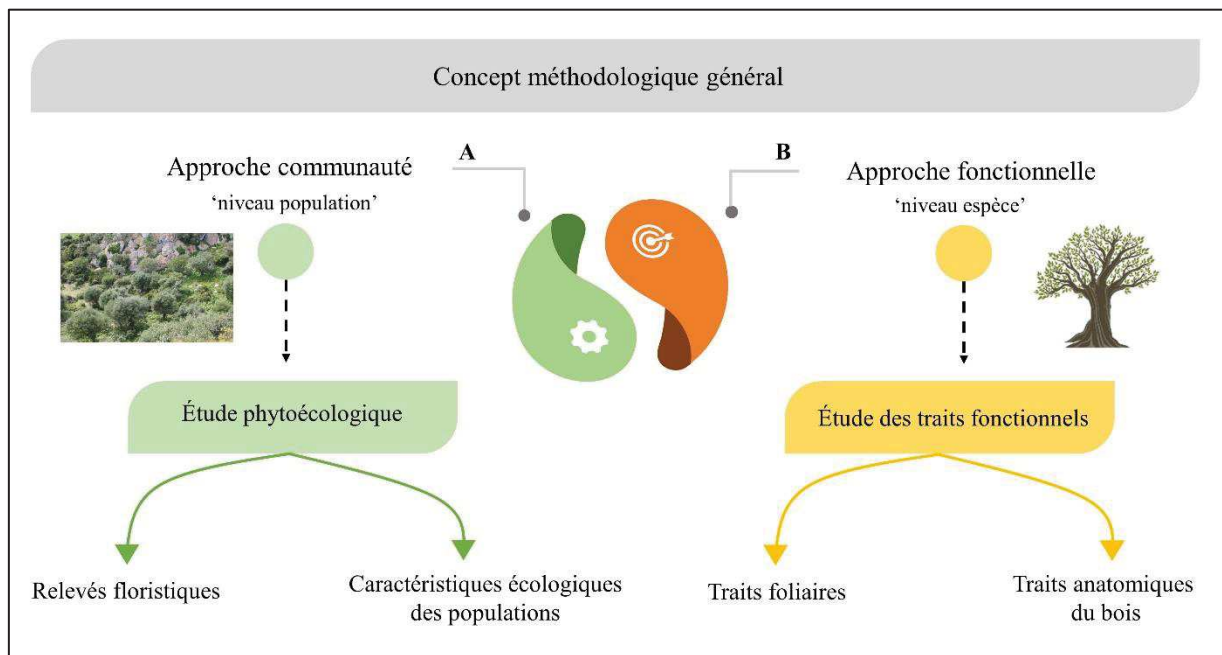


Figure 1. Organigramme générale de la méthodologie suivie au cours de la thèse. A : étude des communautés végétales à olivier sauvage, B : étude des traits fonctionnels d'olivier sauvage (*Olea europaea* L.).

a. Approche à l'échelle des communautés

Une étude phytoécologique repose sur le principe de l'analyse de la végétation en relation avec les caractéristiques écologiques et géographiques des unités stationnelles. L'espèce végétale, ou mieux encore l'association végétale, sont considérées comme les meilleurs *intégrateurs* des facteurs climatiques, édaphiques, biotiques et anthropiques responsables de la répartition de la végétation (Guinochet, 1973 ; Géhu, 1992). Notamment, cet assemblage joue un rôle de bio-indicateur d'un espace écologique, du fait que chaque espèce apporte par sa seule présence, un ensemble d'informations sur la communauté, son fonctionnement et sa dynamique (Géhu, 1992). Une étude phytoécologique présente alors deux aspects fondamentaux complémentaires:

d'une part la description des individus d'une espèce et la comparaison de plusieurs assemblages floristiques entre eux, d'autre part il permet d'établir des lois par rapport aux facteurs écologiques biotiques et abiotiques (Rameau, 1987 ; De Foucault, 1986 ; Géhu, 1992 ; Pigantti, 2000).

Sites d'étude et échantillonnage

Echantillonnage : L'échantillonnage a été réalisé dans 27 formations à olivier sauvage (*Olea europaea* L.) appartenant à des écosystèmes forestiers et préforestiers au Maroc (Figure 1). L'échantillonnage a été réalisé entre Avril et Mai 2016, selon un transect latitudinal nord-sud sur plus de 1000 km qui traverse l'aire potentielle de distribution des deux sous-espèces présentes au Maroc : *Olea europaea* subsp *europaea* var. *sylvestris* et *Olea europaea* subsp *maroccana* (Emberger, 1939). Parmi ces 27 formations échantillonnées, 19 sont localisées dans l'aire de distribution de la sous-espèce *Olea europaea* subsp *europaea* var. *sylvestris*, alors que 8 formations sont localisées dans l'aire de distribution de la sous-espèce endémique *Olea maroccana*. Les caractéristiques bioclimatiques et géographiques des sites d'échantillonnage présentent une grande variabilité dans les types d'habitats et la nature du couvert végétal (Barbéro et al., 1981; Benabid, 1984, 1985; Benabid & Fennane, 1994; Emberger, 1939, 1971, Figure 2).

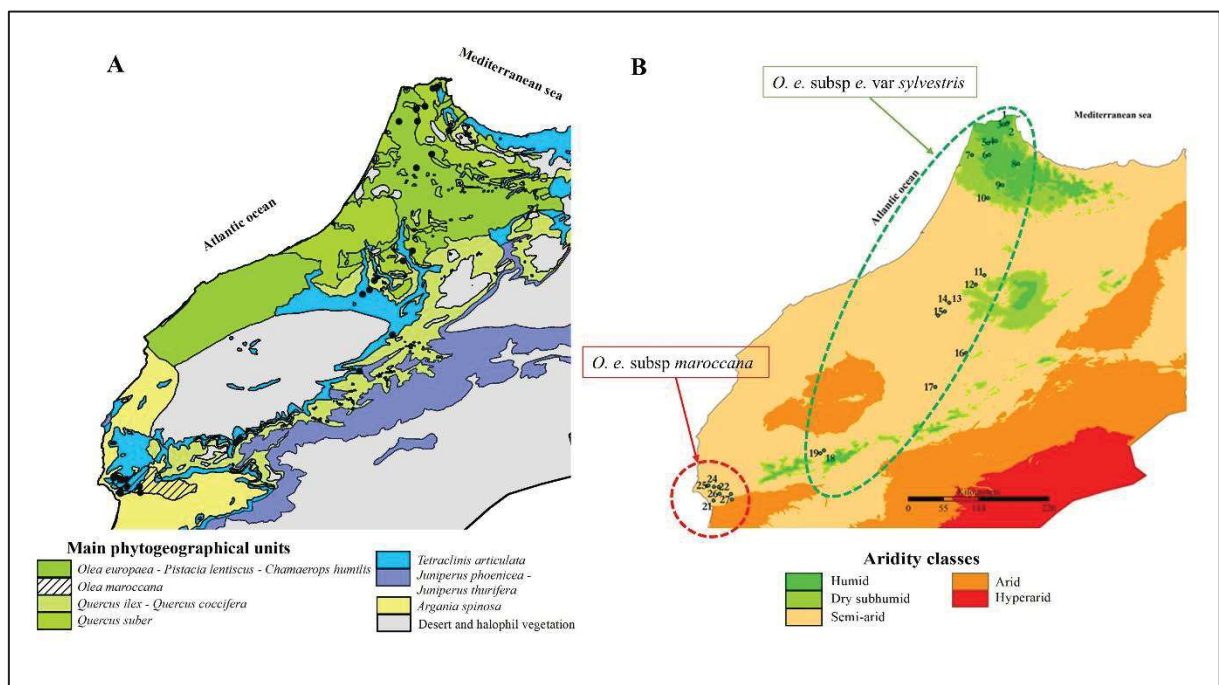


Figure 2. Sites d'échantillonnage d'olivier sauvage au Maroc en fonction des unités phytogéographiques (A) et le contexte climatique (B).

Démarche sur le terrain : L'échantillonnage a été réalisé dans des formations forestières et préforestières où l'olivier sauvage constitue une composante majeure du cortège floristiques. Le choix des sites est basé sur une analyse préliminaire des études phytosociologiques des formations forestières et préforestières au Maroc (Barbéro et al., 1981; Benabid, 1984, 1985; Fennane, 1988 ; Benabid & Fennane, 1994) et sur les connaissances de terrain acquises par l'équipe Bio-Agrodiversité de la Faculté des sciences de Tétouan – Maroc. Nous avons adopté la méthode de Braun-Blanquet (1964) pour la réalisation des relevés floristiques, à savoir l'utilisation d'une échelle mixte d'abondance-dominance pour une estimation globale du nombre d'individus, de leur densité et leur surface de recouvrement par formation végétale (Figure 3). Le tableau 1 montre la correspondance entre l'indice d'abondance-dominance et le recouvrement alors que le tableau 2 donne la liste des variables environnementales prise en considération dans cette étude.

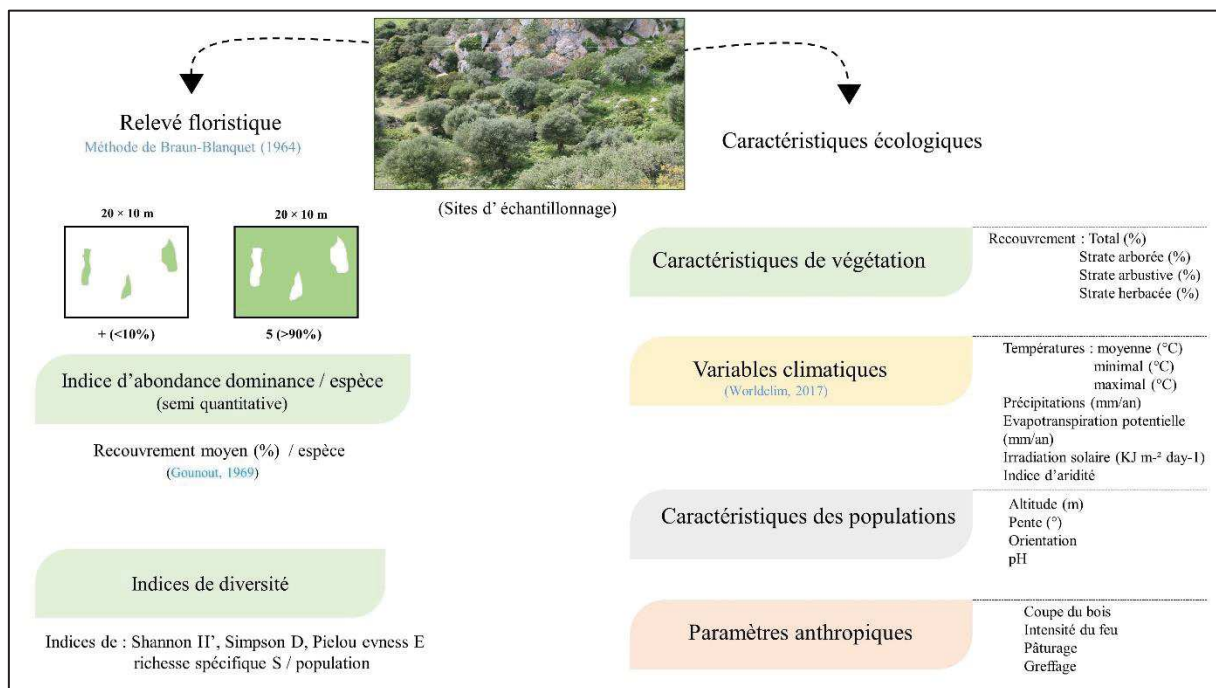


Figure 3. Démarche méthodologique de l'approche « communauté » et de l'étude phytoécologique.

Tableau 1. Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1964) et les valeurs de recouvrements moyens (R %).

Coefficient d'abondance-dominance (AD)	Classe de recouvrement (R%)
5	Recouvrement de l'espèce > 75% de la surface
4	Recouvrement de l'espèce compris entre 50 % et 75%
3	Recouvrement de l'espèce compris entre 25 % et 50%
2	Recouvrement de l'espèce compris entre 5 % et 25 %
1	Recouvrement de l'espèce < 5 %, peu abondant
+	Recouvrement de l'espèce <5 %, très peu abondant
r	Espèce très rare

Tableau 2. Les variables environnementales utilisées pendant cette étude.

Groupe	Variables	Abréviation	Unité
Variables de végétation	Recouvrement total	RT	%
	Recouvrement de la strate arborée	RA	%
	Recouvrement de la strate arbustive	Ra	%
	Recouvrement de la strate herbacée	RH	%
	Hauteur maximal de la strate arborée	Hm	m
	Hauteur maximal de la strate arbustive	Ha	m
Variables topographiques et stationnelles	pH du sol	pH	-
	Altitude	Alt	m
	Pente	PNT	°
	Exposition	EXP	
Variables anthropiques	Coupe du bois	CB	SE
	Greffage	GR	SE
	Parcours	PR	SE
	Incendie	IN	SE
Variables climatiques	Température moyenne annuelle	MAT	C°
	Température moyenne du mois le plus chaude	MAWA	C°
	Température moyenne du mois le plus froide	MACO	C°
	Précipitation moyenne annuelle	MAP	mm/mois
	Evapotranspiration potentielle annuelle	PET	mm/mois
	Irradiation solaire annuelle	AIR	kJ m ⁻² day ⁻¹

SE : Semi-quantitatif

Etape analytique et données environnementales

Préparation des données : Pour analyser les données obtenues de la prospection de terrain, une étape préliminaire de préparation est nécessaire pour extraire des bases de données réalisées les matrices qui seront utilisées pour les analyses statistiques. Ainsi, nous avons construit trois types de matrices :

- i) Matrice floristique de présence-absence (0-1) des espèces par relevé ;
- ii) Matrice de recouvrement par espèce et par relevé floristique ;
- iii) Une troisième matrice rassemble les différentes variables environnementales des formations végétales (voir Tableau 2). Les variables environnementales ont été codées selon la démarche décrite par Ajbilou et al. (2006) et El Ghalabzouri et al. (2015).

Données climatiques : Les données climatiques utilisées dans cette études ont été extraites à partir des couches climatiques de 30 secondes (~1Km²) de la base de données Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). L'indice d'aridité (IA), a été calculé suivant la formule $IA = MAP/ETP$ où MAP est la précipitation annuelle en mm et ETP est l'évapotranspiration potentielle (Zomer et al., 2007, 2008).

Indices de diversité : Pour évaluer la diversité floristique des formations végétales étudiées nous avons calculé un ensemble d'indices de diversité (Tableau 3). Le calcul des différents indices a été effectué par les fonctions 'diversity' et 'specnumber' du package 'vegan' (Oksanen, 2017) sous le logiciel R (R development core team).

Traitements statistiques des données : Nous avons utilisé différentes méthodes d'ordination multivariées (AFC, CCA) afin de décrire la structure et la typologie des formations végétales à olivier sauvage et leurs relations avec les gradients d'environnements. Pour décrire la relation entre les formations étudiées et leur composition nous avons utilisé des données présence-absence de 66 espèces de plante recensées dans 27 formations. Pour mettre en évidence les groupes phytoécologiques, nous avons utilisé une classification hiérarchique appliquée à la matrice de dissimilarité (indice de Jaccard / lien moyen). Pour mettre en évidence la relation entre la structure et la composition floristiques des formations végétales et leurs caractéristiques écologiques (biotiques et abiotiques) nous avons utilisé une analyse canonique de correspondance (CCA) permettant de relier les données floristiques avec les données environnementales. Les approches méthodologiques ainsi les analyses statistiques sont détaillées dans le Chapitre 3.

Tableau 3. Indices de diversité utilisée pour la description de la diversité des formations à olivier sauvage au Maroc.

Indice de diversité	Formule	Description
Richesse spécifique (S)	$S = N \text{ totale}$	N : nombre totale d'espèces présentes
Indice de Shannon Weavare (H)	$H = \sum_{i=1}^s - (P_i * \ln P_i)$	i : une espèce du milieu d'étude S : richesse en espèce Pi : proportion d'une espèce i par rapport au nombre totale d'espèces (S) calculé comme $P = n_i/N$, avec ni : nombre d'individus pour l'espèce i ; N : nombre totale d'espèce
Indice de Simpson (D')	$D = \sum (n_i / N)^2$	
Indice de Pielou (E)	$E = H/\ln(S)$	H : indice de Shannon Weaver S : Richesse spécifique

b. Approche fonctionnelle au niveau de l'espèce

Les approches d'écologie fonctionnelle basées sur l'utilisation des traits fonctionnels sont relativement récentes. Elles sont de plus en plus utilisées dans le but de comprendre le mode de fonctionnement des plantes dans leurs environnements, leurs réactions aux facteurs écologiques, et pour construire des modèles prédictifs relatifs aux changements climatiques. La démarche adoptée dans cette thèse est basée sur les traits fonctionnels foliaires et les traits fonctionnels anatomiques liés à la conduction de la sève brute.

Approche des traits fonctionnels foliaires

Echantillonnage : Pour l'échantillonnage des traits fonctionnels foliaires nous avons adopté un modèle hiérarchique d'échantillonnage (Figure 4). Ce modèle nous a permis d'acquérir des données pour 27 formations, 270 arbres et 8100 feuilles. L'échantillonnage des feuilles a été réalisé selon des protocoles standardisées (Cornelissen et al., 2003 ; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Mesure et traitement des traits foliaires : 15 traits foliaires ont été mesurés pour chaque feuille (Tableau 4). Les traits foliaires peuvent être classés en fonction de leur rôle fonctionnel à l'échelle de la plante comme traits morphologiques, écophysologiques, d'acquisition et conservation et des traits de taille (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004, 2016, Figure 5). En plus des traits foliaires, deux traits liés à la taille des individus ont été étudiés : hauteur végétative (H) et diamètre du tronc au niveau de la poitrine (DBH). Une présentation plus détaillée des concepts de base et de la méthodologie sont présentées dans les chapitres 1 et 3.

D'un autre côté, les données des traits fonctionnels foliaires ont été utilisées pour la caractérisation des stratégies fonctionnels C-S-R selon la définition de Grime (1974, 2001) en utilisant la méthode de Pierce et al. (2017, Figure 6).

Traitements statistiques des résultats : Les données de traits foliaires sont traitées par des analyses inférentielles (ANOVA) et multivariées pour décrire la structure des jeux de données en fonctions des problématiques soulevés dans l'introduction générale. Les méthodes statistiques sont détaillées dans chacun des chapitres 1 et 3.

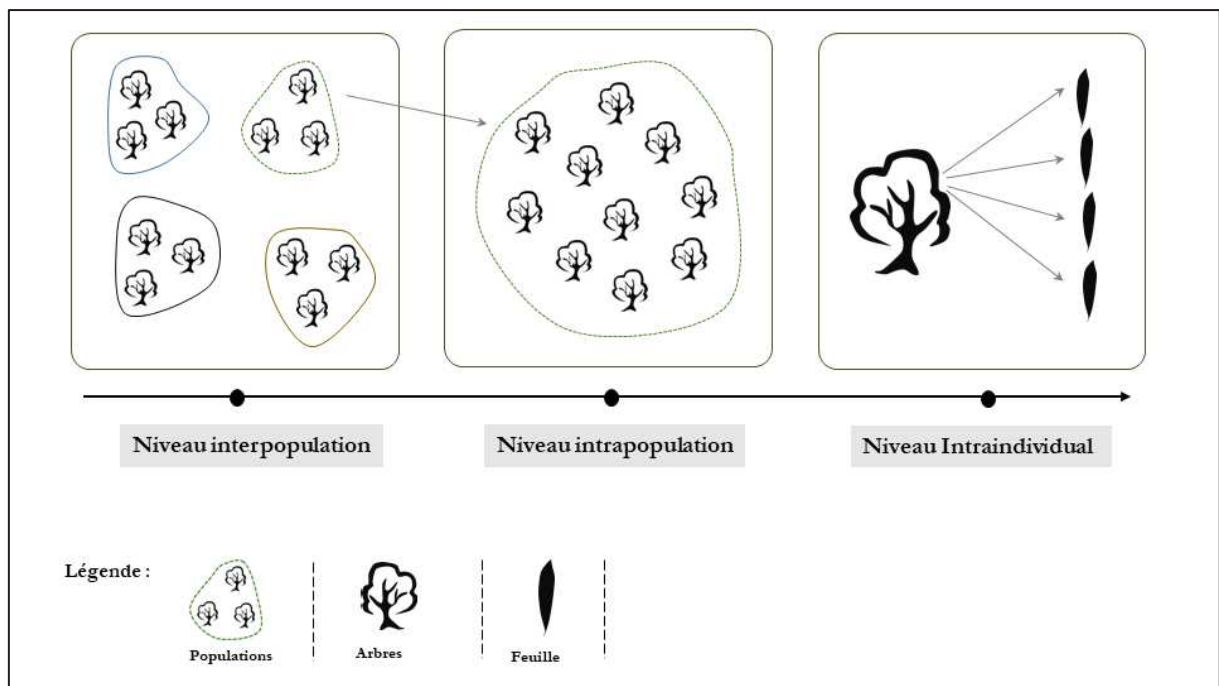


Figure 4. Diapositive d'échantillonnage hiérarchique des traits fonctionnels foliaires de l'olivier sauvage au Maroc.

Tableau 4. Traits fonctionnels foliaires et de tailles étudiées pendant ce travail de thèse.

Groupe	Traits	Abréviation	Unité	Rôle fonctionnel
Traits morphologiques	Surface foliaire	SUR	cm ²	Capture de ressources, balance hydrique, taux de croissance
	Longueur	LOG	cm	Interception de lumière, Capture de ressources, taux de croissance
	Largeur	LAR	cm	
	Longueur de la plus grande largeur	LPL	cm	Interception de lumière, thermorégulation
	Rapport entre la longueur et la largeur	LOG/LAR		
	Rapport entre la longueur et la longueur de la plus grande largeur	LOG/LPL		
Traits écophysiologicals	Teneur relatif de la chlorophylle	CHL	Unité SPAD	Photosynthèse, durée de vie des feuilles
	Densité stomatique	DS	N/mm ²	Conductance stomatique, balance hydrique
	Teneur en eau	TE	g	Balance hydrique
	Taux d'eau foliaire	LWC	g H ₂ O. Cm ⁻²	Balance hydrique
	Epaisseur de la feuille	EP	mm	Acquisition de ressources, balance hydrique
Traits d'acquisition et conservation	Poids frais	PF	g	Acquisition de ressources
	Poids sèche	PS	g	Acquisition de ressources
	Surface spécifique foliaire	SLA	cm ² g ⁻¹	Capture de ressource, balance hydrique, taux de croissance
	Teneur en matière sèche	LDMC	g. mg ⁻¹	Résistance physique, tolérance de stress, taux de croissance
Taille d'arbre	Hauteur végétative	H	m	Capture de lumière, compétition, tolérance aux perturbations
	Diamètre au niveau de la poitrine	DBH	cm	Taux de croissance, capture de ressources

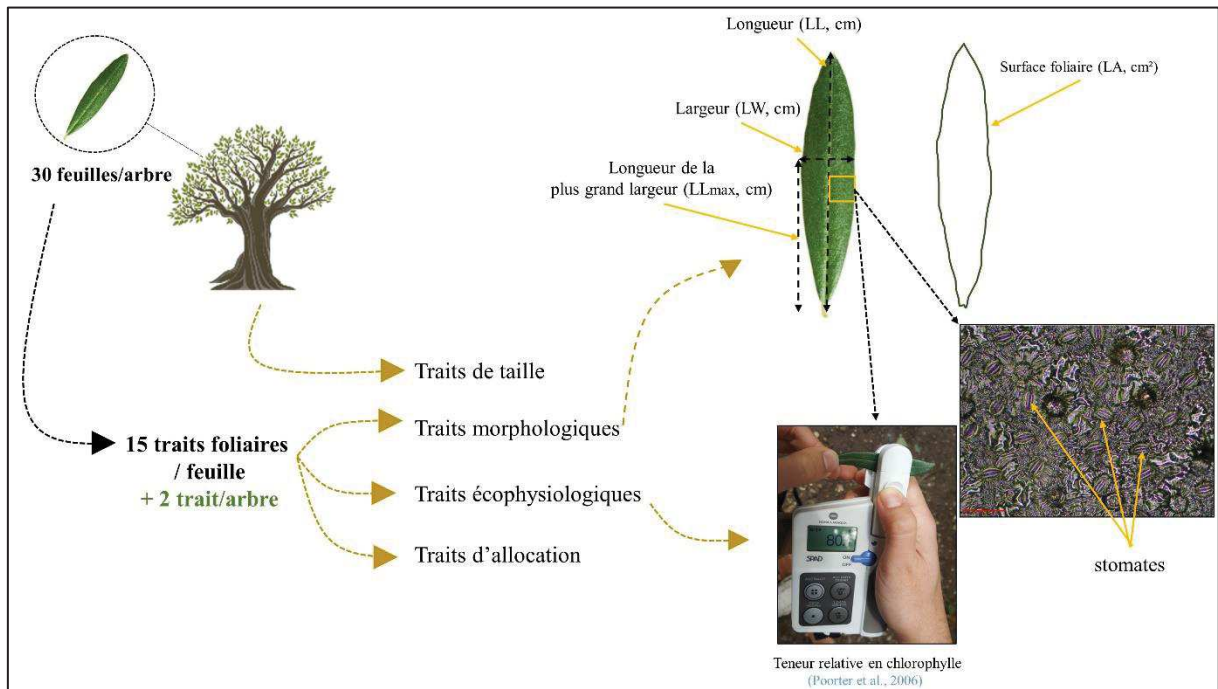


Figure 5. Approche méthodologique de mesure de traits fonctionnels foliaires chez l'olivier sauvage au Maroc.

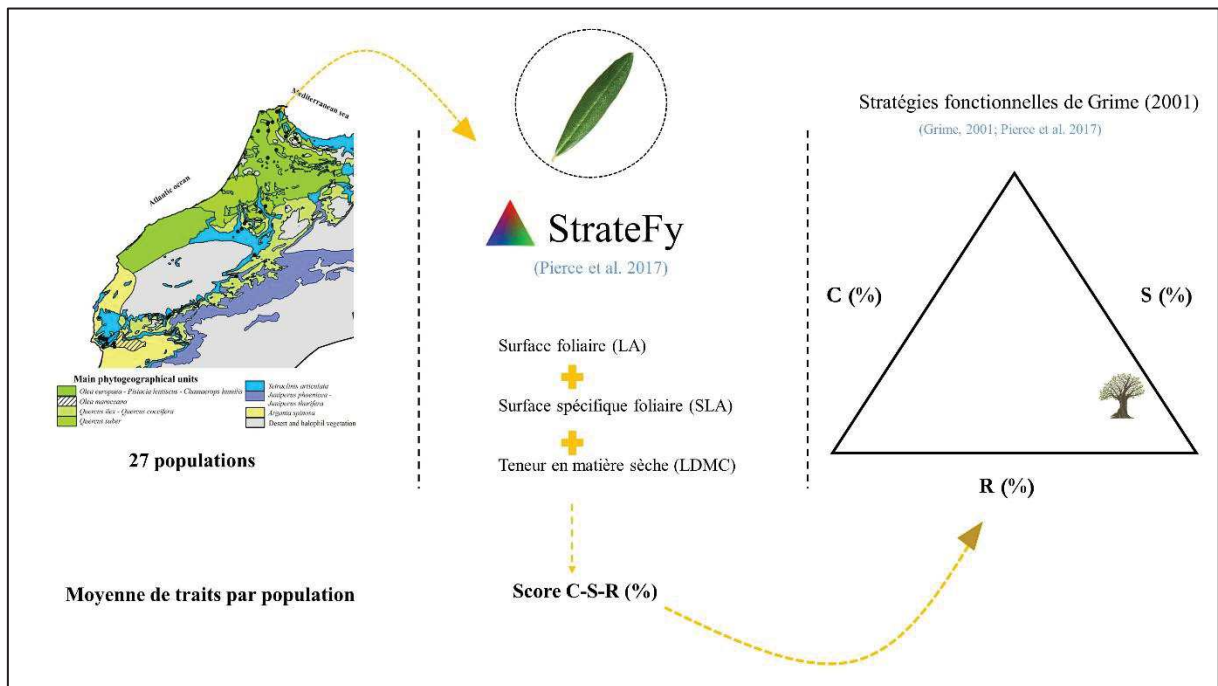


Figure 6. Caractérisation des stratégies fonctionnelles chez l'olivier sauvage par la méthode de Grime (2001) et Pierce et al. (2017).

Approche des traits anatomiques du bois

Echantillonnage : L'échantillonnage a été réalisé au niveau de 13 formations à olivier sauvage de façon à prendre en considération la variation au sein d'un même individu, entre les individus et entre les populations (Figure 7, Tableau 5). En totalité, nous avons réuni une collection de 351 sections de branches dont le diamètre a été mesuré (mm).

Tableau 5. Nombre d'échantillons du bois mesurés par station et par individu.

Population	Nombre d'individu (arbre)	Nombre d'échantillons
Tlat Taghramt	11	28
Bni Hrachim	10	24
Bni Arous	10	29
Dar Chaoui	10	29
Dar Akoubaa	8	19
Tnin Sidi Yamani	10	31
Mesmouda	10	31
El Ksiba	11	26
Moulay Bouazza	8	21
Asni	10	29
Argana	15	44
Immozzer	9	25
Issi-Adghil	8	15

Préparation des coupes anatomiques : pour l'étude des traits éco-anatomiques, nous avons réalisé des coupes transversales du bois de 8 μm d'épaisseur à l'aide d'un microtome (Type GSL1, Spare Blade), préférentiellement sur la partie périphérique du bois (bois le plus jeune). Le protocole de préparation et de coloration est résumé dans la figure 8.

Mesures des traits éco-anatomiques du bois : La démarche méthodologique adoptée pour l'étude des traits fonctionnels du bois est celle décrite par Terral (1997a, b). Nous avons mesuré trois critères anatomiques : la surface des vaisseaux conducteurs (SVS) (μm^2), la densité des vaisseaux conducteurs par unité de surface (N/mm^2), et le nombre moyen de vaisseaux groupés en fils radiale (Figure 9). La mesure des traits éco-anatomiques du bois d'olivier sauvage, est réalisée selon un transect qui part depuis l'extérieur des coupes (écorce) vers le centre sans mesurer à la moelle du bois. Ces mesures ont été effectuées sous un microscope à réflexion (Olympus BX43) couplé à un analyseur d'image. Les analyses statistiques sont décrites dans le chapitre 3.

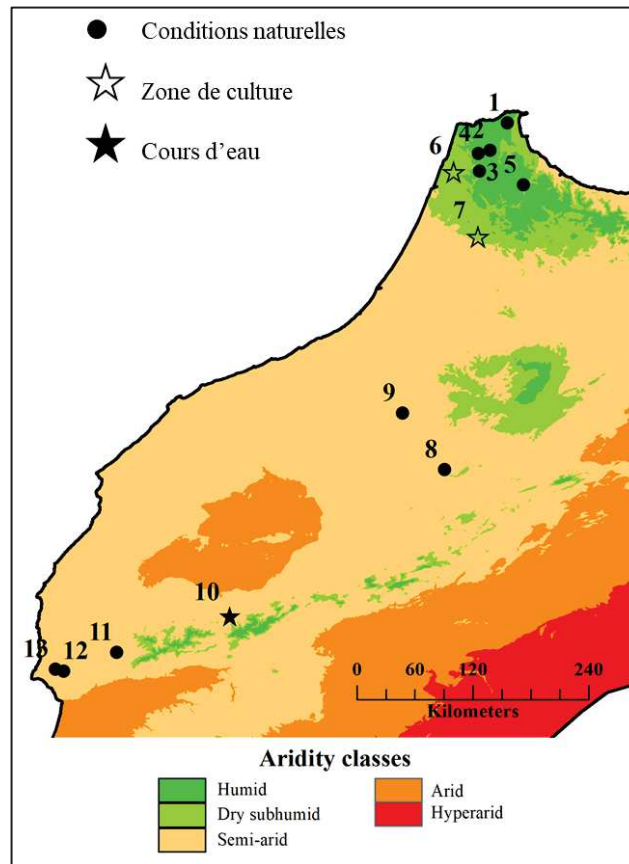


Figure 7. Sites d'échantillonnage des individus dont les traits anatomiques du bois ont été analysés.

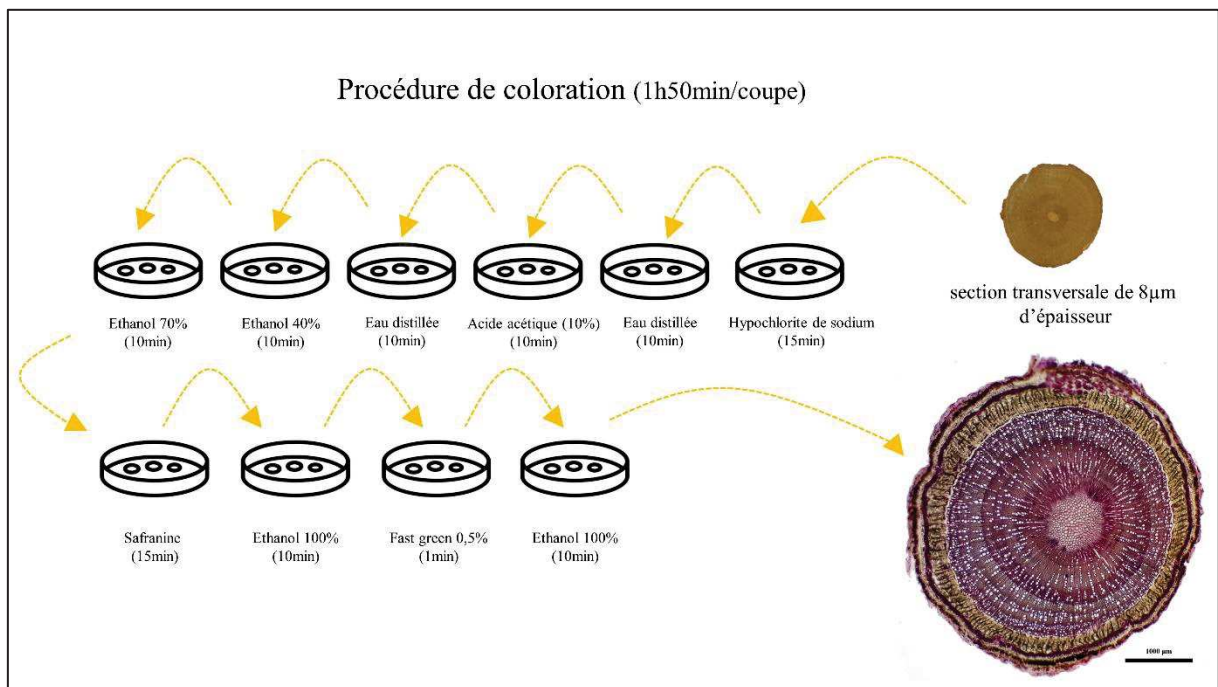


Figure 8. Procédure de coloration des coupes transversale du bois adopté dans ce travail de thèse.

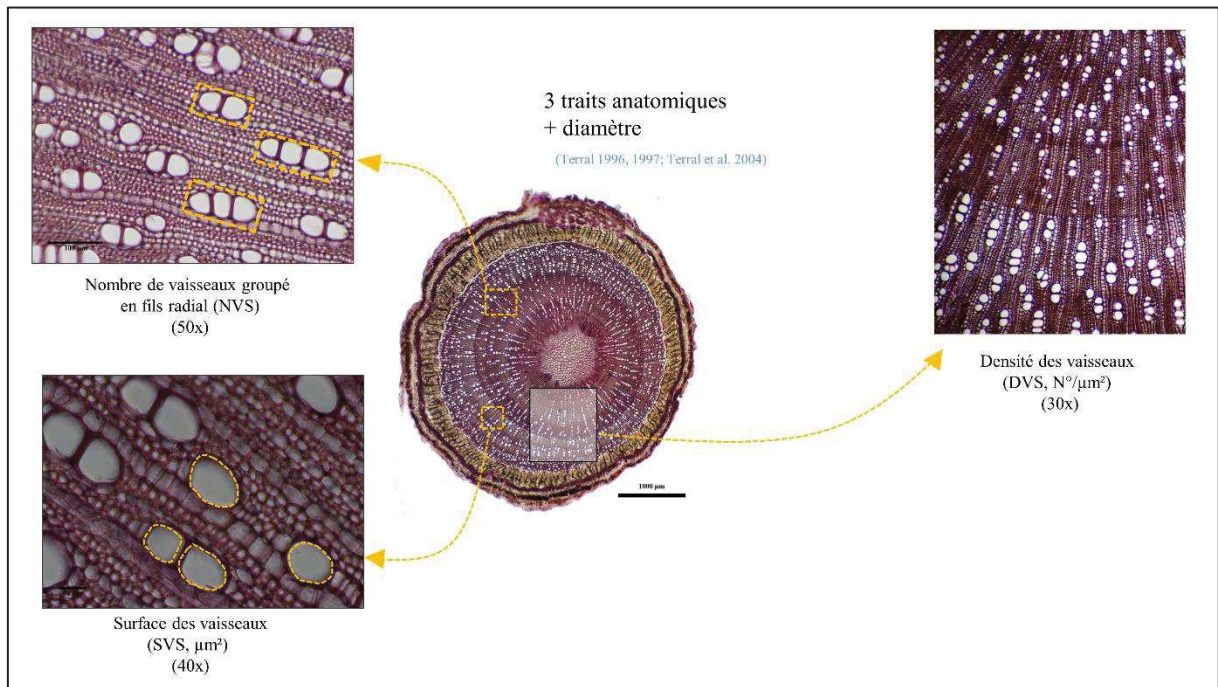


Figure 9. Les caractères anatomiques du bois mesurés dans ce travail.

Pour déterminer le nombre de mesures à prendre en considération pour une évaluation optimale de la valeur du trait, nous avons procédé à la réalisation d'une courbe de moyennes répétées en fonction du nombre de mesures. Cette méthode permet d'avoir une valeur moyenne stabilisée et représentative de chaque critère.

- La surface des vaisseaux (μm^2) (SVS) : au minimum 40 à 50 mesures par échantillon (Figure 10A), nous avons alors utilisé 50 mesures par échantillon.
- Le nombre moyen de vaisseaux groupés en files radiales (NVS) : au minimum entre 40 et 50 mesures, nous avons alors utilisé 50 mesures par échantillon (Figure 10B).
- La densité des vaisseaux (DVS) (N/mm^2) : au minimum entre 20 et 30 mesures par échantillon, nous avons alors utilisé 30 mesures par échantillon (Figure 10C).

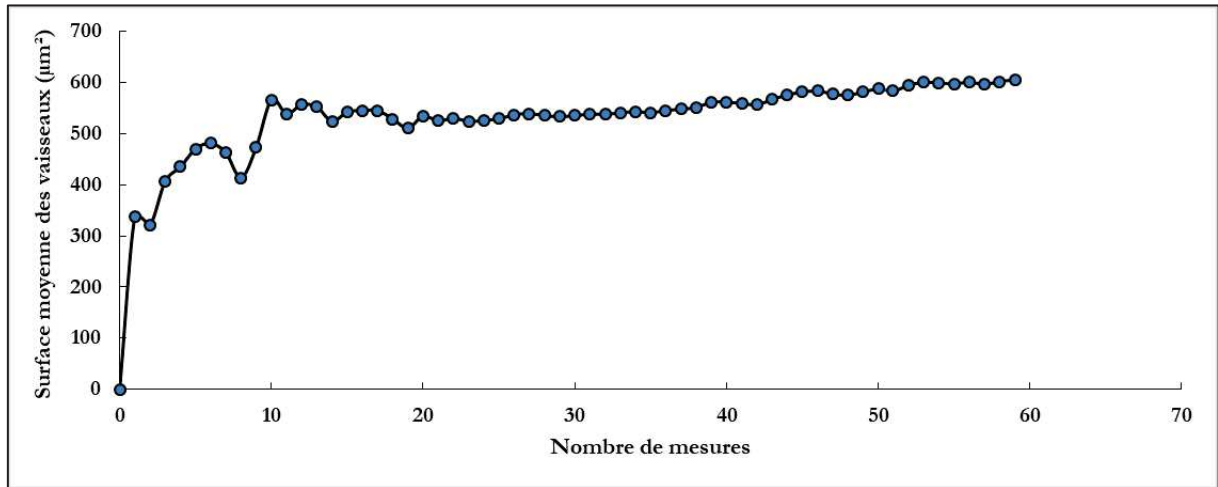


Figure 10A. Courbe de moyenne répétée du critère ‘Surface des vaisseaux’ en fonction du nombre de mesures.

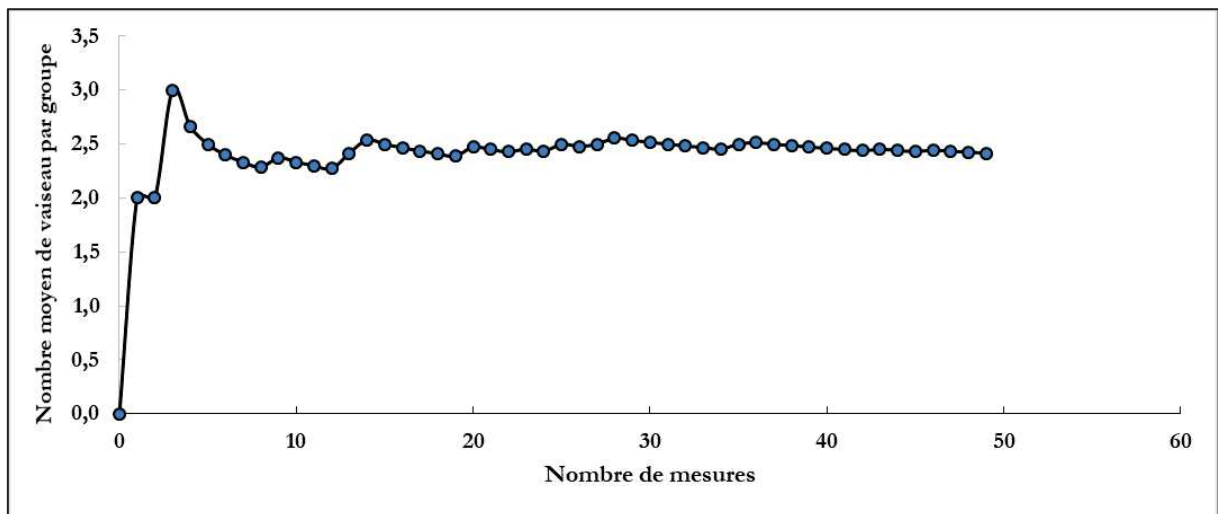


Figure 10B. Courbe de moyenne répétée du critère ‘Nombre de vaisseaux par groupe’ en fonction du nombre de mesures.

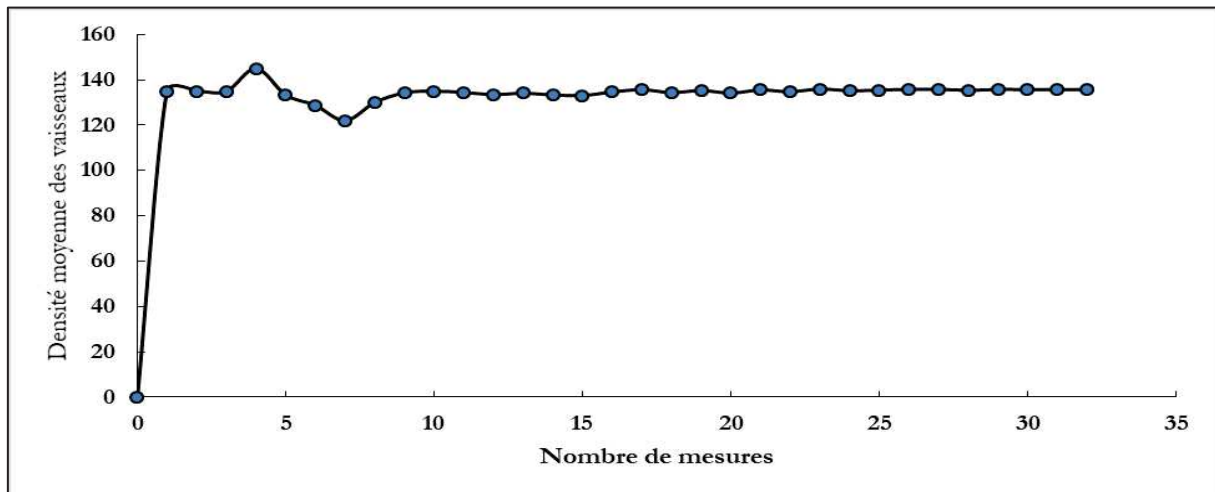


Figure 10C. Courbe de moyenne répétée du critère ‘Densité des vaisseaux’ en fonction du nombre de mesures.

Traitements statistiques des résultats : Les données des traits anatomiques sont traitées par des analyses statistiques multivariées (PCA, SMA, Modèles Linéaires) et des analyses inférentielles (t-test, Mann-Whitney, etc.) pour décrire la structure des données en fonction des gradients écologiques. Ces analyses ont également permis d’étudier la correspondance entre l’âge des individus, le fonctionnement hydraulique d’olivier sauvage et les variables écologiques. Les méthodes statistiques sont détaillées dans le chapitre 2.

Références bibliographiques

- Abrams P. (1995). Monotonic or unimodal diversity–productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019–2027.
- Ackerly D, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Randall Linder C, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, et al. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions? *Bioscience* 50: 979–995.
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217–225.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S. (2010b). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*. 24: 1192–1201.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, et al. (2010a). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.
- Alcántara JM, Rey PJ (2003). Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1168–1176.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AFA, Choat B, Jansen S. (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 5024–5029.
- Armas C, Rodriguez-Echeverria S, Pugnaire FI. (2011). A field test of the stress gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science* 22: 818–827.
- Arnan X, López BC, Martínez-Vilalta J et al (2012). The age of monumental olive trees (*Olea europaea*) in northeastern Spain. *Dendrochronologia* 30 (1):11–14.
- Ater M., Barbara H. & Kassout J. (2016). Importance des variétés locales, de l'oléastre et des pratiques traditionnelles de l'oléiculture dans la région de Chefchaouen (Nord du Maroc). In M. Ater, L. Essalouh, H. Ilbert, A. Moukhli & B Khadari (Eds.), L'Oléiculture au Maroc de la

préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques (pp. 109-121). Montpellier: CIHEAM – *Options Méditerranéennes A* (118).

Ater M., Hmimsa Y. (2013). Agrodiversité des agroécosystèmes traditionnels du pays Jbala (Rif, Maroc) et produits de terroirs. In Ilbert H., Tekelioglu Y., Çagatay S., Tozanli S. (eds.). Indications Géographiques, dynamiques socio-économiques et patrimoine bio-culturel en Turquie et dans les pays méditerranéens. Montpellier : CIHEAM. p. 197-208. *Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens*; n. 104.

Aumeeruddy-Thomas Y (2010). Des clones aux semis: domestication des arbres en méditerranée, un continuum entre nature et culture. Exemples de *Ficus carica* L., *Olea europaea* L. et *Castanea sativa* Mill. In Delhon, C., Théry Parisot, I., and Thiébault, S. (eds.), *Des Hommes et des plantes : exploitation du milieu et des ressources végétales de la préhistoire à nos jours.*; APDCA éditions, Antibes, pp 379–390.

Aumeeruddy-Thomas Y, Bailly A, Hmimsa Y, Alleaume S (2016). Grafted oleaster-olive agrosylvopastoral systems in Northern Morocco. In: Thiébault S, Moatti JP (eds) *The Mediterranean Region Under Climate Change. A scientific Update.*, Chapter 3, Local knowledge, Scientific knowledge and food security in the Mediterranean, coordinated by S. Thiébault and Y. Aumeeruddy-Thomas, Eds IRD. ALLENI, Paris, pp 381–394.

Aumeeruddy-Thomas Y, Moukhli A, Haouane H, Khadari B. (2017). Ongoing domestication and diversification in grafted olive–oleaster agroecosystems in Northern Morocco. *Regional Environmental Change* 17:1315–1328.

Aumeeruddy-Thomas Y., Hmimsa Y., Ater M. & Khadari, B. (2014). Beyond the divide between wild and domesticated: spaciality, domesticity and practices pertaining to fig (*Ficus carica* L.) and olive (*Olea europaea* L.) agroecosystems among Jbala communities in Northern Morocco. In A. Chevalier, E. Marinova, L. Peña-Chocarro (Eds.), *Plants and People. Choices and diversity through time* (pp. 191-197). Oxford: Oxbow Books (EARTH).

Bacelar EA, Correia CM, Moutinho-Pereira JM et al. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology* 24:233–239

Baldoni L, Tosti N, Ricciolini C, Belaj A, Arcioni S, Pannelli G, Germana MA, Mulas M, Porceddu A. (2006). Genetic structure of wild and cultivated olives in the Central Mediterranean Basin. *Ann Bot* 98:935–942.

Barazani O, Keren-Keiserman A, Westberg E, et al. (2016). Genetic variation of naturally growing olive trees in Israel: from abandoned groves to feral and wild? *BMC Plant Biology* 16: 261.

- Barazani O, Waitz Y, Tugendhaft Y, et al. (2017). Testing the potential significance of different scion/rootstock genotype combinations on the ecology of old cultivated olive trees in the southeast Mediterranean area. *BMC Ecology* 17: 3.
- Barazani O, Westberg E, Hanin N, et al. (2014). A comparative analysis of genetic variation in rootstocks and scions of old olive trees: a window into the history of olive cultivation practices and past genetic variation. *BMC Plant Biology* 14: 146.
- Barbéro M, Quézel P, Rivas-Martinez S. (1981). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*.311–412.
- Bartolini G, Prevost G, Messeri C, Carignani C. (2005). Olive germplasm: cultivars and world-wide collections. FAO/Plant Production and Protection, Rome. Available at: <http://www.apps3.fao.org/wiews/olive/oliv.jsp>
- Belaj A, León L, Satovic Z, De La Rosa R. (2011). Variability of wild olives (*Olea europaea* subsp. *europaeavar. sylvestris*) analyzed by agromorphological traits and SSR markers. *Scientia Horticulturae* 129: 561–569.
- Belyea L. R. & Lancaster J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86 : 402-416.
- Benabid A (1985). Les écosystèmes forestiers préforestiers et présteppeiques du Maroc: diversité, répartition biogéographique et problèmes posées par leur aménagement .For Méditerranéenne.VII:53–64.
- Benabid A. (1984). Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). *Trav. Inst. Se, série Botanique*, 34, 1-64.
- Benabid A. and Fennane M. (1994). Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14, 21-97.
- Bennett AC, McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira KJ. (2015). Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat Plants* 1: 15139.
- Bertness MD, Callaway RM. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191–193.
- Besnard G, Baradat P, Bervillé A (2001a). Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theor Appl Genet* 102:251–258.
- Besnard G, Baradat P, Chevalier D, Tagmount A, Bervillé A. (2001b). Genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.) revealed by RAPDs and RFLPs in the rRNA genes. *Genetic Resources and Crop Evolution* 48: 165-182.

- Besnard G, El Bakkali A, Haouane H, et al. (2013a). Population genetics of Mediterranean and Saharan olives: geographic patterns of differentiation and evidence for early-generations of admixture. *Annals of Botany* 112: 1293–1302.
- Besnard G, Khadari B, Navascués M, et al. (2013b). The complex history of the olive tree: from Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122833.
- Besnard G, Rubio de Casas R, Christin PA, Vargas P. (2009). Phylogenetics of *Olea* (Oleaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequences: tertiary climatic shifts and lineage differentiation times. *Annals of Botany* 104: 143–160.
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P. (2007). Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *J Biogeogr* 34:736–752.
- Besnard G, Terral J.-F., & Cornille, A. (2017). On the origins and domestication of the olive: A review and perspectives. *Annals of Botany*, 121, 385-403.
- Besnard G., Khadari B., Baradat, P. & Bervillé, A. (2002). *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theor. Appl. Genet*, 104: 1353-1361.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.Y., Boeuf G. (2010). The Mediterranean region: biological diversity through time and space. Oxford: Oxford University Press. 376 pp.
- Blonder B, Violle C, Enquist BJ. (2013). Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides* (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* 101: 981–989.
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 183–192.
- Bourgeon O., Pagnoux C., Mauné S., García Vargas E., Ivorra S., Bonhomme V., Ater M., Moukhli A., Terral J.-F. (2017). Olive tree varieties cultivated for the great Baetican oil trade between the 1st and the 4th centuries AD: morphometric analysis of olive stones from Las Delicias (Ecija, Province of Seville, Spain). *Vegetation History and Archaeobotany* 27, 3: 463–476.
- Braun-Blanquet J., 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde. 3^e éd., Springer, Wien-New York, 865 p. 27.
- Breton C., Tersac M. and A. Bervillé. (2006). Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive: several plio-pleistocene refuge zones in the

- Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J Biogeogr* 33(11):1916–1928.
- Brodribb TJ. (2009). Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci.* 177, 245–251.
- Brodribb TJ. (2017). Progressing from ‘functional’ to mechanistic traits. *New Phytologist* 215: 9–11.
- Brun J. P. (1986). L’oléiculture antique en Provence. Les huileries du département du Var, Revue archéologique de Narbonnaise, suppl. 15, Paris, Éditions du CNRS, 307 p.
- Brun J. P. (2004). Le vin et l’huile dans la Méditerranée antique. St Etienne (France): Ed Errance.
- Byars SG, Papst W, Hoffmann AA. (2007). Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61: 2925–2941.
- Calow P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*,1, 57–61.
- Carlquist, S., (1988). Comparative Wood Anatomy - Systemic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer Verlag, Berlin.
- Carrión J.S., Dupré M., Fumanal M.P. & Montes R. (1995). A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science*, 22, 355–367.
- Carrión Y, Ntinou M, Badal E. (2010). *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the Early-Middle Holocene. *Quat Sci Rev* 29:952–968.
- Chave J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4–16.
- Contento A, Ceccarelli M, Gelati MT, Maggini F, Baldoni L et al. (2002). Diversity of *Olea* genotypes and the origin of cultivated olives. *Theor Appl Genet* 104:1229–1238.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., et al. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11: 1065–1071.

Craine J.M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J. (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16: 563-574.

Cuevas J. and Polito V.S. (1997). Compatibility relationships in 'Manzanillo' olive. *Hort Science* 32: 1056-1058.

Dai A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3: 52–58.

de Bello F., Thuiller W., Leps J., Choler P., Clement J.C., Macek P., Sebastia M.T. & Lavorel S. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 475-486.

de Saporta G. (1873). Etudes sur la végétation du sud-est de la France à l'époque Tertiaire. Révision de la flore des Gypses d'Aix. *Annales des Sciences Naturelles de Paris* 17(Suppl. 1): 1–181.

Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.

Díaz S., Noy-Meir I. & Cabido M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.

Dixon HH, Joly J. (1894). On the ascent of sap. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B* 186: 563-576.

Durand A. (2007). Statuts pour l'olivier au Moyen Age : le regard des agronomes. In : Durand A. (éd.). *Plantes exploitées, plantes cultivées : cultures, techniques et discours. Etudes offertes à Georges Comet*. Aix-en-Provence : PUP. p.47-62. (Cahier d'Histoire des Techniques, n. 6).

Díez CM, Trujillo I, Martínez-Uriroz N, et al. (2015). Olive domestication and diversification in the Mediterranean basin. *New Phytologist* 206: 436–447.

Ellstrand, N. C. (2003). *Dangerous liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives*. Johns Hopkins University Press, Baltimore; USA. 244 pp.

Elton, C. (2001). *Animal ecology*. University of Chicago Press.

Fajardo A, Piper FI. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189: 259–271.

- Fennane M. (1988). Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. *Bull l'Institut Sci Rabat*. 12:99–148.
- Figueiral I, Terral JF. (2002). Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 21: 549–558.
- Food, Agriculture Organization of the United Nations Statistical Database (FAOSTAT), FAOSTAT (2012). Production statistics of crops, Online database, <http://www.faostat.fao.org/>.
- Foucault B. (de), 1986. La phytosociologie sigmatiste : une morphophysique. Lille, 147 p.
- Garcia-Verdugo C, D. Forrest A, Balaguer L, Fay MC, Vargas P. (2010). Parallel evolution of insular *Olea europaea* subspecies based on geographical structuring of plastid DNA variation and phenotypic similarity in leaf traits. *Bot. J. Linn. Soc.* 162, 54.
- Garnier E, Navas M-L. (2012a). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron Sustain Dev*. 32: 365–399.
- Garnier E., & Navas M.-L. (2012b). Diversité fonctionnelle des plantes. de boeck Editions.
- Gates DM. (1980). Biophysical Ecology. New York: Springer-Verlag.
- Géhu J.M., 1992. Réflexions sur les fondements syntaxonomiques nécessaires à une synthèse des végétations à l'échelle du continent européen et esquisse d'un synsystème dans l'optique de la phytosociologie Braun-Blanqueto-Tüxenienne. Ebauche de synsystème pour la France. *Annali di Botanica*, 1, 131-147.
- Green P. S. and Wickens G. E. (1989). The *Olea europaea* complex. The Davis & Hedge Festschrift, ed. Kit an. Edinburgh University press, pp. 287-299.
- Green PS. (2002). A revision of *Olea*. (Oleaceae). *Kew Bull* 2002; 57 : 91-140.
- Grime J.P. & Pierce S. (2012). The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Grime JP. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242: 344–347.
- Grime JP. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grime JP. (1977). Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1169-1194.
- Grime JP. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.

Grime JP. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd edn. Chichester: Wiley.

Grime JP., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259–281.

Gross N, Börger L, Soriano-Morales SI, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero JL, García-Gómez M, Valencia-Gómez E, Maestre FT. (2013). Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*. 101:637–649.

Grubb PJ. (2016). Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecology & Diversity* 9: 3–33.

Guinochet M., 1973. *La phytosociologie*. Collection d'écologie I. Masson éd., Paris, 227 p.

Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689–701.

Hacke UG., Stiller V., Sperry J.S., Pittermann J. & McCulloh, K.A. (2001). Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol*, 125, 779–786.

Hajek P, Kurjak D, von Wühlisch G, Delzon S, Schuldt B. (2016). Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in Plant Science* 7: 1–14.

Haouane H., El Bakkali A., Moukhli A., Tollon C., Santoni S., Oukabli A., El Modafar C., Khadari B. (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* 39:1083-94.

Herrera C. M. (2009). *Multiplicity in unity : plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press.

Herrera C. M., Medrano, M., & Bazaga, P. (2015). Continuous within-plant variation as a source of intraspecific functional diversity: patterns, magnitude, and genetic correlates of leaf variability in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 102(2), 225–232.

Hmimsa Y and Ater M. (2008). Agrodiversity in the traditional agrosystems of the Rif Mountains (north of Morocco). *Biodiversity: Journal of life on earth* 9: 78–81.

Hochberg U, Rockwell FE, Holbrook NM, Cochard H. (2018). Iso/anisohydry: a plant–environment interaction rather than a simple hydraulic trait. *Trends in Plant Science* 23: 112–120.

Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP. (1999). Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282–294.

Hu Y-K, Pan X, Liu G-F, Li W-B, Dai W-H, Tang S-L, Zhang Y-L, Xiao T, Chen L-Y, Xiong W, et al. (2015). Novel evidence for within-species leaf economics spectrum at multiple spatial scales. *Frontiers in Plant Science* 6: 1–9.

Hubbell S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.

Hutchinson G. (1957). The multivariate niche. Cold Spr. Harb. Symp. *Quantitative Biology*.

IPCC. (2007) IPCC Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment. In: (ed. Press CU). Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, UK.

IPCC. (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. In: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.-K., Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M. (Eds.), A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, p. 582.

IPCC. (2013). IPCC Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

IPCC. (2014). IPCC Climate Change: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II, and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

Jakobsson A. & Eriksson O. (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88, 494-502.

Janick J. (2005). The origins of fruits, fruit growing and fruitbreeding. *Plant Breeding Review* 25, pp. 255-321.

Janick J. and Paull R. E. (2008). The encyclopedia of fruit and nuts. CAB International, Wallingford, UK.

- Joshi J, Schmid B, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Good J, Harris R, Hector A, Huss-Danell K, Jumpponen A, Minns A, et al. (2001). Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4: 536–544.
- Kaniewski D, Van Campo E, Boiy T, Terral JF, Khadari B, Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidences from the Middle East. *Biological Reviews* 87: 885–899.
- Kassout J., Terral J.-F., Hodgson J. & Ater, M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE* 14(7): e0219908.
- Kattge J, Diaz S, Lavorel S, et al. (2011). TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.
- Keddy P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- 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 Genet Genomes* 4:213–221.
- Khadari B, El Bakkali A. (2018). Primary Selection and Secondary Diversification: Two Key Processes in the History of Olive Domestication. *International Journal of Agronomy*, Hindawi, 18: 1-9.
- Khadari B. (2005). Domestication et flux de gènes chez une espèce méditerranéenne, ligneuse et pérenne, l'Olivier, *Olea europaea* L. Thèse de l'Université Abdelmalek Essaadi, Faculté des Sciences. Tetouan, 529p.
- Kislev M.E. Nadel D. and I. Carmi. (1992). Epipalaeolithic (19.000BP) cereal and fruit diet at Ohalo II, Sea of Galilee, Israel. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73, 161-166.
- Klein T, Zeppel MJB, Anderegg WRL, et al. (2018). Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research* 33: 839–855.
- Kooyers NJ. (2015). The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant science: an international journal of experimental plant biology* 234: 155–62.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J. (2014). Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia* 175: 1337–1348.

- Lambers H. (2008). Plant water relations. In: Lambers H, Chapin FS, Pons TL eds. Plant physiological ecology. New York: Springer, 163–224.
- Lamy JB, Delzon S, Bouche PS, Alia R, Vendramin GG, Cochard H, Plomion C. (2014). Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist* 201: 874–886.
- Larter M, Pfautsch S, Domec J-C, et al. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callistris*. *New Phytologist* 215: 97, 112.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C, Urcelay C. (2007). Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Diane E. Pataki LFP, ed. Terrestrial Ecosystems in a Changing World. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 149–164.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556.
- Lewington A and Parker E. (1999). Ancient trees. Trees that live for a thousand years. Collins & Brown, London.
- Lloret F., Escudero A., Maria Iriondo, J., Martinez-Vilalta, J., Valladares, F. (2012). Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Glob. Change Biol.* 18, 797–805.
- Lortie C. J., R. W. Brooker P. Choler Z. Kikvidze R. Michalet F. I. Pugnaire and R. M. Callaway. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433-438.
- Loumou A, Giourga C. (2003). Olive groves: “The life and identity of the mediterranean”. *Agric Hum Values* 20:87–95.
- Lumaret R., Ouazzani N., Michaud H., Vivier G., Deguilloux M.-F. and F. Di Giusto. (2004). Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343–351.
- Mabry C.M. & Fraterrigo J.M. (2009). Species traits as generalized predictors of forest community response to human disturbance. *Forest Ecology and Management* 257: 723-730.
- MacArthur R. H , and Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The american naturalist* 101:377-385.
- Madani N, Kimball JS, Ballantyne AP, et al. (2018). Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Scientific Reports* 8: 2870.

- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C et al. (2012). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214–218.
- Magdelaine J. and J. C. Ottaviani. (1984). L'occupation pre et proto historique de l'Abri de Scaffa Piana près de Saint Florent. Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse. 647 :39-48.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- MAPM (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche Maritime). (2008). Plan Maroc vert. Rabat : MAPM. 32 p.
- Martínez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herrero A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nolè A, Poyatos R, et al. (2009). Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184: 353–364.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., and Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.
- Médail F, Quézel P, Besnard G, Khadari B. (2001). Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. subsp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas et al. a relictual olive tree from South West Morocco. *Bot J Linn Soc* 137:249–266.
- Médail F. & Quézel P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84,112–127.
- Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martínez-Vilalta J, Hölttä T. (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist* 208: 396–409.
- Merilä J., Hendry A.P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7: 1-14.
- Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, Violle C, Enquist BJ. (2017). Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* 105: 1775-1790.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Michaletz ST, Weiser MD, Zhou J, Kaspari M, Helliker BR, Enquist BJ. (2015). Plant thermoregulation: energetics, trait-environment interactions, and carbon economics. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 714–724.

- Migliore J, Baumel A, Juin M, Médail F. (2012). From Mediterranean shores to central Saharan mountains: key phylogeographical insights from the genus *Myrtus*. *Journal of Biogeography* 39: 942–956.
- Moran EV, Hartig F, Bell DM. (2016). Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* 22: 137–150.
- Moritz C. & Agudo R. (2013). The future of species under climate change: resilience or decline? *Science* 341, 504–8.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navas M-L, Violle C. (2009). Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecol* 10:131–137.
- Newton C, Lorre C, Sauvage C, Ivorra S, Terral JF. (2014). On the origins and spread of *Olea europaea* L. (olive) domestication: evidence for shape ariation of olive stones at Ugarit, Late Bronze Age, Syria: a window on the Mediterranean basin and on the westward diffusion of olive varieties. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 567–575.
- Newton C, Terral JF, Ivorra S. (2006). The Egyptian olive (*Olea europaea* subsp. *europaea*) in the later first millennium BC: origins and history using the morphometric analysis of olive stones. *Antiquity* 80: 405–414.
- Niinemets Ü. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist* 205: 79–96.
- Palamarev E. (1989). Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean schlerophyll dendroflora. *Plant Syst Evol.* 162: 93107.
- Parmesan C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669.
- Pereira H. M. et al. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–501.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444–457.

- Pignatti S., 2000. La phytosociologie braun-blanquetiste et ses perspectives. Coll. Phytos., XXVII, Données de la phytosociologie sigmatiste, Bailleul, 1997, 1-15.
- Pons A., and Quézel P. (1985). The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In Gomez-Campo, C. (ed.), Plant Conservation in the Mediterranean area, Dr. W. Junk, Dordrecht, pp. 25 – 43.
- Pontes L. da S., Soussana J.-F., Louault F., Andueza D. & Carrère P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21: 844-853.
- Pritsa TS, Voyiatzis DG, Voyiatzi CJ, Sotiriou MS. (2003). Evaluation of vegetative growth traits and their relation to time to first flowering of olive seedlings. *Austr J Agric Res* 54:371–376.
- Quézel P. & Médail F. (2003). Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p.
- Rameau J.C., 1987. Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France. Thèse Doct. ès Sc. Nat., Univ. de Besançon, 344 p.
- Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M. & Walters M.B. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, et al. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969.
- Reich PB. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Rhizopoulou S. (2007). *Olea europaea* L. A Botanical Contribution to Culture. *Am J Agric Environ Sci.* 2: 382–387.
- Rivas-Martínez, S. (1987). Memoria y mapas de series de vegetación de España. 1:400.000.
- Rodríguez-Sánchez F, Guzmán B, Valido A, Vargas P, Arroyo J. (2009). Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus* L., Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography* 36: 1270–1281.
- Rosenfeld, J. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162.

Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, et al. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528: 119–122.

Rubio de Casas R, Besnard G, Schönswetter P, Balaguer L, Vargas P. (2006). Extensive gene flow blurs phylogeographic but not phylogenetic signal in *Olea europaea* L. *Theoretical and Applied Genetics* 113:575–583.

Rugini E, Baldoni L, Muleo R, Sebastiani L. (2016). The olive tree genome. Springer International Publishing AG.

Rugini E., Pannelli, G., Ceccarelli, M. and Muganu M. (1996). Isolation of triploid and tetraploid olive (*Olea europaea* L.) plants from mixoploid cv Frantoio and Leccino mutants by in vivo and in vitro selection. *Plant Breed.* 115:23-27.

Sack L, Ball MC, Brodersen C, et al. (2016). Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function. *Plant Cell and Environment* 39: 2085–2094.

Sala O.E., Chapin F.S.I., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo, R., HuberSanwald, E., Hueneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.

Settele J, Scholes R, Brando P, Chini LP, Zealand N, France FC. (2014). Terrestrial and Inland Water Systems. In CB Field, VR Barros, D D.J., KJ Mach, MD Mastrandrea, TE Bilir, M Chatterjee, KL Ebi, YO Estrada, RC Genova, et al., eds, Clim. Chang. Impacts, Adapt. Vulnerability. Part A Glob. Sect. Asp. Contrib. Work. Gr. II to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp 271–359.

Shiple B, De Bello F, Cornelissen JHC, et al. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.

Shiple B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535–541.

Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso M V., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.

Skelton RP, West AG, Dawson TE. (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 5744–9.

Soliveres S, Smit C, Maestre FT. (2015). Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biological Reviews* 90: 297–313.

Spennemann, D. H. R. and Allen L.R. (2000). Feral olives (*Olea europaea*) as future woody weeds in Australia: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 40 (6):889-901.

Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment* 31: 632–645.

Steppe K, Sterck F, Deslauries A. (2015). Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. *Trends Plant Sci*. 20(6):335-43.

Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor MM, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM. (2013). IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Suc JP. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429–432.

Taïqui L, Bensalah H, Seval E. (2009). La conservation des sites naturels sacrés au Maroc: est-elle incompatible avec le développement socio-économique?. *MEDITERRANEA, Serie de Estudios Biologicos*, 20.

Taudiere A. (2013). Co Coexistence des espèces et variations des traits intra et interspécifiques : le cas de communautés d'arbres tropicaux en Guyane. Rapport de stage M2 EGB. Universités de Montpellier2, France. 41p.

Terral J.-F. & Arnold-Simard G. (1996). Beginnings of olive cultivation in Eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quaternary Research*, 46, 176-185.

Terral J.-F. & Durand A. (2006). Bio-archaeological evidence of olive tree (*Olea europaea* L.) irrigation during the Middle Ages in Southern France and North Eastern Spain. *J. Archaeol. Sci.* 33, 718-724.

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. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 153, 71-92.

Terral J.-F. (1997a). Début de la domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale, mise en évidence par l'analyse morphométrique appliquée à du matériel anthracologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324 (5), 417-425.

- Terral J.-F. (1997b). La domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale: Approche morphométrique et implications paléoclimatiques. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2, 2vol.
- Terral J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 27, 127-133.
- Terral J.-F., Alonso N., Buxo R., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marinval P., Perez G., Pradat B. & Alibert P. (2004a). Historical Biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to Biological and Archaeological material. *Journal of Biogeography* 31: 63-77.
- Terral J.-F., Badal E., Heinz C., Roiron P., Thiébault, S. & Figueiral, I. (2004b). A hydraulic conductivity model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, 85 (11), 3158-3165.
- Tilman D. (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. (No. 26). Princeton University Press.
- Tyree MT, Zimmermann MH. (2002). Xylem structure and the ascent of sap. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Science & Business Media.
- Valencia-Gomez E, Maestre FT. (2013). Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 101: 637–649.
- Valladares F. (2008). A mechanistic view of the capacity of forest to cope with climate change. In: Bravo, F., Le May, V., Jandl, R., von Gadow, K. (Eds.), *Managing Forest Ecosystems: the Challenge of Climate Change*. Springer Verlag, Berlin.
- Vargas P, Munoz Garmendia F, Hess J, Kadereit JW. (2001). *Olea europaea* subsp. *guanchica* and subsp. *maroccana* (Oleaceae), two new names for olive tree relatives. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58: 360–361.
- Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. (2012). A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* 15: 1149–1157.
- Vellend M. (2001). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12, 545-552.
- Villemur P., Musho U. S., Delmas J. M., Maamar M and Ouksili A. (1984). Contribution à l'étude de la biologie florale de l'olivier (*Olea europaea* L.) : stérilité mâle, flux pollinique et période effective de pollinisation. *Fruits*, 39, 467–473.

- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 244–252.
- Violle C, Navas ML, Vile D, et al. 2007. Let the concept of trait be functional! 116: 882–892.
- Vitousek P. M., H. A. Mooney J. Lubchenco, and J. M. Melillo. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277:494–499.
- Vogiatzakis IN, Mannion AM, Griffiths GH. (2006). Mediterranean ecosystems: problems and tools for conservation. *Progress in Physical Geography* 30: 175–200.
- Volaire F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology* 24: 2929–2938.
- Vose R.S. et al., (2012). NOAA's merged land-ocean surface temperature analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93(11), 1677–1685.
- Weiher E., & Keddy P. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 323-335.
- Weiher E., Clarke G.D.P., & Keddy P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Veski PA, Wright IJ. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Westoby M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducousso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H. (2011). Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31: 1175–1182.
- Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falster D.S., Garnier E., Hikosaka K. et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166, 485–496.
- Wuebbles D. J., D. R. Easterling, K. Hayhoe, T. Knutson, R. E. Kopp, J. P. Kossin, K. E. Kunkel, A. N. LeGrande, C. Mears, W. V. Sweet, P. C. Taylor, R. S. Vose, and M. F. Wehner (2017). Our Globally Changing Climate. Climate Science Special Report: Fourth National Climate Assessment, Volume I. Wuebbles, D. J., D. W. Fahey, K. A. Hibbard, D. J. Dokken,

B. C. Stewart, and T. K. Maycock, Eds., U.S. Global Change Research Program, Washington, DC, USA, 35–72.

Zohary D, Hopf M, Weiss E. (2012). Domestication of plants in the Old World: the origin and spread of cultivated plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. Oxford: Oxford University Press.

Zohary D. and Spiegel-Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the old world, *Science*, 187: 319-327.

CHAPITRE 1

Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured



Oléastre avec un DBH (diameter at the breast hieght) de 2,4m, Tlat Taghramt méditerranéenne, nord du Maroc (Photos : H. M'hammed).

Résumé


L'étude de la variation des traits fonctionnels a permis de mettre en évidence un ensemble de compromis permettant d'identifier des groupes fonctionnels, particulièrement en fonction de l'utilisation de ressources. Ainsi, l'intérêt croissant de l'étude et l'évaluation de la variabilité intraspécifique des traits a incité à l'intégration de cette composante de variabilité dans les études d'écologie fonctionnelle pour une meilleure compréhension des stratégies adaptatives des plantes. D'autre part, les études en relation avec la réponse aux facteurs climatiques ont généralement focalisé sur des traits de type 'mécanistes' le plus souvent physiologiques ou écophysiologicals avec un lien clair « effet/réponse » plutôt que des traits véritablement 'fonctionnels' mais dont ce lien est moins évident. Ainsi, les stratégies des plantes intègrent à la fois des réponses de traits mécanistes et fonctionnels en réponse aux variations des conditions climatiques.

Ce chapitre est consacré à l'étude de la variabilité intraspécifique des traits foliaires de l'oléastre (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris*) et de leur réponse aux conditions climatiques. L'étude a été réalisée le long d'un transect latitudinal nord-sud sur plus de 600 km qui englobe une large aire de répartition de l'oléastre et de multiples types d'habitats et de communautés végétal, ainsi de bioclimats. Dans ce travail nous avons adopté un dispositif d'échantillonnage hiérarchisé selon trois niveaux : (i) niveau inter-population qui englobe les 19 populations échantillonnées, (ii) le niveau intra-population qui regroupe les 10 arbres échantillonnés dans chaque population et (iii) le niveau intra-individu qui regroupe les 30 feuilles échantillonnées à l'échelle de l'arbre. Les feuilles ont été échantillonnées suivant des protocoles standardisés. Ainsi, quinze traits foliaires ont été mesurés correspondant à (i) des traits écophysiologicals, (ii) des traits morphologiques de taille et de forme des feuilles (iii) des traits d'allocation de ressources et iv) des traits relatifs à la taille des arbres. L'analyse de la variation des traits étudiés a permis de montrer l'existence de deux principaux axes de variation (PCA1 et PCA2), le premier lié à la taille des arbres et le deuxième représente le spectre économique foliaire (LES). Ainsi, l'analyse de corrélation entre les traits supporte l'existence de ce spectre avec un compromis entre traits facilitant l'acquisition et des traits caractérisant la conservation de ressources. Ces résultats reflètent un continuum de stratégies d'exploitation des ressources en disponibilité chez l'oléastre. Cependant, et contrairement à nos prédictions, ces deux dimensions ne sont pas corrélées avec le climat. Toutefois, une troisième dimension liée aux

traits écophysiologicals est corrélée à l'altitude et à l'aridité. Ces résultats montrent que chez l'oléastre, les traits 'mécanistes' sont des traits clés pour comprendre les mécanismes adaptatifs face aux changements climatiques. D'autre part, la quantification de la variabilité intraspécifique, selon les niveaux hiérarchiques étudiés, nous a permis de mettre en évidence une variabilité importante structurée en fonction des niveaux spatiaux étudiés et du rôle fonctionnel de traits. Les résultats montrent que les traits répondant aux gradients environnementaux selon leur rôle fonctionnel, par exemple les traits écophysiologicals, montrent une variabilité au gradient régional entre population, alors que les traits d'allocation de ressources sont plus variables à l'échelle locale de la population. Nous concluons que pour l'oléastre, espèce à croissance lente, les traits mécanistes jouent un rôle clé dans les mécanismes de réponses aux variations climatiques. L'utilisation combinée des traits fonctionnels et mécanistiques fournit le meilleur moyen pour améliorer notre compréhension des impacts des changements globaux sur les performances des espèces de plantes.

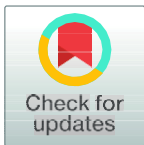
RESEARCH ARTICLE

Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured

Jalal Kassout^{1,2,3}, Jean-Frederic Terral^{2,3}, John G. Hodgson^{4,5}, Mohammed ^{1,2*}

1 Equipe bio-Agrodiversité, Laboratoire Botanique Appliquée, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan, Morocco, **2** Associated International Laboratory EVOLEA, INEE-CNRS- CNRST, Montpellier, France, **3** Institut des Sciences de l'Evolution, CNRS, IRD, EPHE, Equipe Dynamique de la Biodiversité, Anthro-Ecologie, Université de Montpellier, Montpellier, France, **4** Unit of Comparative Plant Ecology, University of Sheffield, Sheffield, United Kingdom, **5** School of Archaeology, University of Oxford, Oxford, United Kingdom

* mohammed.ater@gmail.com



OPEN ACCESS

Citation: Kassout J, Terral J-F, Hodgson JG, Ater M (2019) Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. PLoS ONE 14(7): e0219908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908>

Editor: Khawaja Shafique Ahmad, University of Poonch Rawalakot, PAKISTAN

Received: March 8, 2019

Accepted: July 4, 2019

Published: July 17, 2019

Copyright: ©2019 Kassout et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the manuscript and its Supporting Information files.

Funding: This research was supported by EcoGenOlea (2015-2017), Toubkal grants (15/04, n°32525WH) and the Moroccan Excellency research grants (024UAE2014).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

Climate-related studies have generally focussed upon physiologically well-defined 'mechanistic' traits rather than 'functional' ones relating indirectly to resource capture. Nevertheless, field responses to climate are likely to typically include both 'mechanistic' specialization to climatic extremes and 'functional' strategies that optimize resource acquisition during less climatically-severe periods. Here, this hypothesis was tested. Seventeen traits (six 'functional', six 'mechanistic' and five 'intermediate') were measured from 19 populations of oleaster (wild olive) along a climatic gradient in Morocco. Principal components analysis of the trait dataset identified size and the 'worldwide leaf economics spectrum' as PCA axes 1 and 2. However, contrary to our prediction, these axes, and commonly-measured 'functional' traits, were little correlated with climate. Instead, PCA 3, perhaps relating to water-use and succulence, together stomatal density, specific leaf water content and leaf shape, patterned with altitude, aridity, rainfall and temperature. We concluded that, at least for slow-growing species, such as oleaster, 'mechanistic' traits are key to identifying mechanisms of climatic restriction. Meaningful collaboration between 'mechanistic' and 'functional' disciplines provides the best way of improving our understanding of the global impacts of climate change on species distribution and performance.

Introduction

There is a long tradition of studying characteristics of the plant phenotype (traits) that determine how plants respond to environmental factors [1,2]. The measurement of functional (adaptive) traits along environmental gradients has led to the identification of recurrent syndromes of co-occurring plant functional traits or 'plant functional types' particularly in

relation to resource capture and allocation. These ‘plant functional types’, are a consequence of trade-offs, where traits that facilitate the exploitation of one environment simultaneously reduce fitness in another and, for many, their functional significance is underpinned by ecological theory. In this context, arguably the most fundamental and over-arching set of ecological rules relating plant performance to the environment is provided by CSR strategy theory [3,4]. CSR strategy theory defines two groups of environmental factors that vitally impact upon plant performance. The first, stress (S), includes factors that restrict plant production, particularly mineral nutrients. Other stress factors include suboptimal temperatures and a shortage of light or water. The second group, disturbance (R), results in the destruction of already-produced plant biomass, promoting ruderal growth. Disturbance may result both from the impacts of land use and from extreme climatic events. Where, stress and disturbance are both low, the distribution of species is determined by a third factor, between-plant competition (C). Nevertheless, to date, the use of functional traits has concentrated upon just two areas within strategy theory. The first is the ‘worldwide leaf economics spectrum’, a major factor within stress sensu Grime [3]. This separates species of fertile habitats from those of unproductive ones [5,6]. It is defined both within the classical definition of relative growth rate by Evans [7] and by a fundamental trade-off in leaves between the rapid acquisition of nutrients and the conservation of resources within well-protected tissues [8–11]. The second much-studied topic within strategy theory is plant size. The expression of size is a complex function of the qualitative and temporal opportunities for growth controlled by environmental factors and by interactions with other plants (i.e. combinations of competition, disturbance and stress; Grime [1]). As a consequence of this choice of traits, global meta-analysis within mainstream trait-based plant ecology [12,13] simply identify the ‘worldwide leaf economics spectrum’ and plant size as the two key axes of specialization. Nevertheless, studies of this type, often called ‘trait-based plant ecology’, have been advanced as a key discipline for understanding and advising upon global processes of ecosystem change [6]. A great strength of trait-based plant ecology is that the attributes routinely targeted can be both of ecological significance and easily measured. Numerous species, or even whole floras can be easily categorized with respect to many contrasted ecological dimensions. Moreover, the approach has already been used to compile large and varied trait databases [14]. Encouragingly for the future, many additional traits are available for study [2] and their use may further broaden the scope and utility of trait-based plant ecology.

Intraspecific variation in trait expression—small changes with large impacts?

To date trait-based plant ecology has primarily focused upon interspecific comparisons [5,15]. In contrast, intraspecific traits, while often equally ecologically significant, have remained comparatively neglected [16–19]. This is unfortunate. As in interspecific comparisons, intraspecific traits frequently pattern instructively along environmental gradients [20,21]. Moreover, intraspecific differences may equal or even exceed those from interspecific studies [22,23]. They are also potentially relevant to climate studies (e.g. tolerance of water stress [24]) as well as, to more general investigations of species coexistence and distribution [25]. These similarities with studies of interspecific traits do not, however, by themselves make a strong case for more intraspecific investigations. However, additionally, and importantly, not all species have the same ecological impact. Amongst, those of greatest ecological significance are canopy dominants, sometimes called ‘ecosystem engineers’ [26,27]. These species monopolize primary resources and, as a result, have a major impact on the ecological functioning of the whole community [26,27]. In order to accommodate these and similar species, we, like Fajardo

and Piper [21], Bolnick et al. [17], Albert et al. [28], Laforest-Lapointe et al. [29], Moran et al. [30], Shipley et al. [31], believe that change is needed. An intraspecific dimension should be routinely factored into global models.

Studying climate—a methodological dilemma

Despite its long-appreciated importance [32], our capacity to predict the potential impacts of climate change upon the world's flora remains constrained by problems of ecological complexity [33–35]. Moreover, within the context of climate studies the 'functional trait' approach described above has so far failed to identify and quantify mechanisms of climatic restriction. The most highly-cited paper [36] simply asks the important but preliminary question 'Which is the better predictor of plant traits, temperature or precipitation?' More recently, global correlations between traits and climatic variables have also been used to predict possible impacts of climate change on biomass yield [37]. In contrast, an alternative overtly ecophysiological approach has greatly increased our understanding of the impacts of climate on plant performance and survival. Through experimentation, syndromes of 'mechanistic' traits conferring tolerance of defined climatic factors have been identified with their function directly interpreted in terms of physics and chemistry. For example, thermal response time of the leaf to changes in surface energy fluxes has been recognized as a major component of physiological tolerance to drought [38,39]. Thermal response time is critical to leaf carbon economics and is defined by leaf traits such as dry matter mass, water mass, specific heat capacity, surface area, width, shape and stomatal density [39]. Similarly, the characteristics of the plant's hydraulic system additionally regulate response to climate [40,41]. Here, key traits include leaf water potential at turgor-loss point, plant hydraulic conductance or xylem vulnerability [42–44] and, more generally, root architecture [45,46]. Furthermore, encouragingly, Brodribb [47] outlines how simple 'mechanistic' traits identified in ecophysiological studies define hydraulic physiology and may be used to explain and predict climatic restriction due to drought.

The contrast between the relatively climatically ineffectual 'functional' traits and the more ecophysiological insightful 'mechanistic' traits has catalysed a debate as to how best to advance our understanding of plant-climate interactions [47]. Provocatively, Brodribb writes: 'By 'mechanistic' traits, I mean traits whose function can be clearly physiologically defined, as opposed to the more abstract 'functional' traits, such as leaf mass per area (LMA, also known as specific leaf area (SLA)), that have been used to great effect in explaining plant economics over the last 15 years [5]'. Brodribb's subdivision has been re-enforced by Volaire [48]. Volaire separates 'mechanistic' traits as physiological strategies relating to one dominant environmental factor and studied explicitly over short timescales from 'functional' traits with ecological strategies relating to multi-environmental factors and studied implicitly over long timescales. However, this debate ignores a key point. 'Mechanistic' studies are time-consuming and most include few species. They provide precision in measurement but the general significance of each mechanism at a global scale is more difficult to study because inevitably datasets are small. In contrast, as outlined above, the 'functional trait' approach can quickly generate large datasets for whole floras with each species defined in many contrasted ecological dimensions. As in other comparative approaches the 'functional trait' approach has a strong potential for generality. 'The collection and comparison of standardized information follows closely the philosophies prevailing in the physical sciences. Perhaps the most obvious of these is the role played by the Periodic Table of the Elements in classifying, analysing, and even predicting, the structure and properties of chemical elements and compounds' [49]. Why has the 'functional trait' approach had so little impact on understanding the role of climate on plant distribution? The failure appears to stem from the consistent use of a restricted and 'climatically

inappropriate' set of traits. Traits linked to 'mechanistic' climate-related studies are conspicuously absent from 'functional' analyses both in studies describing general global patterns of specialization [12,13] and in those with a more climatic focus [36,37]. A plethora of potentially important climate-related traits still require further investigation. With interdisciplinary collaboration, the 'functional trait' approach has the potential to add important elements of generality and utility to the current pioneering 'mechanistic' studies . . . provided, of course, that suitable, easily- and rapidly-measurable traits can be borrowed from the existing raft of 'mechanistic' studies.

Objectives

Our trait-based study will focus upon climate and, in particular, oleaster, or wild olive, growing along a climatic gradient in Mediterranean Morocco. Both species and region are of climatic relevance and interest. Climate change is predicted to increase the geographical range of the olive [50]. Equally, the Mediterranean region is both a biodiversity hotspot [51] and under severe threat from climate change [52,53]. Specifically, variation in trait expression will be explored between and within nineteen populations of oleaster from climatically-contrasted habitats. The traits to be measured fall into two groups. The first group comprises 'functional traits', attributes that identify the 'worldwide leaf economics spectrum' and plant size. These traits are essentially those routinely measured in 'functional' studies. The second group includes 'mechanistic' traits linked to climate by physiological studies but not currently used in most 'functional trait' studies. Of necessity, we will concentrate attention on 'mechanistic' traits that may be measured rapidly. We shall assess both individually and in combination, which traits pattern more exactly with climatic variables, (a) 'functional' or (b) 'ecophysiological' traits. In this context, we suggest that field responses to climate has two components (Fig 1). First, 'functional' strategies relating to the 'leaf economics spectrum' may be expected to optimize resource acquisition and growth during less climatically-severe periods. Secondly, 'mechanistic' strategies involving 'ecophysiological traits' linked to climate by physiological studies will confer tolerance of climatic extremes. Since oleaster is both slow-growing and long-lived tree, survival of climatic extremes will be key. Accordingly, our specific hypothesis is that, for oleaster, 'ecophysiological traits' little-used in trait-based plant ecology will pattern with climatic variables more effectively than commonly-used 'functional traits'. More generally, we suspect that 'functional' trait-based plant ecology will have little impact on climate change research until it routinely includes a 'mechanistic' dimension to its trait measurements and analyses.

Materials and methods

Study species

Oleaster (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Miller) Lehr) is the wild progenitor of the Mediterranean cultivated olive (*Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *europaea*) (Besnard et al. [54] for review). It is an evergreen, sclerophyllous, long-lived wind-pollinated tree [55–59]. Oleaster is a characteristic component of the natural Mediterranean vegetation [60,61] and its presence may be traced back to at least the last glacial period [61–63]. It is considered a bio-indicator of the Mediterranean climate [61,64–67] and arguably the most emblematic and iconic tree of the Mediterranean Basin [54]. In Morocco climax vegetation with oleaster extends over several Mediterranean bioclimates from humid to arid along a north-south latitudinal gradient and oleaster appears eliminated mainly by the cold (maximum altitude between 1000 and 1600 m) and extreme aridity [55]. Because of its importance, (a) in climate studies, as a bio-indicator, and (b) in studies of ecosystem function, as a major

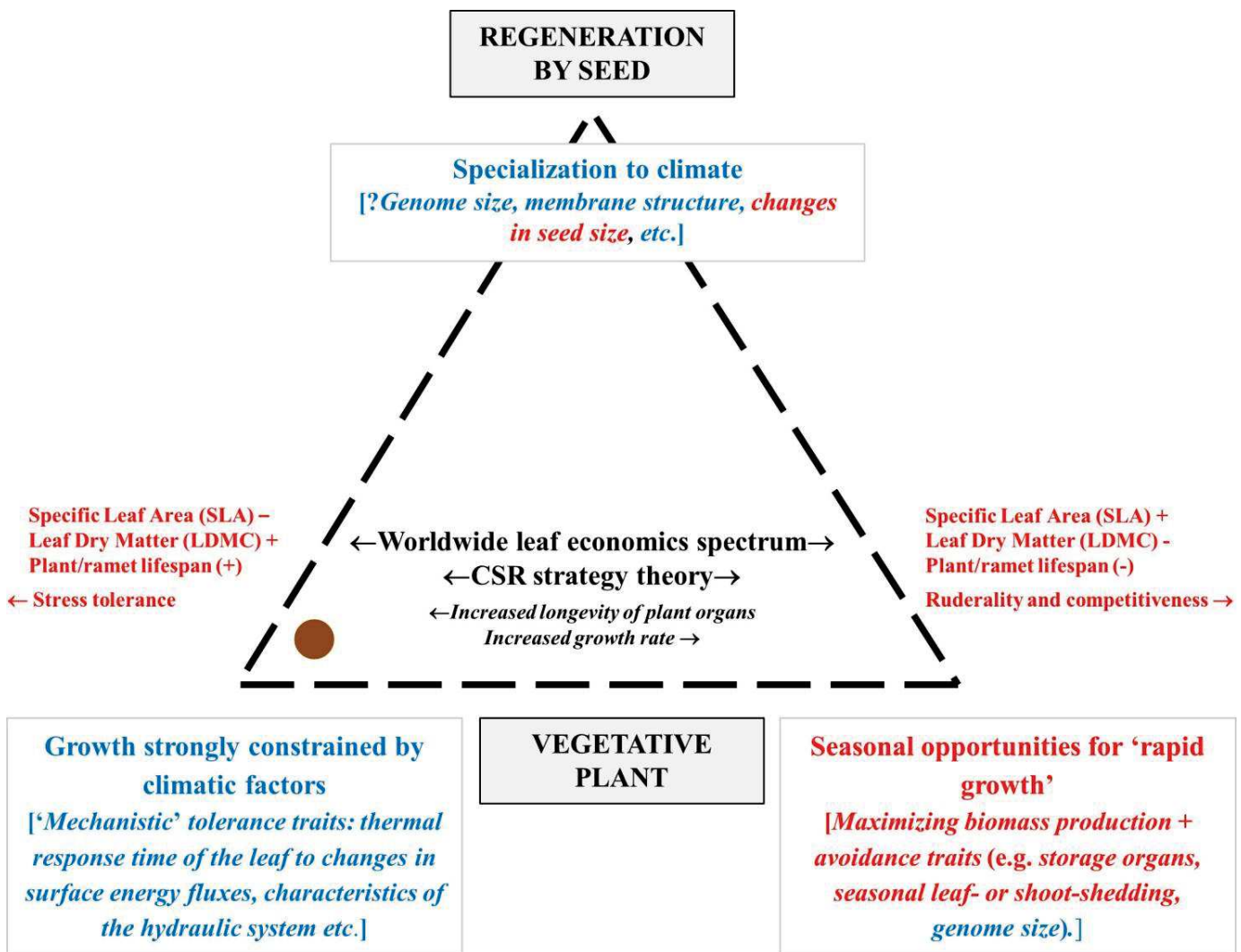


Fig 1. Predicted broad trends between plant traits and response to climate. ‘Mechanistic’, relating particularly to specializations for surviving harsh climates, and ‘functional’ traits sensu Broderibb [47], that may optimize growth during other periods, are coloured blue and red respectively. ● identifies the putative position of *Olea* designated with an orange color.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.g001>

component of the vegetation, oleaster is an ideal species for studying traits along a climatic gradient.

Study areas

The field context was provided by a 600 km latitudinal transect of Morocco that includes a wide range of habitats and vegetation types across three bioclimatic zones (humid, subhumid and semi-arid) within Morocco (Fig 2) [68–73]. We chose nineteen representative woodland and scrub sites each with contrasted climatic, geographical and phytoecological characteristics (Table 1). The climate of each site was defined using five variables: mean annual temperature (MAT, °C), minimum temperature of the coldest month (MTCM, °C), and the mean annual precipitation (MAP, mm), all extracted from the Worldclim database, at a resolution of 30 arc’s (~1 km²) [74] plus the mean annual evapotranspiration (PET, mm/year) and the global

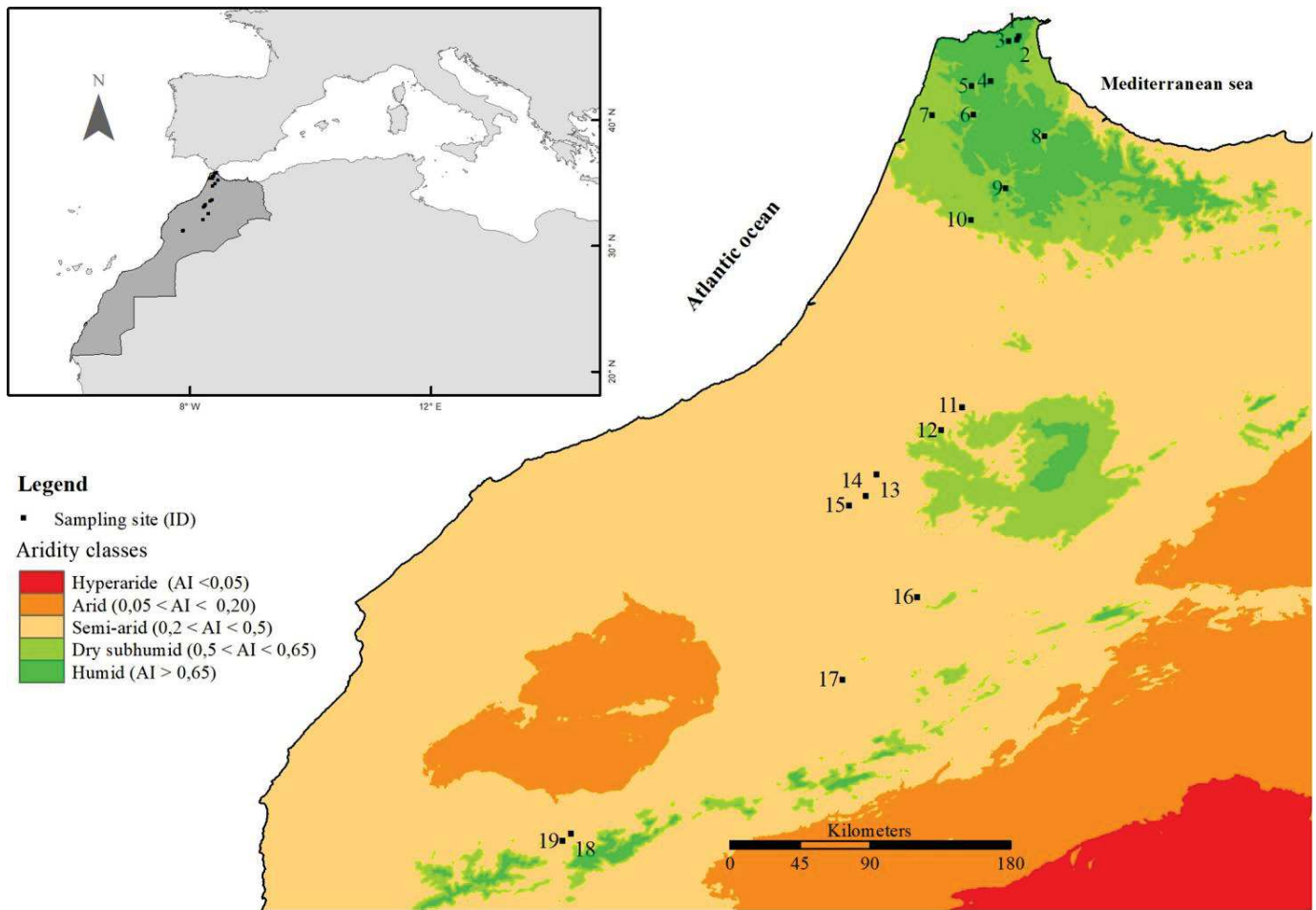


Fig 2. The geographical locations of sampling sites across Morocco with contours for Aridity index generated with Open Quantum GIS V. 2.12.3-Lyon software [79]. Site numbers accord with Table 1.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.g002>

aridity index (AI, unitless, calculated as MAP/PET) from, respectively, the PET database and the CGIAR Global Aridity database [75,76]. The range of climate associated with our sites (Table 1) is greater than changes to climatic variables predicted by Gibelin and Déqué [77] and Polade et al. [78] making our study area more relevant to climate change research.

Field sampling

Sampling in the field requires no authorization; the study sites are located in natural public areas outside protected natural areas. The species studied (*Olea europaea* subsp. *europaea sylvestris* (Miller) Lehr) is not a rare or protected species.

At each site, ten healthy oleaster trees were randomly selected from within of a 200m² area during the spring (April to May) of 2016. The diameter at breast height (DBH) and the vegetative height (H) of each tree were recorded as proscribed by Bonham [81]. Subsequently, relative chlorophyll content (CHL, SPAD units) was measured using a SPAD 502 plus chlorophyll meter and following the protocols of Cornelissen et al. [82], thirty healthy, mature leaves were collected at random from the south (sun-exposed) side of the upper canopy and returned to the laboratory on the day of sampling in a cool, hydrated condition.

Table 1. Climatic, geographic and phytocological characteristics of sites sampled.

Site names	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)	MAT (°C)	MTCM (°C)	MAP (mm/year)	AI	Vegetation series (types)	Phytocological associations	
(A) Humid climate										
1. Tlat Taghramt Med	-5.458	35.807	364	16.5	5.8	808	0.72	Kermes oak Thermo-mediterranean serie	<i>Rusco hypophyllii-Quercetum cocciferae</i> [69]	
2. Tlat Taghramt	-5.468	35.789	293	16.9	6.3	801	0.71			
3. Ksar Sghir	-5.515	35.783	255	17.5	7.1	802	0.71			
(B) Dry subhumid climate										
4. Bni Harchin	-5.620	35.551	150	18.0	7.3	779	0.65	Oleaster and carob Thermo-mediterranean serie	<i>Tamo communis-Oleetum sylvestris</i> [69]	
5. Dar Chaoui	-5.730	35.521	64	18.1	7.7	751	0.63			
6. Bni Arous	-5.718	35.357	90	18.1	6.5	781	0.62			
7. Tnin Sidi Yamani	-5.958	35.353	126	17.7	6.1	765	0.61			
8. Dar Akoubaa	-5.310	35.231	322	17.7	5.6	774	0.61			
9. Ouezzene	-5.533	34.930	137	18.7	5.9	814	0.60			
10. Mesmouda	-5.734	34.750	196	18.0	5.0	805	0.59			
(C) Semi-arid climate										
11. Ras Ejery	-5.785	33.667	589	16.3	2.8	621	0.44	Barbary thuya mesophil serie	<i>Coronilla viminalis-Tetraclinetum articulatae</i> [73]	
12. Bouqachmir	-5.906	33.536	582	16.8	3.2	582	0.40			
13. Moulay Bouazza	-6.436	33.102	680	17.3	2.8	482	0.31	Holm oak Thermo-mediterranean serie	<i>Smilaci mauritanicae-Quercetum rotundifoliae</i> [73]	
14. Sebt Ait-Rahou	-6.280	33.280	745	16.6	2.2	545	0.31	Barbary thuya mesophil serie	<i>Coronilla viminalis-Tetraclinetum articulatae</i> [73]	
15. Oulad Aissa	-6.341	33.158	523	18.1	4.0	472	0.37			
16. El Ksiba	-6.044	32.575	900	16.6	1.4	721	0.46	Phoenicean juniper and barbary thuya serie	<i>Quercu rotundifoliae-Tetraclinetum articulatae</i> [80]	
17. Bin Ouidane	-6.475	32.098	946	17.1	1.8	514	0.32			<i>Polygalo balansae-Tetraclinetum articulatae</i> [73]
18. Asni	-8.041	31.208	953	15.6	0.2	420	0.28			<i>Lavandulo dentatae-Tetraclinetum articulatae</i> [80]
19. Ouirgane	-8.092	31.167	919	16.5	1.1	377	0.26			

Climatic variables, abstracted from Worldclim database [74] and the CGIAR Global Aridity and PET database [76], are abbreviated as follows: MAT (°C), mean annual temperature; MTCM (°C), mean temperature of the coldest month; MAP (mm), mean annual precipitation; AI: aridity index, calculated as MAP/PET (PET, potential evapotranspiration) with low values indicate more arid habitat. Vegetation type relates to Benabid and Fennane [71] and phytocological association to Barbéro et al. [73], Benabid [69] and Fennane [80].

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t001>

Leaf traits

Seventeen plant traits were measured (Table 2). Six were ‘functional’ traits, relating to size or to the ‘leaf economics spectrum’, of the type more traditionally used in trait-based ecological studies. We are trialing a further six ‘mechanistic’ traits identified from the physiological literature as of possible relevance in climate studies. Additionally, five ‘intermediate’ traits were included. These were potentially relevant to both resource capture and to climate. Traits were further categorized into four inexact groupings relating to what was being measured: (1) ‘ecophysiological’, both function and measurement relating to one component of leaf form and function (e.g. stomatal density (DS)); (2) ‘morphological size and shape’, both function and measurement relating to the whole leaf (e.g. leaf area (LA)), (3) ‘structural allocation’, function estimated from interacting properties of the whole leaf (e.g. specific leaf area (SLA)) and (4) whole plant (e.g. plant height, m; H). Group 1 is analogous to ‘mechanistic’ in so far as

Table 2. Leaf traits studied inexactly grouped according to putative function and reasons for their use.

Trait grouping	Traits	Abbr.	Unit	Putative functional role	References
Ecophysiological (within leaf)	Relative chlorophyll content ^m	CHL	SPAD unit	Photosynthetic rate and leaf life span	[88]
	Stomatal density ^m	DS	no. of stomata abaxial surface mm ⁻²	Stomatal conductance and water balance	[89] [90] [91] [92]
	Leaf water content ^m	LWC	g	Water balance	
	Specific leaf water content ^m	SLWC	g H ₂ O cm ⁻²	Water balance	[85]
	Leaf thickness ^{f,m}	LT	mm	Resource acquisition and water balance	[93] [94] [95] [96]
Morphological size and shape (whole leaf)	Leaf area ^{f,m}	LA	cm ²	Resource capture, growth rate and water balance	[93] [97] [98] [99] [12] [13]
	Length ^{f,m}	LL	cm	Light capture, resource capture and growth rate	[93] [100] [101] [99] [87]
	Width ^{f,m}	LW	cm		
	Length at maximum width ^{f,m}	LL _{max}	cm		
	Length:width ratio ^m	LL/LW		Light capture and thermoregulation	[86] [87]
Length:LPL ratio ^m	LL/LL _{max}		Light capture and thermoregulation		
Structural allocation (whole leaf)	Leaf fresh mass ^f	LWM	g	Resource acquisition	[102] [103]
	Leaf dry mass ^f	LDM	g	Resource acquisition	
	Specific leaf area ^f	SLA	cm ² g ⁻¹	Resource capture, water balance and growth rate	[102] [104] [105] [9] [106]
	Leaf dry matter content ^f	LDMC	mg g ⁻¹	Physical resistance, stress tolerance and growth rate	[107] [5] [103] [82]
Plant size (whole plant)	Plant height ^f	H	m	Light capture, competition rate, stress tolerance and growth rate	[107] [5] [108]
	Diameter at breast height ^f	DBH	cm	Resource capture, stress tolerance and growth rate	[109]

^m denotes ‘mechanistic’ traits, whose relevance has been identified directly from physiological studies, and

^f ‘functional’ traits relating to size or to the ‘leaf economics spectrum’. Traits that span both groupings are designated as ^{f,m}.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t002>

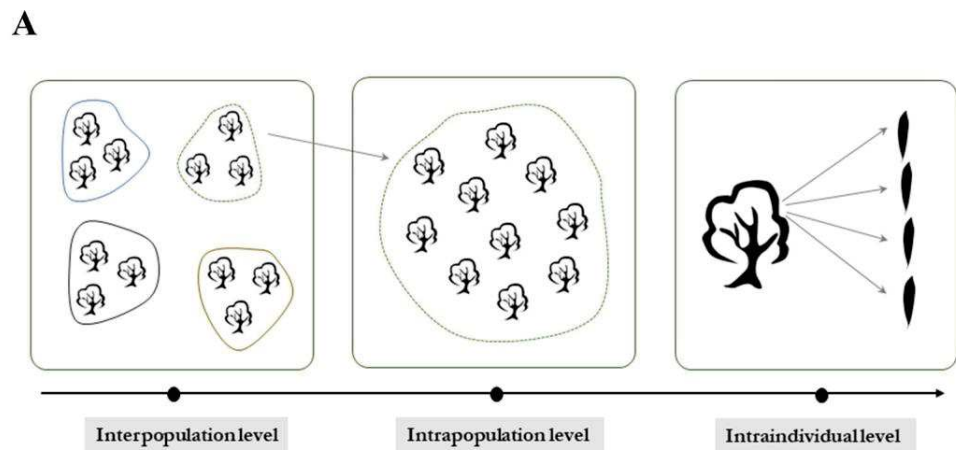
there is a relatively precise and direct connection between how the trait functions and what was measured. Also groups 3–4 equate to ‘functional’ traits and group 2 may be viewed as intermediate, with impacts upon both growth and water use efficiency. As a matter of policy, we have opted to concentrate on traits that may be measured quickly and easily. Such traits may be more readily incorporated into trait-based ecological studies.

For each leaf trait there were 30 replicate leaves tree⁻¹ x 10 trees site⁻¹ x 19 sites, making a total of 5700 replicate leaves. Trichomes were removed from the abaxial leaf surface of *Olea*, a hypostomatous species and impressions made using clear nail polish [83,84]. Subsequently, stomatal density (DS, no. of stomata mm⁻²) was measured from four separate areas of the abaxial surface of the leaf at 400x magnification (Olympus BX43). Additional laboratory-measured traits were—*group 1*: leaf water content (LWC, g; LWM–LDM), specific leaf water content (SLWC, g cm⁻²; (LWM–LDM)/LA) [85], leaf thickness (LT, mm, using a precision micrometer (Mitutoyo, 0,01–25mm)); *group 2*: leaf area (LA, cm²), length (LL, cm), width (LW, cm), length of the broadest leaf (LL_{max}, cm), two estimates of leaf shape length:width ratio (LL/LW) and length: longest length ratio (LL/LL_{max}), [86,87]; *group 3*: leaf fresh mass (LWM, mg), leaf dry mass (LDM, mg), specific leaf area (SLA, cm² g⁻¹; LA/LDM); leaf dry matter content (LDMC mg g⁻¹, LDM/LWM). In addition, the functional syndrome, CSR-strategy, was calculated from leaf traits by the method of Pierce et al. [4].

Data analysis

After checking frequency distributions for normality and variance heterogeneity, it was necessary to log-transform trait values prior to analysis. Subsequently, one-way ANOVA with Tukey HSD *post hoc* tests, Pearson correlations and principal component analyses (PCA) were undertaken for inter-population comparisons of trait values and of coefficient of variation (CV) estimates using the open source statistical environment R 3.3.3 [110].

Intraspecific variation of the 5700 replicates for each leaf trait was explored across three levels of spatial and organizational scales: 1) ‘regional’, between different sites; 2) ‘population’, between different trees at same site, and 3) ‘individual’, between leaves on the same tree (Fig 3). Here, the coefficient of variation (CV), calculated by the formula $CV (\%) = \frac{\text{standard deviation}_{\text{trait}}}{\text{mean}_{\text{trait}}} \times 100$ [111], evaluates the amplitude of trait variability [112,113]. This is particularly true where there is a proportionality between the mean and standard deviation of the distribution [114]. The ‘varcomp’ function in the ‘ape’ package extracted these variance components [115] and to quantify the extent and importance of variance across regional,



B

Variance in functional trait expression			Interpretation	
Inter-population	Intra-population	Intra- individual	Interpretation	Potential ecological significance
++	--	--	Potentially significant phenotypic or genetic differences between sites	An important determinant of geographical distribution
--	++	--	Phenotypic plasticity (habitat heterogeneous) or population genetically heterogeneous	A capacity to respond over the long-term to habitat change
--	--	++	Phenotypic plasticity	A capacity to respond over the short -term to habitat change

Fig 3. (A) The hierarchical sampling design (19 sites x 10 trees site⁻¹ x 30 leaves tree⁻¹) and (B) the possible ecological significance of contrasted patterns of distribution.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.g003>

population and individual scales, a general linear mixed model was fitted using the restricted maximum likelihood (RMEL) method, a nested ANOVA with random effects [22]. Subsequently, the Canberra metric (CM) calculated as: $CM = (CV_{max} - CV_{min}) / (CV_{max} + CV_{min})$ tested for significant differences between the two coefficients of variation [116–118]. When the value of CM is higher than 0.1, differences are considered significant.

Results

Ecological relevance of coefficients of variation (CV) values

Mean and standard deviation for all measured leaf traits differed markedly in their amplitude of variation. Nevertheless, apart from DS, both were significantly correlated ($X \nu \sigma$ calculations in Tables 3, 4, 5 and 6, S1 Table). Moreover, CV values generally did not vary in the same direction as the variance ratio, F . Thus, for example, LT had a low CV value (21%) but high F value and appeared strongly discriminant between populations (Table 3). Also, values for the Canberra metric (0.19 to 0.69; S1 Table) exceeded the 0.1 threshold for statistical significance. Our more extreme inter-population differences in CV for each traits may be viewed as both statistically and potentially ecologically significant.

Variation in trait expression between and within populations

For each trait studied, statistically significant differences were detected between populations and for all but one of their CV values (Tables 3, 4, 5 and 6). The size of the variance ratio, F ,

Table 3. Mean traits ± 95% confidence limits of ‘ecophysiological’ leaf traits.

Population	CHL ^m	CV%	DS ^m (n/mm ²)	CV%	LWC ^m	CV%	SLWC ^m (g H ₂ O cm ⁻²)	CV%	LT ^{f,m} (mm)	CV%
(A) Humid climate										
1. Tla Taghramt Med	72.9 ± 1.1 ^{c,d}	13.3	505 ± 4 ^f	7.3	0.089 ± 0.003 ^{c,d}	34.3	0.031 ± 0.001 ^{c,d}	40.6	0.36 ± 0.01 ^{h,i}	11.1
2. Tla Taghramt	58.9 ± 1.3 ^k	20.0	523 ± 5 ^c	9.2	0.090 ± 0.004 ^{c,d}	36.8	0.025 ± 0.001 ^{c,f,g}	27.3	0.31 ± 0.01 ^k	15.5
3. Ksar Sghir	70.7 ± 0.5 ^{d,e,f}	6.1	454 ± 4 ^h	7.7	0.062 ± 0.003 ^{g,h}	37.3	0.028 ± 0.001 ^{c,d,e}	34.8	0.44 ± 0.01 ^c	12.4
(B) Dry subhumid climate										
4. Bni Harchin	69.9 ± 1.2 ^{e,f,g}	15.3	276 ± 8 ^m	26.3	0.113 ± 0.005 ^b	39.7	0.037 ± 0.002^b	42.0	0.37 ± 0.01 ^{h,i}	17.5
5. Dar Chaoui	77.8 ± 2.6^a	30.1	417 ± 5 ^j	11.1	0.059 ± 0.003 ^{g,h}	45.7	0.024 ± 0.001 ^{e,f,g}	47.5	0.39 ± 0.01 ^{e,f,g}	10.5
6. Bni Arous	66.8 ± 1.0 ^{h,i}	13.4	364 ± 6 ^l	15.7	0.098 ± 0.006 ^c	53.6	0.040 ± 0.002^b	44.1	0.38 ± 0.01 ^{f,g,h}	11.1
7. Thni Sidi Yamani	61.8 ± 1.0 ^j	14.6	390 ± 8 ^k	17.2	0.115 ± 0.006^b	46.8	0.031 ± 0.002 ^{c,d}	54.6	0.37 ± 0.01 ^{h,i}	11.5
8. Dar Akoubaa	76.5 ± 1.1^{a,b}	12.6	359 ± 6 ^l	14.3	0.120 ± 0.005^b	37.4	0.031 ± 0.001 ^c	34.2	0.48 ± 0.01^b	9.2
9. Ouezzene	67.7 ± 0.8 ^{g,h,i}	10.6	439 ± 6 ^{h,i}	12.0	0.058 ± 0.003 ^{g,h,i}	50.6	0.026 ± 0.001 ^{d,e,f,g}	42.0	0.40 ± 0.01 ^{d,e,f}	10.1
10. Mesmouda	65.6 ± 1.1 ⁱ	14.8	404 ± 5 ^{j,k}	11.0	0.085 ± 0.005 ^d	47.2	0.030 ± 0.001 ^{c,d,e}	41.3	0.44 ± 0.00 ^c	8.3
(C) Semi-arid climate										
11. Ras Ejery	72.2 ± 0.8 ^{c,d,e}	9.4	561 ± 7 ^d	10.8	0.063 ± 0.003 ^{f,g}	40.8	0.021 ± 0.001 ^g	25.3	0.37 ± 0.01 ^{h,i}	14.4
12. Bouqachmir	76.7 ± 0.7^a	8.2	362 ± 5 ^l	12.2	0.081 ± 0.005 ^{d,e}	51.8	0.025 ± 0.003 ^{e,f,g}	92.1	0.41 ± 0.01 ^d	10.2
13. Moulay Bouazza	77.4 ± 0.9^a	10.8	603 ± 6^b	13.5	0.388 ± 0.005^a	12.4	0.167 ± 0.006^a	33.8	0.60 ± 0.019^a	27.8
14. Sebt Ait-Rahou	73.8 ± 0.8 ^{b,c}	9.0	577 ± 7 ^c	10.3	0.083 ± 0.003 ^{d,e}	37.0	0.023 ± 0.001 ^{f,g}	27.6	0.38 ± 0.001 ^{g,h,i}	12.4
15. Oulad Aissa	71.4 ± 0.9 ^{c,d,e,f}	10.7	603 ± 6^b	9.3	0.055 ± 0.002 ^{g,h,i}	35.0	0.026 ± 0.001 ^{d,e,f,g}	26.7	0.34 ± 0.01 ^j	12.3
16. El Ksiba	69.7 ± 0.9 ^{e,f,g}	11.1	481 ± 9 ^g	15.9	0.052 ± 0.002 ^{h,i}	35.9	0.022 ± 0.001 ^{f,g}	35.5	0.40 ± 0.01 ^{d,e}	11.2
17. Bin Ouidane	62.2 ± 0.7 ^j	10.5	521 ± 6 ^c	10.5	0.049 ± 0.002 ⁱ	35.0	0.026 ± 0.001 ^{c,d,e,f,g}	27.7	0.43 ± 0.01 ^c	9.5
18. Asni	68.6 ± 0.8 ^{f,g,h}	10.1	621 ± 6^a	8.9	0.073 ± 0.005 ^{c,f}	66.5	0.027 ± 0.003 ^{c,d,e,f}	85.1	0.44 ± 0.00 ^c	8.8
19. Ouirgane	69.8 ± 1.0 ^{e,f,g}	12.9	438 ± 6 ⁱ	12.8	0.080 ± 0.004 ^{d,e}	38.7	0.021 ± 0.001 ^g	29.8	0.36 ± 0.01 ⁱ	17.9
Mean	70.0 ± 0.3	15.8	462.3 ± 3	23.6	0.092 ± 0.002	85.4	0.034 ± 0.001	105.51	0.40 ± 0.00	20.9
$X \nu \sigma (r)$	0.300 ^{***}		0.088 ns		0.428 ^{***}		0.772 ^{***}		0.598 ^{***}	
ANOVA $F_{19,5699}$	91.7 ^{***}		947.1 ^{***}		1242.2 ^{***}		962.4 ^{***}		328.3 ^{***}	

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t003>

Table 4. Mean traits ± 95% confidence limits of ‘morphological size and shape’ leaf traits.

Population	LA ^{f,m} (cm ²)	CV%	LL ^{f,m} (cm)	CV%	LW ^{f,m} (cm)	CV%	LL _{max} ^{f,m} (cm)	CV%	LL/LW ^m	CV%	LL/LL _{max} ^m	CV%
(A) Humid climate												
1. Tla Taghramt Med	3.04 ± 0.10 ^{d,e}	29.5	3.49 ± 0.08 ^{h,i}	19.9	1.25 ± 0.02 ^b	17.4	2.20 ± 0.07 ^{e,f}	27.2	2.84 ± 0.07 ^j	20.7	1.65 ± 0.05 ^{e,f,g,h}	24.3
2. Tla Taghramt	3.71 ± 0.15^b	35.6	3.81 ± 0.09 ^{e,f,g}	22.0	1.37 ± 0.03^a	19.7	2.60 ± 0.08 ^{c,d}	26.5	2.80 ± 0.05 ^j	17.0	1.51 ± 0.03 ⁱ	19.8
3. Ksar Sghir	2.27 ± 0.08 ^{h,i}	31.8	3.10 ± 0.07 ^k	21.1	1.09 ± 0.02 ^{d,e}	14.0	1.97 ± 0.08 ^{h,i}	33.9	2.88 ± 0.07 ^{i,j}	22.6	1.73 ± 0.08 ^{d,e}	39.1
(B) Dry subhumid climate												
4. Bni Harchin	3.33 ± 0.14 ^{c,d}	37.8	3.64 ± 0.11 ^{g,h}	26.4	1.37 ± 0.03^a	19.8	2.26 ± 0.08 ^e	31.2	2.68 ± 0.07 ^j	22.8	1.68 ± 0.05 ^{e,f,g}	26.0
5. Dar Chaoui	2.57 ± 0.09 ^{g,h}	31.0	3.25 ± 0.08 ^{i,j,k}	21.5	1.15 ± 0.02 ^{c,d}	18.1	1.98 ± 0.05 ^{h,i}	22.2	2.90 ± 0.08 ^{i,j}	23.5	1.66 ± 0.03 ^{e,f,g,h}	14.1
6. Bni Arous	2.45 ± 0.11 ^{g,h,i}	40.9	3.33 ± 0.11 ^{i,j,k}	29.8	1.08 ± 0.02 ^e	18.4	2.18 ± 0.10 ^{e,f,g}	40.8	3.10 ± 0.08 ^{h,i}	24.3	1.64 ± 0.05 ^{e,f,g,h}	26.2
7. Tnin Sidi Yamani	3.99 ± 0.15^{a,b}	32.5	4.34 ± 0.08 ^c	16.1	1.35 ± 0.03^a	21.0	2.69 ± 0.07^{b,c}	22.7	3.30 ± 0.07 ^{g,h}	18.2	1.67 ± 0.04 ^{e,f,g,h}	23.2
8. Dar Akoubaa	4.08 ± 0.19^a	42.1	5.38 ± 0.15^a	25.1	1.24 ± 0.04 ^b	27.3	3.55 ± 0.13^a	33.0	4.47 ± 0.11^a	22.0	1.59 ± 0.05 ^{g,h,i}	25.3
9. Ouezzene	2.29 ± 0.09 ^{h,i}	33.4	3.38 ± 0.08 ^{i,j}	20.0	0.98 ± 0.02 ^{f,g}	17.9	1.99 ± 0.08 ^{h,i}	34.6	3.49 ± 0.07 ^{d,e,f,g}	19.0	1.86 ± 0.07 ^{b,c}	34.5
10. Mesmouda	2.89 ± 0.09 ^{e,f}	28.6	3.98 ± 0.08 ^{d,e}	17.5	1.13 ± 0.03 ^{d,e}	20.8	2.56 ± 0.07 ^{c,d}	24.2	3.62 ± 0.09 ^{c,d,e}	22.5	1.61 ± 0.04 ^{f,g,h}	22.5
(C) Semi-arid climate												
11. Ras Ejery	2.98 ± 0.11 ^{e,f}	32.2	3.89 ± 0.08 ^{e,f}	17.7	1.15 ± 0.03 ^{c,d}	19.3	1.90 ± 0.04 ⁱ	18.9	3.43 ± 0.07 ^{e,f,g}	17.3	2.06 ± 0.03^a	11.8
12. Bouqachmir	3.38 ± 0.13 ^c	34.8	4.19 ± 0.08 ^{c,d}	16.8	1.20 ± 0.03 ^{b,c}	21.0	2.23 ± 0.05 ^{e,f}	19.7	3.57 ± 0.06 ^{d,e,f}	14.7	1.90 ± 0.02^b	10.9
13. Moulay Bouazza	2.55 ± 0.09 ^{g,h}	31.5	3.78 ± 0.08 ^{e,f,g}	19.7	1.01 ± 0.02 ^f	18.2	2.11 ± 0.04 ^{e,f,g,h}	17.8	3.81 ± 0.09^{b,c}	20.1	1.80 ± 0.02 ^{c,d}	8.7
14. Sebt Ait-Rahou	3.70 ± 0.14 ^b	33.1	4.26 ± 0.08 ^c	16.7	1.31 ± 0.03 ^a	21.4	2.49 ± 0.05 ^d	19.2	3.33 ± 0.07 ^g	19.6	1.73 ± 0.02 ^{d,e}	12.0
15. Oulad Aissa	2.19 ± 0.07 ^j	29.9	3.26 ± 0.09 ^{i,j,k}	24.1	0.99 ± 0.02 ^{f,g}	16.5	2.01 ± 0.06 ^{g,h,i}	24.3	3.37 ± 0.11 ^{f,g}	27.8	1.63 ± 0.02 ^{e,f,g,h}	9.2
16. El Ksiba	2.46 ± 0.08 ^{g,h,i}	28.5	3.66 ± 0.08 ^{f,g,h}	19.3	1.01 ± 0.02 ^f	16.7	1.96 ± 0.04 ^{h,i}	19.0	3.69 ± 0.08^{b,c,d}	20.2	1.88 ± 0.02^{b,c}	10.6
17. Bin Ouidane	1.92 ± 0.07 ^j	33.1	3.19 ± 0.06 ^{j,k}	17.8	0.94 ± 0.02 ^g	18.9	2.06 ± 0.03 ^{f,g,h,i}	12.2	3.56 ± 0.12 ^{d,e,f}	29.3	1.57 ± 0.03 ^{h,i}	18.7
18. Asni	2.70 ± 0.12 ^{f,g}	39.1	4.19 ± 0.15 ^{c,d}	31.2	0.96 ± 0.02 ^{f,g}	18.6	2.10 ± 0.08 ^{e,f,g,h}	31.6	4.33 ± 0.12^a	24.5	2.01 ± 0.02^a	9.5
19. Ouirgane	3.96 ± 0.16^{a,b}	35.1	4.73 ± 0.12^b	22.9	1.24 ± 0.03 ^b	18.8	2.81 ± 0.08^b	25.3	3.86 ± 0.10^b	21.7	1.70 ± 0.02 ^{d,e,f}	11.9
Mean	2.92 ± 0.03	41.7	3.39 ± 0.03	26.1	1.14 ± 0.01	14.0	2.27 ± 0.02	32.3	3.39 ± 0.02	26.1	1.73 ± 0.01	22.1
X v σ (r)	0.792 ^{***}		0.602 ^{***}		0.564 ^{***}		0.525 ^{***}		0.610 ^{***}		0.316 ^{***}	
ANOVA F _{19,5699}	124.1 ^{***}		143.4 ^{***}		122.3 ^{***}		127.8 ^{***}		128.8 ^{***}		52.8 ^{***}	

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t004>

differed considerably and traits with the highest value of *F* in Tables 3, 4, 5 and 6 also exhibited more of their percentage variance at the highest hierarchical level (i.e. between populations; Table 7). Thus, with the exception of CHL, ‘ecophysiological’ leaf traits, mostly classified as ‘mechanistic’, had a higher value for the variance ratio than those relating to ‘morphological size and shape’ and to ‘structural allocation’ (Tables 3, 4 and 5). They also contained 50 to 80 percent of the total variance ‘between populations’ (Table 4). At the opposite end of the spectrum were LDMC and SLA, two key ‘functional’ traits in the ‘worldwide leaf economics spectrum’ [5], and LL/LL_{max}. These traits appeared inherently plastic, with 48 to 61 percent variance between leaves on the same tree. A majority of morphological traits (LA, LL, LL_{max}, LL/LW) were intermediate with the percentage variance slightly higher at the ‘population’ level (42–48%). For the remainder, variance in trait expression was distributed relatively evenly between the three hierarchical levels.

Interrelationships between traits and the identification of syndromes of co-occurring traits

Correlation matrices for the traits and for their CV values are presented as Table 8 and S2 Table, respectively. Correlations between traits (Table 8) ranged in number (and percentage) from CHL (0, 0%) to, at the other extreme, DBH (9, 53%), with SLA (6, 35%) and LDMC (7, 41%). The mean number of correlations with other traits ± standard deviation could be

Table 5. Mean traits ± 95% confidence limits of ‘structural allocation’ leaf traits.

Population	LWM ^f (g)	CV%	LDM ^f (g)	CV%	SLA ^f (cm ² g ⁻¹)	CV%	LDMC ^f (g. mg ⁻¹)	CV%
(A) Humid climate								
1. Tla Taghramt Med	0.135 ± 0.004 ^{c,d,e}	28.5	0.046 ± 0.002 ^{f,g,h}	33.1	70.0 ± 2.7 ^d	34.0	347.2 ± 9.8 ^{g,h}	25.0
2. Tla Taghramt	0.130 ± 0.005 ^{d,e}	34.0	0.041 ± 0.002 ^{h,i,j}	44.4	96.9 ± 3.7^a	33.4	316.8 ± 9.6 ^{h,i}	26.7
3. Ksar Sghir	0.107 ± 0.004 ^f	32.5	0.046 ± 0.002 ^{f,g,h,i}	38.6	52.6 ± 2.0 ^{h,i,j}	32.8	429.8 ± 11.4 ^{b,c}	23.3
(B) Dry subhumid climate								
4. Bni Harchin	0.164 ± 0.007^b	36.6	0.051 ± 0.003 ^{d,e,f}	53.3	78.6 ± 4.6^{b,c}	52.5	311.0 ± 13.5 ^g	38.6
5. Dar Chaoui	0.102 ± 0.004 ^f	32.2	0.043 ± 0.002 ^{g,h,i}	34.6	62.7 ± 2.0 ^{e,f}	27.7	433.9 ± 14.3 ^{b,c}	29.0
6. Bni Arous	0.138 ± 0.007 ^{c,d}	43.2	0.041 ± 0.002 ^{h,i,j}	38.3	63.0 ± 2.5 ^{e,f}	34.1	323.9 ± 13.6 ^{h,i}	35.9
7. Tnin Sidi Yamani	0.174 ± 0.007^b	34.8	0.059 ± 0.003^{b,c}	37.3	72.1 ± 3.6 ^{c,d}	42.4	364.0 ± 16.7 ^{f,g}	38.7
8. Dar Akoubaa	0.214 ± 0.008^a	34.3	0.096 ± 0.005^a	46.6	47.2 ± 3.0 ^j	54.1	441.1 ± 14.1 ^{b,c}	27.0
9. Ouezzene	0.097 ± 0.004 ^{f,g}	40.8	0.041 ± 0.002 ^{g,h,i,j}	38.2	59.3 ± 1.7 ^{f,g,h}	63.6	429.5 ± 14.5 ^{b,c}	28.4
10. Mesmouda	0.147 ± 0.005 ^e	32.8	0.064 ± 0.002^b	29.0	47.6 ± 1.9 ^{i,j}	35.2	456.3 ± 15.8^{a,b}	29.9
(C) Semi-arid climate								
11. Ras Ejery	0.104 ± 0.004 ^f	33.4	0.041 ± 0.001 ^{g,h,i,j}	29.6	74.1 ± 2.3 ^{c,d}	27.2	409.6 ± 10.1 ^{c,d,e}	21.8
12. Bouqachmir	0.137 ± 0.005 ^{c,d}	32.7	0.057 ± 0.002 ^{c,d}	30.9	60.0 ± 1.7 ^{f,g}	24.3	425.9 ± 9.1 ^{b,c,e}	18.9
13. Moulay Bouazza	0.103 ± 0.004 ^f	31.9	0.040 ± 0.002 ^{i,j}	40.6	67.7 ± 2.4 ^{d,e}	37.3	394.0 ± 11.2 ^{e,f}	25.5
14. Sebt Ait-Rahou	0.139 ± 0.006 ^{c,d}	36.6	0.055 ± 0.003 ^{c,d,e}	45.0	72.7 ± 2.4 ^{c,d}	29.3	396.6 ± 10.6 ^{d,e}	23.5
15. Oulad Aissa	0.083 ± 0.003 ^h	30.5	0.029 ± 0.001 ^k	38.3	83.1 ± 3.2^b	33.7	344.5 ± 10.5 ^{g,h}	26.5
16. El Ksiba	0.099 ± 0.003 ^f	27.7	0.047 ± 0.002 ^{f,g}	31.3	54.5 ± 1.9 ^{g,h,i}	31.0	476.9 ± 11.3^a	21.0
17. Bin Ouidane	0.085 ± 0.003 ^{g,h}	31.4	0.036 ± 0.001 ^j	35.5	54.8 ± 1.5 ^{g,h}	24.6	430.4 ± 10.0 ^{b,c}	20.4
18. Asni	0.123 ± 0.006 ^e	45.2	0.050 ± 0.002 ^{e,f}	35.6	56.8 ± 2.8 ^{f,g,h}	43.2	438.3 ± 15.8 ^{b,c}	31.7
19. Ouirgane	0.144 ± 0.006 ^e	35.3	0.064 ± 0.003^b	44.1	70.3 ± 3.7 ^d	46.9	438.3 ± 13.0 ^{b,c}	26.2
Mean	0.125 ± 0.001	44.1	0.049 ± 0.001	49.9	65.3 ± 0.7	40.9	406.3 ± 3.1	29.8
X v σ (r)	0.671 ^{***}		0.795 ^{***}		0.635 ^{***}		0.364 ^{***}	
ANOVA <i>F</i> _{19,5699}	154.4 ^{***}		141.3 ^{***}		82.9 ^{***}		63.3 ^{***}	

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t005>

roughly ordered as: ‘ecophysiological’ [‘mechanistic’] (4.0 ± 3.3, n = 5) < ‘morphological’ [‘intermediate’] (5.7 ± 2.5, n = 6) < ‘structural’ [‘functional’] (7.0 ± 0.8, n = 4) = ‘whole plant’ [‘functional’] (6.5 ± 3.5, n = 2). Fewer statistically significant relationships were detected in the correlation matrix for CV values and of these, a disproportionately high 40 percent related to ‘structural’ traits including SLA and LDMC (S2 Table).

With regard to estimates of CSR strategy, which is described in the Introduction, populations were classified variously as stress-tolerant competitors (SC) and as intermediate between this strategy and stress-tolerators (S/SC), with percentage values ranging from 9–19 for the competitive (C) dimension, 81–91 for stress-tolerance (S) and consistently zero for ruderality (R; Table 6). In the PCA analyses of traits (Table 9) axis 1 identified size and was positively correlated with plant dimensions (DBH, H) and a plethora of size-related leaf traits (LA, LL, LL_{max}, LW, LWC, LWM, LDM). Axis 2 included aspects of the ‘worldwide leaf economics spectrum’ [5,6] with LT and LDMC (both positively) and SLA (negatively) impacting upon the expression of the axis. High values on axis 3 was identified by small leaves (LL⁻), a high water content (SLWC⁺), high leaf construction costs (SLA⁻) and low stomatal density (DS⁻). We need to investigate whether trait expression in site 13, a functional outlier, excluded from the analyses because of its high values for LT (value 125% that of the next highest site average; Table 3), LWC (>300%) and SLWC (>400%), is influenced by similar factors to those defining this axis. The PCA analysis for traits plus CV values, included for completeness as S3 Table, generated broadly similar results.

Table 6. Mean traits ± 95% confidence limits whole plant traits (i) and syndromes (ii).

Population	(i) H ^f	CV%	DBH ^f	CV%	(ii) C% (CSR strategy)
(A) Humid climate					
1. Tla Taghramt Med	10.6 ± 1.8^a	26.9	175.3 ± 65.7^{a,b}	60.5	15.7 (S)
2. Tla Taghramt	12.5 ± 0.8^a	10.8	239.4 ± 31.6^a	21.3	19.3 (S/CS)
3. Ksar Sghir	2.6 ± 0.4 ^{e,f}	27.1	15.3 ± 3.7 ^c	39.5	10.1 (S)
(B) Dry subhumid climate					
4. Bni Harchin	5.7 ± 1.8 ^{b,c}	52.0	170.4 ± 80.4^{a,b}	76.1	18.5 (S/CS)
5. Dar Chaoui	4.0 ± 1.3 ^{c,d,e,f}	52.6	29.5 ± 9.6 ^c	52.7	11.2 (S)
6. Bni Arous	4.3 ± 1.2 ^{b,c,d,e,f}	44.6	70.0 ± 39.7 ^c	91.5	16.5 (S/CS)
7. Tnin Sidi Yamani	5.6 ± 0.4 ^{b,c}	11.0	62.3 ± 8.4 ^c	21.8	18.4 (S/CS)
8. Dar Akoubaa	6.7 ± 0.9 ^b	22.7	205.2 ± 69.9^a	55.0	13.9 (S)
9. Ouezzen	3.5 ± 0.5 ^{c,d,e,f}	23.7	24.1 ± 7.6 ^c	50.9	10.3 (S)
10. Mesmouda	2.9 ± 0.5 ^{e,f}	25.4	23.0 ± 7.8 ^c	54.4	11.7 (S)
(C) Semi-arid climate					
11. Ras Ejery	4.2 ± 0.7 ^{c,d,e,f}	25.8	18.8 ± 5.6 ^c	47.8	13.1 (S)
12. Bouqachmir	3.9 ± 1.2 ^{c,d,e,f}	48.3	40.2 ± 11.8 ^c	47.4	13.4 (S)
13. Moulay Bouazza	4.4 ± 0.6 ^{b,c,d,e}	23.5	60.2 ± 7.9 ^c	21.2	12.1 (S)
14. Sebt Ait-Rahou	4.4 ± 0.5 ^{b,c,d,e,f}	20.1	73.1 ± 19.9 ^c	44.0	14.9 (S)
15. Oulad Aissa	5.3 ± 0.5 ^{b,c,d}	14.5	97.9 ± 14.1 ^{b,c}	23.3	12.4 (S)
16. El Ksiba	3.8 ± 0.8 ^{c,d,e,f}	35.0	37.0 ± 11.1 ^c	48.6	9.7 (S)
17. Bin Ouidane	2.0 ± 0.2 ^f	17.1	17.1 ± 4.4 ^c	41.8	9.1 (S)
18. Asni	3.0 ± 0.7 ^{d,e,f}	38.7	42.2 ± 14.5 ^c	55.2	12.9 (S)
19. Ouirgane	4.2 ± 0.6 ^{c,d,e,f}	24.2	63.0 ± 9.6 ^c	24.7	13.8 (S)
Mean	4.9 ± 1.3	59.4	77.1 ± 37.5	108.3	
X v σ (r)	0.810 ^{***}		0.453 ns		
ANOVA F _{19,190}	30.3 ^{***}		17.4 ^{***}		

CV identifies coefficient of variation at the intra-population level expressed as a percentage. For CSR strategies, calculated following Pierce et al. [4] values for ruderal (R) were always 0%. In consequence only data for % competitive (C) are presented. A significant Pearson r correlation between mean (X) and standard deviation (σ) justifies the use of CV in comparisons of trait variability (see [Materials and Methods](#)).

Values with the same suffix are not statistically significantly different at P < 0.05 in Tukey HSD post hoc tests with groupings with highest trait values in bold and the lowest with a grey background. Functional' and 'mechanistic' traits are identified as prefixes using the same notation as in [Table 2](#). The level of significance is expressed as follow

*** P < 0.001; ns, not statistically significant.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t006>

Correlates with climate

Each site has its own characteristic climatic regime ([Table 1](#)). As a result, for a canopy dominant such as oleaster, traits that pattern most strongly with site are also more likely to pattern with climate. Consistent with this, the traits that varied most between sites (with the suffix ^s) had the greatest percentage of statistically significant correlations with climatic indices (45%; [Table 10A](#)). These traits were classified as ecophysiological/'mechanistic'. In contrast, for traits where more variance was expressed within the same population (morphological/'intermediate', ⁱ) or between leaves on the same tree (leaf/'functional', ^f), the percentage of statistically significant correlations was lower (25% and 6% respectively; [Table 10A](#)).

The traits most consistently correlated with climate were DS and leaf shape (LL/LW), negatively, and SLWC, positively correlated with mean annual precipitation (MAP), minimum temperature of the coldest month (MTCM), global aridity index (AI) and Altitude ([Table 10A](#)). The only trait significantly correlated with mean annual temperature (MAT) was

Table 7. Estimated percentage variance across hierarchical levels (site:tree:leaf) patterns differently for contrasted groupings of leaf traits.

Trait	% of variance			
	Sites	Tree	Leaf	Residual
Ecophysiological				
<i>^mCHL^l</i>	17.0	24.6	50.1	8.3
<i>^mDS^s</i>	74.0	6.6	16.0	3.4
<i>^mLWC^s</i>	79.9	7.4	10.3	2.5
<i>^mSLWC^s</i>	75.6	7.3	14.0	3.1
<i>^{f,m}LT^s</i>	50.6	16.2	27.9	5.3
Morphological				
<i>^{f,m}LA^{f- f,m}</i>	25.0	43.4	26.3	5.3
<i>^{f,m}LL^{f- f,m}</i>	27.6	47.8	20.2	4.4
<i>^{f,m}LW^l</i>	25.6	33.6	34.4	6.4
<i>^{f,m}LL_{max}^l</i>	23.7	43.5	27.3	5.4
<i>^mLL/LW^l</i>	25.8	42.8	26.2	5.3
<i>^mLL/LL_{max}^l</i>	13.2	16.2	61.0	9.6
Structural				
<i>^fLWM^l</i>	30.6	33.5	30.2	5.8
<i>^fLDM^l</i>	29.3	36.5	28.6	5.6
<i>^fSLA^l</i>	19.5	24.2	48.2	8.1
<i>^fLDMC^l</i>	14.8	29.1	48.0	8.2

Here and in the remaining Tables, the italicized first letter added as a suffix to the trait identifies the hierarchical level with the maximum value for variance and additionally very high values (> 40%) are in bold. ‘Functional’ and ‘mechanistic’ traits are identified as prefixes using the same notation as in Table 2.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t007>

DS (Table 10A). Importantly, SLA, a ‘flagship’ trait in both the ‘leaf economics spectrum’ and, more generally, in trait-based plant ecology, was one of the traits not correlated directly with any of the climatic variables.

Of the syndromes of traits, PCA axis 3, which explained only 12% of the variation in the dataset (Table 9), was correlated with all five climatic-related variables (Table 10A). In addition, PCA axis 2 patterned with MTCM and AI. However, PCA axis 1 and CSR strategies showed no significant correlations. Moreover, the additional inclusion of CV in PCA analyses axes reduced rather than enhanced the extent of correlation with climatic variables (S3 Table) and in separate analyses of CV values only the traits LL/LL_{max}, LDMC and CHL were frequently correlated with climate (Table 10B).

Discussion

The traits and trait syndromes that pattern with climate± and those that don’t

A basic premise in much of trait-based ecology is that taxa may be grouped using physiological and morphological traits into functional types, with taxa in the same functional group displaying similar responses to the environment [119,120]. Consistent with this, major PCA analyses of the world flora have routinely identified two key dimensions of functional specialization, the ‘worldwide leaf economics spectrum’ and size [12,13]. Here, for populations within a single species, oleaster, we confirm these generalities. Axes 1 and 2 in our PCA analysis are analogous with the same two axes recognized in global studies (Tables 3–10). However, these axes did not consistently pattern with climatic variables. Instead, a further ‘climatic’ PCA axis 3, was identified defined primarily in terms of ecophysiological/‘mechanistic’ leaf traits (Table 10A).

Table 8. Correlation matrix for trait values (n = 18). Site 13 (Moulay Bouazza) with exceptionally high values for LWC, SLWC and LT has been excluded from this and subsequent analyses.

Traits	CHL	DS	LWC	SLWC	LT	LA	LW	LL	LL _{max}	LL/LW	LL/LL _{max}	LWM	LDM	SLA	LDMC	H
Ecophysiological																
DS	-0.102															
LWC	-0.056	-0.580														
SLWC	-0.156	-0.573	0.628													
LT	0.262	-0.184	-0.013	0.125												
Morphological																
LA	0.066	-0.282	0.759	-0.019	-0.170											
LW	0.006	-0.383	0.746	0.157	-0.414	0.853										
LL	0.189	-0.164	0.589	-0.119	0.263	0.834	0.447									
LL _{max}	-0.008	-0.341	0.737	0.164	0.201	0.803	0.555	0.849								
LL/LW	0.151	0.169	-0.004	-0.259	0.620	0.159	-0.360	0.669	0.421							
LL/LL _{max}	0.321	0.272	-0.350	-0.387	0.168	-0.161	-0.331	0.049	-0.458	0.319						
Structural																
LWM	0.089	-0.573	0.944	0.464	0.215	0.815	0.681	0.774	0.866	0.239	-0.286					
LDM	0.287	-0.451	0.643	0.117	0.530	0.704	0.409	0.881	0.870	0.568	-0.119	0.859				
SLA	-0.271	0.233	0.138	-0.095	-0.933	0.287	0.503	-0.127	-0.064	-0.537	-0.183	-0.086	-0.425			
LDMC	0.289	0.096	-0.454	-0.543	0.694	-0.164	-0.474	0.244	0.008	0.642	0.399	-0.157	0.341	-0.766		
Whole Plant																
H	-0.166	0.031	0.447	0.141	-0.561	0.467	0.610	0.130	0.339	-0.361	-0.419	0.316	0.039	0.639	-0.626	
DBH	-0.073	-0.145	0.625	0.340	-0.333	0.521	0.606	0.296	0.543	-0.179	-0.512	0.534	0.271	0.503	-0.618	0.879

Here and in Table 9, values relate to Pearson r and statistically significant values at P < 0.05 are in bold.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t008>

Equally, a majority of the statistically significant correlations between individual traits and climate included ecophysiological/‘mechanistic’ leaf traits rather than the more commonly used structural/‘functional’ ones (Table 10A). However, a precise interpretation in terms of ecological processes is not yet feasible. Both the origin and the generality of variability in trait expression are in need of further study. Oleaster is slow-growing and long-lived [56,59] and will experience variations in climate during its lifetime. Moreover, it exhibits high levels of genetic heterozygosity [54,121–127]. Variability in trait expression will have been affected by genotype, phenotypic plasticity [16,128] and potentially differences in phenology and in the land-use and climatic history of the study sites. Furthermore, a different choice of species may have led to a very different set of results and conclusions: ‘functional’ traits are predicted to pattern more strongly with climate for fast-growing and short-lived species (Fig 1). Nevertheless, these equivocations do not alter the basic message of this study. ‘Mechanistic’ traits must be routinely included in climate-related studies.

A preliminary assessment of the ‘climatic’ PCA 3 axis in oleaster

Oleaster is a thermophilic species with limited resistance to both cold and extreme aridity [55]. Moreover, aridity is generally regarded as the key climatic factor determining species composition in Mediterranean vegetation. The ‘climatic’ PCA axis 3 was correlated positively with MAT, MAP, MTCM and AI and negatively with altitude (Table 10A). Thus, high values of PCA axis 3 equated to high mean annual temperature, high minimum temperature of the coldest month, high mean annual precipitation, high aridity and low altitude. In terms of the traits that define PCA axis 3 (Table 9), these climatic extremes were associated with low stomatal density (DS⁻) low leaf water content (SLWC⁻), small leaves (LL⁻) and high leaf construction

Table 9. The traits that define ‘syndromes’: correlations between traits and the three PCA axes identified.

Trait	PCA 1	PCA 2	PCA 3
Ecophysiological			
CHL ^l	-0.017	0.380	-0.119
DS ^s	-0.488	-0.161	-0.631
LWC ^s	0.936	0.020	0.231
SLWC ^s	0.396	-0.160	0.829
LT ^s	-0.104	0.864	0.351
Morphological			
LA ^l	0.877	0.119	-0.387
LW ^l	0.832	-0.281	-0.167
LL ^l	0.688	0.579	-0.403
LL _{max} ^l	0.862	0.364	-0.106
LL/LW ^l	0.026	0.825	-0.289
LL/LL _{max} ^l	-0.458	0.328	-0.348
Structural			
LWM ^l	0.928	0.312	0.135
LDM ^l	0.703	0.700	-0.026
SLA ^l	0.240	-0.840	-0.414
LDMC ^l	-0.393	0.831	-0.180
Whole Plant			
H	0.598	-0.583	-0.244
DBH	0.753	-0.393	-0.075
Eigenvalues	6.66	4.76	2.11
Variance (%)	39.19	28.05	12.46

Eigenvalues and percentage variance explained by each axis are included below the list of traits (Table 9).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t009>

costs (SLA⁺). The trends for DS were similar to those recorded elsewhere in relation to climate [129,130]. Similarly, elongate leaves with a potentially thinner boundary layer [99,131,132] tended to be associated with harsher climates. PCA axis 3 may identify a water-use/succulence dimension. Moreover, site 13, excluded for its extremely high values for LT, LWC and SLWC (Table 3), may perhaps represent an extremely ‘succulent’ outlying population.

Succulence is an ecologically important functional mechanism defined as the ‘storage of utilizable water in living tissues in one or several plant parts in such a way as to allow the plant to be temporarily independent from external water supply but to retain at least some physiological activity’ [133]. However, structural and physiological relationships involving succulence are complex [133–136]. As a result, whether PCA axis 3 identifies ‘succulence’, and provides a temporary drought avoidance mechanism, still requires experimental verification. Nevertheless, whatever the exact functional origins of climate-related PCA axis 3, its recognition was, importantly, only made possible through the inclusion of several traits not customarily included in trait-based ecological studies.

The way forward—an olive branch in the ‘functional’ versus ‘mechanistic’ debate

Our results, and most of the relationships included in our literature review, point to ‘mechanistic’ traits being diagnostically superior to ‘functional’ ones in climate studies. Nevertheless, we believe it counterproductive to focus entirely on this ‘mechanistic’ superiority. To re-iterate arguments from the Introduction, ‘mechanistic’ studies are time-consuming with small

Table 10. Correlations between climatic indices and (A) traits and (B) coefficient of variation (CV).

	(A) Trait and syndrome values (Pearson <i>r</i>)					(B) CV (Spearman <i>r</i>)				
	MAT	MAP	MTCM	AI	Altitude	MAT	MAP	MTCM	AI	Altitude
TRAITS										
Ecophysiological: <i>n</i> = 18						<i>n</i> = 18				
CHL ^{<i>l</i>}	-0.058	-0.116	-0.007	-0.112	0.031	0.401	0.346	0.513	0.489	-0.575
DS ^{<i>s</i>}	-0.549	-0.534	-0.569	-0.495	0.586	0.337	-0.013	0.137	-0.019	-0.321
LWC ^{<i>s</i>}	0.130	0.346	0.387	0.385	-0.432	0.193	0.053	0.108	-0.126	-0.331
SLWC ^{<i>s</i>}	0.463	0.500	0.581	0.541	-0.595	0.211	0.183	0.240	0.148	-0.379
LT ^{<i>s</i>}	0.017	0.031	-0.149	-0.087	0.117	-0.190	-0.148	0.143	0.101	0.015
Morphological: <i>n</i> = 18										
LA ^{<i>l</i>}	-0.230	0.003	0.019	0.036	-0.053	0.003	-0.127	0.049	-0.077	-0.003
LL ^{<i>l</i>}	-0.049	0.282	0.367	0.354	-0.333	0.177	-0.049	0.176	0.135	-0.069
LW ^{<i>l</i>}	-0.311	-0.225	-0.305	-0.260	0.221	-0.120	-0.106	-0.092	-0.170	0.013
LL _{max} ^{<i>l</i>}	0.033	0.069	0.068	0.079	-0.092	0.355	0.503	0.453	0.438	-0.434
LL/LW ^{<i>l</i>}	-0.306	-0.480	-0.647	-0.581	0.535	0.299	-0.228	0.022	-0.113	0.036
LL/LL _{max} ^{<i>l</i>}	-0.463	-0.298	-0.483	-0.391	0.373	0.485	0.804	0.711	0.701	-0.672
Structural: <i>n</i> = 18										
LWM ^{<i>l</i>}	0.055	0.263	0.244	0.266	-0.293	0.055	-0.015	0.024	-0.184	-0.139
LDM ^{<i>l</i>}	-0.047	0.093	-0.018	0.036	-0.033	0.202	-0.022	0.265	0.129	-0.112
SLA ^{<i>l</i>}	-0.065	-0.081	0.152	0.070	-0.104	0.277	0.298	0.152	0.126	-0.276
LDMC ^{<i>l</i>}	-0.206	-0.226	-0.477	-0.382	0.428	0.480	0.290	0.476	0.290	-0.620
Whole plant: <i>n</i> = 18										
H	-0.103	0.350	0.358	0.492	-0.274	-0.013	0.067	0.199	0.178	-0.156
DBH	0.007	0.289	0.350	0.420	-0.248	0.114	0.321	0.168	0.239	-0.216
'SYNDROMES'										
C strategy										
C%	0.003	0.243	0.372	0.351	-0.380					
PCA axis1	-0.033	0.158	0.292	0.304	-0.294	0.349	0.240	0.432	0.250	-0.503
axis 2	-0.267	-0.240	-0.521	-0.483	0.401	-0.114	-0.018	-0.170	-0.127	0.036
axis 3	0.687	0.552	0.645	0.523	-0.647	-0.279	-0.236	-0.075	-0.128	0.053

As in Table 1, climatic indices are abbreviated as follows: mean annual temperature, MAT, °C; mean temperature of coldest month, MTCM, °C; mean annual precipitation, MAP, mm; aridity index, AI (MAP/PET where PET identifies potential evapotranspiration, mm).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908.t010>

datasets produced and species chosen primarily for ecological relevance. Without a level of coordination not currently in place between related ‘mechanistic’ investigations, precision of measurement will be offset by few shared species and no integration of findings (i.e. little generality). Trait based ecology, and ‘functional’ traits, can potentially provide this missing generality by producing large ecologically-balanced datasets. However, as in this study, results may require mechanistic clarification. Importantly, as currently implemented, trait-based ecology is methodologically flawed. Specialization routinely occurs at the cellular/biochemical level but may additionally be identified at a higher organizational scale by measuring organs or whole plants. So far, few suitable methodologies are available for the large-scale measurement of traits that can only be identified at the lowest, most fundamental cellular/biochemical level. As a result, the size of plants and their parts, plus SLA and LDMC, which can be measured using whole leaves, stand imprecisely at the centre of meta-analyses in trait-based ecology [12,13]. In contrast, some important ecological specializations expressed primarily at the cellular/biochemical level (e.g. aluminium tolerance in acidic soils and restriction by climate [47,137])

remain outside the scope of these meta-analyses. Moreover, this study only partly redresses this ‘climatic imbalance’. Many addition simply-measured ‘mechanistic’ traits will be required to routinely add a comprehensive climatic dimension to trait-based studies.

Voltaire [48] identified ‘functional’ traits as dealing with ecological strategies relating to multi-environmental factors and studied implicitly over long timescales. This is true but, equally, it is the product of methodological constraints rather than an ideological choice. Both the ‘mechanistic’ and ‘functional’ trait approaches have strengths, and weaknesses, but similar goals. In our search to understand and quantify impacts of changing climate on global vegetation composition and ecosystem function, the challenge will be to combine the strengths of both approaches—and to use both types of traits. ‘Mechanistic’ and ‘functional’ traits both contribute to our proposed plant-climate model (Fig 1) and each may be expected to add more generally to our understanding of climate-related processes.

Supporting information

S1 Table. Percentage coefficient of variation (CV) for leaf functional traits including minimum (CV_{\min}) and maximum values CV_{\max} .
(DOCX)

S2 Table. Correlation matrix for CV values of traits (n = 18) with statistically significant relationships in bold.
(DOCX)

S3 Table. The combinations of traits and CVs that define ‘syndromes’.
(DOCX)

Acknowledgments

We thank members of the International Associated Laboratory—EVOLEA and BioAgrodiversity team members for helpful discussions and comments. We are very grateful to Abdelatif El Ouahrani and Mhammad Hossni for assistance during fieldwork, Emmanuel Paradis and Allowen Evin for the statistical advice. We thank the two anonymous reviewers for the constructive feedback on earlier version of the manuscript.

Author Contributions

Conceptualization: Jalal Kassout, Jean-Frederic Terral, Mohammed Ater.

Formal analysis: Jalal Kassout, John G. Hodgson, Mohammed Ater.

Funding acquisition: Jean-Frederic Terral, Mohammed Ater.

Investigation: Jalal Kassout, Mohammed Ater.

Methodology: Jalal Kassout, John G. Hodgson, Mohammed Ater.

Project administration: Mohammed Ater.

Resources: Jean-Frederic Terral, Mohammed Ater.

Supervision: Jean-Frederic Terral, Mohammed Ater.

Visualization: Jalal Kassout, John G. Hodgson, Mohammed Ater.

Writing – original draft: Jalal Kassout, Jean-Frederic Terral, John G. Hodgson, Mohammed Ater.

Writing – review & editing: Jalal Kassout.

References

1. Grime JP. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd edition. Wiley. 2001.
2. Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot.* 2013; 61: 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
3. Grime JP. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature.* 1974; 250: 26–31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>
4. Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Funct Ecol.* 2017; 31: 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
5. Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature.* 2004; 428: 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403> PMID: [15103368](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15103368/)
6. Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology.* 2006; 87: 535–541. <https://doi.org/10.1890/05-1051> PMID: [16602282](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16602282/)
7. Evans C. *The Quantitative Analysis of Plant Growth.* University of California Press. 1972.
8. Lambers H, Poorter H. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Adv Ecol Res.* 1992; 23: 187–261. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60148-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60148-8)
9. Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecol Monogr.* 1992; 62: 365–392. <https://doi.org/10.2307/2937116>
10. Garnier E, Laurent G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* 1994; 128: 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04036.x>
11. Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Hendry GAF, et al. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos.* 1997.
12. Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci.* 2004; 15: 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
13. Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature.* 2016; 529: 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489> PMID: [26700811](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26700811/)
14. Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönsch G, et al. TRY—a global database of plant traits. *Glob Chang Biol.* 2011; 17: 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
15. Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, Craine JM, McCormack ML, Violle C, et al. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *J Ecol.* 2017; 105: 1182–1196. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12769>
16. Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct Ecol.* 2010; 24: 1192–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
17. Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol.* 2011; 26: 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009> PMID: [21367482](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21367482/)
18. Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol Lett.* 2015; 18: 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508> PMID: [26415616](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26415616/)
19. Mitchell RM, Bakker JD. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *hypochaeris radicata*. *PLoS One.* 2014; 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109870>
20. Joshi J, Schmid B, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Good J, Harris R, et al. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecol Lett.* 2001; 4: 536–544. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x>
21. Fajardo A, Piper FI. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytol.* 2011; 189: 259–271. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03468.x> PMID: [21039558](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21039558/)
22. Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol Lett.* 2010; 13: 838–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x> PMID: [20482582](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20482582/)

23. Fajardo A, Siefert A. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia*. 2016; 180: 951–959. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3545-1> PMID: [26796408](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26796408/)
24. Poirier M, Durand J-L, Volaire F. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Glob Chang Biol*. 2012; 18: 3632–3646. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02800.x>
25. Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, et al. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol*. 2012; 27: 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014> PMID: [22244797](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22244797/)
26. Buchman N, Cuddington K, Lambrinos J. A historical perspective on ecosystem engineering. 2007.
27. Berke SK. Functional Groups of Ecosystem Engineers: A Proposed Classification with Comments on Current Issues. *Integr Comp Biol*. 2010; 50: 147–157. <https://doi.org/10.1093/icb/icq077> PMID: [21558195](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21558195/)
28. Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*. 2011; 13: 217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
29. Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J. Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*. 2014; 175: 1337–1348. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2967-x> PMID: [24850418](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24850418/)
30. Moran E V., Hartig F, Bell. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Glob Chang Biol*. 2016; 22: 137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000> PMID: [26061811](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26061811/)
31. Shipley B, De Bello F, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*. 2016; 180: 923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x> PMID: [26796410](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26796410/)
32. World Meteorological Organization. Report of the International Conference on the Assessment of the Role of Carbon Dioxide and of Other Greenhouse Gases in Climate Variations and Associated Impacts. International Council of Scientific Unions; 1986. Available: http://library.wmo.int/pmb_ged/wmo_661_en.pdf
33. McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol Evol*. 2011; 26: 523–532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.003> PMID: [21802765](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21802765/)
34. Parmesan C, Hanley ME. Plants and climate change: complexities and surprises. *Ann Bot*. 2015; 116: 849–864. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv169> PMID: [26555281](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26555281/)
35. Fisher RA, Koven CD, Anderegg WRL, Christoffersen BO, Dietze MC, Farrior CE, et al. Vegetation demographics in Earth System Models: A review of progress and priorities. *Glob Chang Biol*. 2018; 24: 35–54. <https://doi.org/10.1111/gcb.13910> PMID: [28921829](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28921829/)
36. Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall ML, et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation?. *J Veg Sci*. 2014; 25: 1167–1180. <https://doi.org/10.1111/jvs.12190>
37. Madani N, Kimball JS, Ballantyne AP, Affleck DLR, van Bodegom PM, Reich PB, et al. Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Sci Rep*. 2018; 8: 2870. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21172-9> PMID: [29434266](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29434266/)
38. Gates DM. Introduction: Biophysical Ecology. *Pers Bioph Eco*. 1975. 1–28. https://doi.org/10.1007/978-3-642-87810-7_1
39. Michaletz ST, Weiser MD, Zhou J, Kaspari M, Helliker BR, Enquist BJ. Plant Thermoregulation: Energetics, Trait–Environment Interactions, and Carbon Economics. *Trends Ecol Evol*. 2015; 30: 714–724. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.006> PMID: [26476814](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26476814/)
40. Lambers H, Chapin FS, Pons TL. Plant Water Relations. *Plant Physiological Ecology*. 2008. 163–223. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3_5
41. Sack L, Ball MC, Brodersen C, Davis SD, Des Marais DL, Donovan LA, et al. Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function: meeting report for “Emerging Frontiers in Plant Hydraulics”. *Plant Cell Environ*. 2016; 39: 2085–2094. <https://doi.org/10.1111/pce.12732> PMID: [27037757](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27037757/)
42. Larter M, Pfautsch S, Domec J-C, Trueba S, Nagalingum N, Delzon S. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytol*. 2017; 215: 97–112. <https://doi.org/10.1111/nph.14545> PMID: [28378882](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28378882/)
43. Hochberg U, Rockwell FE, Holbrook NM, Cochard H. Iso/Anisohydry: A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends Plant Sci*. 2018; 23: 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002> PMID: [29223922](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29223922/)

44. Klein T, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Bloemen J, De Kauwe MG, Hudson P, et al. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecol Res*. 2018; <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1510-z>
45. Nicotra A, Babicka N, Westoby M. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*. 2002; 130: 136–145. <https://doi.org/10.1007/s004420100788> PMID: [28547018](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28547018/)
46. Padilla FM, Pugnaire FI. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol*. 2007; 21: 489–495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x>
47. Brodribb TJ. Progressing from “functional” to mechanistic traits. *New Phytol*. 2017; 215: 9–11. <https://doi.org/10.1111/nph.14620> PMID: [28560790](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28560790/)
48. Volaire F. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Glob Chang Biol*. 2018; 24: 2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062> PMID: [29350812](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29350812/)
49. Grime JP, Hodgson J, Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Castlepoint Press. 2007.
50. Ghallab A. Modélisation de la distribution potentielle actuelle des espèces forestières majeures dans le Rif occidental et prédiction de l'impact du changement climatique. Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan, Maroc. 2018.
51. Vogiatzakis IN, Mannion AM, Griffiths GH. Mediterranean ecosystems: problems and tools for conservation. *Prog Phys Geogr Earth Environ*. 2006; 30: 175–200. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp472ra>
52. Hickler T, Vohland K, Feehan J, Miller PA, Smith B, Costa L, et al. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Glob Ecol Biogeogr*. 2012; 21: 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00613.x>
53. Vautard R, Gobiet A, Sobolowski S, Kjellström E, Stegehuis A, Watkiss P, et al. The European climate under a 2 °C global warming. *Environ Res Lett*. 2014; 9: 34006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/3/034006>
54. Besnard G, Terral J-F, Cornille A. On the origins and domestication of the olive: a review and perspectives. *Ann Bot*. 2017; 121: 587–588. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy002>
55. Ionesco T, Sauvage C. Fichier des espèces climax. *Al Awamia*. 1969; 105–124.
56. Lewington A, Parker. *Ancient trees: trees that live for a thousand years*. Batsford. 1999.
57. Riley FR. Olive oil production on bronze age Crete: nutritional properties, processing methods and storage life of Minoan olive oil. *Oxford J Archaeol*. 2002; 21: 63–75. <https://doi.org/10.1111/1468-0092.00149>
58. Rhizopoulou S. *Olea europaea* L. A Botanical Contribution to Culture. *Am J Agric Environ Sci*. 2007; 2: 382–387. citeulike-article-id:13594170
59. Aman X, López BC, Martínez-Vilalta J, Estorach M, Poyatos R. The age of monumental olive trees (*Olea europaea*) in northeastern Spain. *Dendrochronologia*. 2012; 30: 11–14. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2011.02.002>
60. Pons A, Quézel P. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *Plant Conserv Mediterr area*. 1985; 25–43.
61. Carrión Y, Ntinou M, Badal E. *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the Early–Middle Holocene. *Quat Sci Rev*. 2010; 29: 952–968. <https://doi.org/10.1016/J.QUASCIREV.2009.12.015>
62. Carrión JS, Dupré M, Fumanal MP, Montes R. A Palaeoenvironmental Study in Semi-arid Southeastern Spain: the Palynological and Sedimentological Sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *J Archaeol Sci*. 1995; 22: 355–367. <https://doi.org/10.1006/JASC.1995.0037>
63. Terral J-F, Alonso N, Capdevila RB i, Chatti N, Fabre L, Fiorentino G, 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. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.01019.x>
64. Ozenda P. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc Cartogr écologique*. 1975; XVI: 1–32.
65. Rivas-Martínez S. Memoria del mapa de series de vegetación de España 1:400.000. 1987. Available: <http://www.jolube.es/pdf/RM1987.htm>
66. Rubio De Casas R, Balaguer L, Manrique E, Pérez ME, Vargas P. On the historical presence of the wild olives *Olea europaea* L. var. *sylvestris* (Miller) Leh. In the Eurosiberian North of the Iberian Peninsula. *An del Jardín Botánico Madrid*. 2002.
67. Blondel J, Aronson J, Bodiou J-Y, Boeuf G. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford University Press. 2010.

68. Emberger L. Aperçu général sur la végétation du Maroc: commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1:1.500.000. Veröff. geobot. Inst. 1939.
69. Benabid A. Etude phytocéologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occiden- tal (Maroc). Institut scientifique, Université Mohammed V. 1984. Available: <http://www.worldcat.org/ title/etude-phytoecologique-des-peuplements-forestiers-et-preforestiers-du-rif-centro-occidental- maroc/oclc/492224805>
70. Benabid A. Les écosystèmes forestiers préforestiers et présteppiques du Maroc: diversité, répartition biogéographique et problèmes posés par leur aménagement. For Méditerranéenne. 1985; VII: 53–64.
71. Benabid A, Fennane M. Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. Lazaroa. 1994; 14: 21–97.
72. Emberger L. Carte phytogéographique du Maroc. Masson et Cie. 1971.
73. Barbéro M, Quézel P, Rivas-Martínez S. Contribution à l'étudedes groupements forestiers et préfores- tiers du Maroc. Phytocoenologia. 1981; 311–412. <https://doi.org/10.1127/PHYTO/9/1981/311>
74. Fick S, Hijmans R. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. Int J Climatol. 2017; 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
75. Zomer RJ, Bossio DA, Trabucco A, Yuanjie L, Gupta DC, Singh VP. Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India. IWMI Research Report 122. 2007. <https://doi.org/ 10.1016/j. agee.2008.01.014>
76. Zomer RJ, Trabucco A, Bossio DA, Verchot L V. Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. Agric Ecosyst Envi- ron. 2008; 126: 67–80. <https://doi.org/10.1016/j. agee.2008.01.014>
77. Gibelin A-L, Déqué M. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. Clim Dyn. 2003; 20: 327–339. <https://doi.org/10.1007/s00382-002- 0277-1>
78. Polade SD, Pierce DW, Cayan DR, Gershunov A, Dettinger MD. The key role of dry days in changing regional climate and precipitation regimes. Sci Rep. 2014; 4: 4364. <https://doi.org/10.1038/srep04364> PMID: [24621567](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24621567/)
79. Quantum Gis Development Team. Système d'Information Géographique Libre et Open Source. 2015. Available: <https://www.qgis.org/fr>
80. Fennane M. Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. Bull l'Institut Sci Rabat. 1988; 12: 99–148.
81. Bonham CD. Measurements for Terrestrial Vegetation Measurements. 2013. <https://doi.org/10.1002/ 9781118534540>
82. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, D'iaz S, Buchmann N, Gurvich DE, et al. A handbook of proto- cols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 2003; 51: 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
83. Zgallaï H, Steppe K, Lemeur R. Étude des caractères morphologiques des plantes de tomate sou- mises à un déficit hydrique en milieu hydroponique. Sci Chang planétaires / Sécheresse. 2007; 18: 57–64. <https://doi.org/10.1684/SEC.2007.0069>
84. Wang R, Yu G, He N, Wang Q, Xia F, Zhao N, et al. Elevation-Related Variation in Leaf Stomatal Traits as a Function of Plant Functional Type: Evidence from Changbai Mountain, China. PLoS One. 2014; 9: e115395. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115395> PMID: [25517967](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25517967/)
85. Hulshof CM, Swenson NG. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. Funct Ecol. 2010; 24: 217–223. <https://doi.org/10. 1111/j.1365-2435.2009.01614.x>
86. Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS. Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African Pelargonium species. Oecologia. 2008; 154: 625–635. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0865-1> PMID: [17943318](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17943318/)
87. Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, Jones CS, Niklas KJ, Royer DL, et al. The evolution and functional sig- nificance of leaf shape in the angiosperms. Funct Plant Biol. 2011; 38: 535–552. <https://doi.org/10. 1071/FP11057>
88. Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest spe- cies. Ecology. Ecological Society of America. 2006; 87: 1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012- 9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012- 9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)
89. Hetherington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature. 2003; 424: 901–908. <https://doi.org/10.1038/nature01843> PMID: [12931178](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12931178/)

90. Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. Understanding plant responses to drought—From genes to the whole plant. *Funct Plant Biol.* 2003; 30: 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
91. Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant Cell Environ.* 2009; 32: 1737–1748. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02031.x> PMID: 19682293
92. Russo SE, Cannon WL, Elowsky C, Tan S, Davies SJ. Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *Am J Bot.* 2010; 97: 1109–1120. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900344> PMID: 21616863
93. Givnish T. On the Adaptive Significance of Leaf Form. *Topics in Plant Population Biology.* 1979. https://doi.org/10.1007/978-1-349-04627-0_17
94. Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia.* 1998; 114: 471–482. <https://doi.org/10.1007/s004420050471> PMID: 28307896
95. Vile D, Garnier É, Shipley B, Laurent G, Navas M-L, Roumet C, et al. Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Ann Bot.* 2005; 96: 1129–1136. <https://doi.org/10.1093/aob/mci264> PMID: 16159941
96. Witkowski ETF, Lamont BB. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia.* 1991; 88: 486–493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710> PMID: 28312617
97. Givnish T. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol.* 1987; 106: 131–160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04687.x>
98. McDonald PG, Fonseca CR, Overton JM, Westoby M. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades?. *Funct Ecol.* 2003; 17: 50–57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00698.x>
99. Yates MJ, Anthony Verboom G, Rebelo AG, Cramer MD. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Funct Ecol.* 2010; 24: 485–492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01678.x>
100. Givnish TJ. Leaf and Canopy Adaptations in Tropical Forests. 1984. https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5_6
101. Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J Ecol.* 2000; 88: 964–977. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00506.x>
102. Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 1999; 143: 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
103. Roche P, Diaz-burlinson N, Gachet S. Congruency Analysis of Species Ranking Based on Leaf Traits: Which Traits Are the More Reliable?. *Plnt Ecol.* 2004; 174: 37–48.
104. Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 2001; 152: 69–83. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>
105. Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annu Rev Ecol Syst.* 2002; 33: 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
106. Reich P, Ellsworth D, Walters MB, Vose JM, Charles GM, Volin JC, et al. Generality of Leaf Trait Relationships: a Test Across Six Biomes. *Ecology.* 1999; 80: 1955–1969.
107. Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil.* 1998; 199: 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
108. Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R, Niinemets U, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 2009; 182: 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x> PMID: 19434804
109. Iida Y, Poorter L, Sterck F, Kassim AR, Potts MD, Kubo T, et al. Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology.* 2014; 95: 353–363. <https://doi.org/10.1890/11-2173.1> PMID: 24669729
110. R Development Core Team. R: The R Project for Statistical Computing. 2015. Available: <https://www.r-project.org/>
111. Sokal RR, Braumann CA. Significance Tests for Coefficients of Variation and Variability Profiles. *Syst Zool.* 1980; 29: 50. <https://doi.org/10.2307/2412626>
112. Lemke IH, Kolb A, Diekmann MR. Region and site conditions affect phenotypic trait variation in five forest herbs. *Acta Oecologica.* 2012; 39: 18–24. <https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2011.11.001>

113. Wellstein C, Chelli S, Campetella G, Bartha S, Galiè M, Spada F, et al. Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodivers Conserv*. 2013; 22: 2353–2374. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0484-6>
114. Meerts P. Plasticité phénotypique et différenciation génotypique chez *Polygonum aviculare* L. Interprétation évolutive et adaptative. Université Libre de Bruxelles, Belgique. 1990.
115. Paradis E, Claude J, Strimmer K. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*. 2004; 20: 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq412> PMID: 14734327
116. Sneath PHA, Sokal RR. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. *Syst Zology*. 1973. <https://doi.org/10.2307/2412767>
117. Schlichting CD, Levin DA. Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biol J Linn Soc*. 1986; 29: 37–47. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01769.x>
118. Schlichting CD, Levin DA. Phenotypic Plasticity in *Phlox*. I. Wild and Cultivated Populations of *P. drummondii*. *Am J Bot*. 1988; 75: 161. <https://doi.org/10.2307/2443883>
119. Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol Evol*. 1997; 12: 474–478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6) PMID: 21238163
120. Garnier E, Navas M-L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron Sustain Dev*. 2012; 32: 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
121. Lumaret R, Ouazzani N. Plant genetics: Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature*. 2001; 413: 700–700. <https://doi.org/10.1038/35099680> PMID: 11607022
122. Belaj A, León L, Satovic Z, De la Rosa R. Variability of wild olives (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *syvestris*) analyzed by agro-morphological traits and SSR markers. *Sci Hortic*. 2011; 129: 561–569. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.04.025>
123. Besnard G, El Bakkali A, Haouane H, Baali-Cherif D, Moukhli A, Khadari B. Population genetics of Mediterranean and Saharan olives: geographic patterns of differentiation and evidence for early generations of admixture. *Ann Bot*. 2013; 112: 1293–1302. <https://doi.org/10.1093/aob/mct196> PMID: 24013386
124. Diez CM, Trujillo I, Martínez-Urdiroz N, Barranco D, Rallo L, Marfil P, et al. Olive domestication and diversification in the Mediterranean Basin. *New Phytol*. 2015; 206: 436–447. <https://doi.org/10.1111/nph.13181> PMID: 25420413
125. Diez CM, Moral J, Barranco D, Rallo L. Genetic Diversity and Conservation of Olive. *Genetic Resources*. 2016. pp. 337–356. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25954-3_10
126. Barazani O, Keren-Keiserman A, Westberg E, Hanin N, Dag A, Ben-Ari G, et al. Genetic variation of naturally growing olive trees in Israel: From abandoned groves to feral and wild? *BMC Plant Biol*. 2016; 16. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0947-5>
127. Aksehirli-Pakyurek M, Koubouris GC, Petrakis P V., Hepaksoy S, Metzidakis IT, Yalcinkaya E, et al. Cultivated and Wild Olives in Crete, Greece—Genetic Diversity and Relationships with Major Turkish Cultivars Revealed by SSR Markers. *Plant Mol Biol Report*. 2017; 35: 575–585. <https://doi.org/10.1007/s11105-017-1046-y>
128. Geber MA, Griffen LR. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *Int J Plant Sci*. 2003; 164: S21–S42. <https://doi.org/10.1086/368233>
129. Wang R, Huang W, Chen L, Ma L, Guo C, Liu X. Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China. *PLoS One*. 2011; 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026209>
130. Wang R, Yu G, He N, Wang Q, Zhao N, Xu Z, et al. Latitudinal variation of leaf stomatal traits from species to community level in forests: linkage with ecosystem productivity. *Sci Rep*. 2015; 5: 14454. <https://doi.org/10.1038/srep14454> PMID: 26403303
131. Schuepp PH. Tansley Review No. 59 Leaf boundary layers. *New Phytol. J*. 1993; 125: 477–507. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03898.x>
132. Tozer WC, Rice B, Westoby M. Evolutionary divergence of leaf width and its correlates. *Am J Bot*. 2015; 102: 367–378. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400379> PMID: 25784470
133. Eggli U, Nyffeler R. Living under temporarily arid conditions—succulence as an adaptive strategy. *British Cactus and Succulent Society*. 2009; 27: 13–36. <https://doi.org/10.25223/brad.n27.2009.a10>
134. Vendramini F, D'iaz S, Gurchich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol*. 2002; 154: 147–157. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x>

135. Ogburn RM, Edwards EJ. The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. *Adv Bot Res.* 2010; 55: 179–225. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1>
136. Males J. Secrets of succulence. *J Exp Bot.* 2017; 68: 2121–2134. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx096>
PMID: [28369497](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28369497/)
137. Abedi M, Bartelheimer M, Poschlod P. Aluminium toxic effects on seedling root survival affect plant composition along soil reaction gradients—a case study in dry sandy grasslands. *J Veg Sci. J.* 2013; 24: 1074–1085. <https://doi.org/10.1111/jvs.12016>

Supporting information

S1 Table. Percentage coefficient of variation (CV) for leaf functional traits including minimum (CV_{\min}) and maximum values CV_{\max} .

Trait	CV	CV_{\min}	CV_{\max}	CM
Ecophysiological				
CHL ^m	15.77	6.11	30.05	0.662
DS ^m	23.56	7.28	26.27	0.566
LWC ^m	85.42	12.37	66.47	0.686
SLWC ^m	105.51	25.31	92.05	0.569
LT ^{f,m}	20.93	8.25	27.8	0.542
Morphological				
LA ^{f,m}	41.71	28.46	42.13	0.194
LL ^{f,m}	26.60	16.09	31.22	0.320
LW ^{f,m}	23.23	13.98	27.27	0.322
LL _{max} ^{f,m}	32.26	12.24	40.84	0.539
LL/LW ^m	26.14	14.72	29.31	0.331
LL/LL _{max} ^m	22.12	8.72	39.08	0.635
Structural				
LWM ^f	44.06	27.7	45.16	0.240
LDM ^f	49.92	29.01	53.34	0.295
SLA ^f	40.94	24.32	63.55	0.446
LDMC ^f	29.84	18.89	38.7	0.344

Canberra metric values (CM) calculated as $CM = [(CV_{\max} - CV_{\min}) / (CV_{\max} + CV_{\min})]$. High and low values identified in bold and by grey background respectively. ‘Functional’ and ‘mechanistic’ traits are identified as prefixes using the same notation as in Table 2.

S2 Table. Correlation matrix for CV values of traits (n =18) with statistically significant relationships in bold.

Variables	CHL	DS	LWC	SLWC	LT	LA	LW	LL	LL _{max}	LL/LW	LL/LL _{max}	LWM	LDM	SLA	LDMC	H
Ecophysiological																
CHL ^m																
DS ^m	0.137															
LWC ^m	0.010	0.030														
SLWC ^m	-0.059	0.051	0.792													
LT ^{f,m}	0.084	0.363	-0.400	-0.395												
Morphological																
LA ^{f,m}	-0.045	0.344	0.379	0.245	0.092											
LW ^{f,m}	0.104	0.194	0.394	0.171	0.097	0.680										
LL ^{f,m}	0.094	0.282	0.043	0.087	-0.151	0.512	-0.048									
LL _{max} ^{f,m}	-0.015	0.168	0.366	0.116	0.027	0.566	0.714	-0.044								
LL/LW ^m	0.050	-0.050	-0.088	-0.246	-0.196	0.040	0.438	-0.248	0.063							
LL/LL _{max} ^m	-0.074	0.124	-0.061	-0.169	-0.061	0.139	0.050	-0.098	0.615	0.005						
Structural																
LWM ^f	-0.089	0.166	0.760	0.365	-0.045	0.691	0.603	0.131	0.608	0.037	0.153					
LDM ^f	0.095	0.479	-0.259	-0.287	0.570	0.569	0.406	0.308	0.377	0.104	0.247	0.289				
SLA ^f	-0.030	0.414	0.194	0.006	0.132	0.427	0.380	0.267	0.608	-0.027	0.449	0.473	0.536			
LDMC ^f	0.367	0.586	0.398	0.154	0.133	0.377	0.482	0.136	0.551	0.146	0.311	0.540	0.402	0.522		
Whole Plant																
H ^f	0.225	0.403	0.440	0.532	-0.023	0.246	0.377	-0.105	0.237	-0.003	-0.071	0.225	-0.050	-0.048	0.172	
DBH ^f	0.041	0.381	0.346	0.215	-0.214	0.388	0.449	0.068	0.478	0.154	0.265	0.382	0.018	0.121	0.315	0.717

Site 13 (Moulay Bouazza) with exceptionally high values for LWC, SLWC and LT has been excluded from this and subsequent analyses. Here

and in Table S2, values relate to Spearman r and statistically significant values at $P < 0.05$ are in bold. 'Functional' and 'mechanistic' traits are

identified as prefixes using the same notation as in Table 2

S3 Table. The combinations of traits and CVs that define ‘syndromes’.

Trait	PCA 1	PCA 2	PCA 3
Ecophysiological			
CHL ^m	-0.037	0.303	0.214
CHL_cv	0.209	-0.269	-0.175
DS ^m	-0.586	-0.225	0.180
DS_cv	0.559	0.071	-0.268
LWC ^m	0.949	0.013	0.033
LWC_cv	0.042	0.681	-0.297
SLWC ^m	0.563	0.195	-0.631
SLWC_cv	0.047	0.579	-0.067
LT ^{f,m}	-0.034	0.848	0.222
LT_cv	0.290	-0.620	-0.106
Morphological			
LA ^{f,m}	0.756	-0.180	0.536
LA_cv	0.677	0.377	-0.191
LW ^{f,m}	0.716	-0.481	0.227
LW_cv	0.677	0.226	0.527
LL ^{f,m}	0.610	0.262	0.695
LL_cv	0.351	0.296	-0.577
LL _{max} ^{f,m}	0.782	0.056	0.526
LL _{max} _cv	0.490	0.291	-0.582
LL/LW ^m	0.040	0.661	0.541
LL/LW_cv	-0.219	0.142	-0.379
LL/LL _{max} ^m	-0.387	0.435	0.078
Structural			
LWM ^f	0.915	0.180	0.276
LWM_cv	0.328	0.475	-0.430
LDM ^f	0.655	0.414	0.582
LDM_cv	0.702	-0.248	-0.156
SLA ^f	0.184	-0.834	-0.173
SLA_cv	0.567	0.249	-0.145
LDMC ^f	-0.429	0.598	0.535
LDMC_cv	0.608	0.075	-0.546
Whole Plant			
H ^f	0.465	-0.651	0.033
H_cv	0.050	0.452	-0.433
DBH ^f	0.704	-0.450	-0.009
DBH_cv	0.219	0.481	-0.554
Eigenvalues	9.17	6.18	5.17
Variance (%)	26.98	18.18	15.21

Correlations between traits and PCA axes. Eigenvalues and percentage variance explained by each axis are also included. ‘Functional’ and ‘mechanistic’ traits are identified as prefixes using the same notation as in Table 2.

CHAPITRE 2

Resisting to aridity and aridification:
adaptation of sap conduction performance in
Olea europaea L. in a heterogeneous and
changing environment



Individu d'*Olea europaea* subsp *maroccana* en milieu semi-aride, en association avec l'arganier (*Argania spinosa*), Amskroud, sud du Maroc (Photo : J. Kassout).

Résumé

Dans la région Méditerranéenne, consécutivement à l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse, l'aridification des milieux représente un défi majeur pour les plantes de plus en plus soumises à des conditions stressantes. Dans ce contexte, ce chapitre se penche sur la plasticité des réponses anatomique du bois des deux sous-espèces sauvages d'olivier (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* and *O. e.* subsp. *maroccana*) distribuées le long d'un gradient biogéographique, climatique et de végétation au Maroc. Cette étude vise à mettre en évidence des stratégies anatomiques (caractères du bois impliqués dans la conduction de la sève brute) mise en place par l'olivier pour résister aux conditions environnementales stressantes, en particulier l'aridité.

Le bois a été échantillonné à partir d'arbres dans des sites le long d'un transect Nord-Sud dans des bioclimats humides/subhumides jusqu'aux bioclimats semi-arides. Un ensemble de 351 échantillons du bois a été collecté dans 13 populations soumises à des conditions écologiques contrastées. À partir de préparations microscopiques, des traits anatomiques impliqués dans la conduction ont été mesurés (surface des vaisseaux (μm^2)), (densité des vaisseaux (N/mm^2) et nombre de vaisseaux groupées en files radial (N)). Le diamètre des branches qui fait référence à l'âge du cambium a été pris en considération dans ce dispositif. Afin de mettre en évidence la relation entre l'âge, les caractéristiques anatomiques et les paramètres environnementales, une analyse multivariée (ACP) et des analyses de régression linéaire et de SMA (*standardized major axis*) ont été utilisées. L'approche éco-anatomique quantitative du bois montre que la variation des traits anatomiques d'olivier sauvage, en particulier la surface des vaisseaux (SVS), est expliquée en grande partie (78% de la variance totale) par la taille des branches (BD), donc par l'âge et la circonférence du cambium. Ainsi, la décomposition de la variance montre une variabilité importante de SVS exprimée en fonction du diamètre des branches. Nos résultats ont permis de mettre en évidence une relation linéaire positive entre le diamètre de branche et la surface de vaisseaux à l'échelle intra-population. De plus, nous avons montré à travers les paramètres de régression linéaire que la relation âge-surface des vaisseaux varie en fonction de l'aridité, la disponibilité des ressources hydriques, et le recouvrement de la végétation. D'autre part, nous avons montré qu'avec l'âge, la densité des vaisseaux (DVS) diminue alors que la surface (SVS) augmente, ce qui représente un compromis entre efficacité et sécurité de conduction. Toutefois, les populations sous des conditions favorables en terme de disponibilité

d'eau ne suivent pas ce type de compromis, ce qui suggère que les conditions locales interviennent dans l'expression de cette relation et par conséquent dans l'efficacité et la sécurité de conduction. Les normes de réaction établies montrent que le fonctionnement du cambium module et contrôle la conduction de la sève selon les ressources hydriques disponibles.

Finalement, cette étude a mis en évidence l'adaptation des performances de conduction de la sève chez l'olivier en fonction de conditions écologiques changeantes. Les traits anatomiques du bois, notamment la surface des vaisseaux, peuvent être considérés comme des traits pertinents pour comprendre les réponses adaptatives potentielles de l'arbre en réponse à une aridité croissante.

**Resisting to aridity and aridification: adaptation of sap
conduction performance in *Olea europaea* L. in a heterogeneous
and changing environment**

Jalal Kassout^{1,2,3}, Mohammed Ater^{1,3}, Sarah Ivorra^{2,3}, Hicham Barbara^{1,2,3}, Bertrand Limier^{2,3},
Jérôme Ros^{2,3}, Vincent Girard^{2,3}, Laure Paradis^{2,3}, Jean-Frédéric Terral^{2,3,*}

¹ Laboratoire Botanique Appliquée, Equipe bio-Agrodiversité, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi. BP 2060, Tétouan 93 030, Morocco.

² ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE. Equipe DBA, place Eugène Bataillon, CC65, 34095 Cedex, France.

³ Associated International Laboratory EVOLEA, INEE-CNRS (France – Morocco).

*Corresponding author: jean-frederic.terral@umontpellier.fr

To be submitted to Functional Ecology

Abstract

This study questions and quantifies the wood anatomical plasticity in *Olea europaea* L. through two subspecies distributed in Morocco (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* and *O. e.* subsp. *maroccana*) along a biogeographical, climatic and vegetation gradient in order to assess sap conduction strategies developed by the olive to resist to increasing stressful environmental conditions, particularly aridity.

Wood material was sampled from trees of different populations along a North-South transect of changing environmental conditions, from humid/subhumid to semi-arid bioclimatic conditions. From transversal thin sections of wood prepared with a sliding microtome, characters involved in sap conduction were measured (vessel surface area (μm^2)) and counted (vessel density (N/mm^2)), number of vessels joined in radial files (N)) using an image analysis system attached to a light transmission microscope. In order to rely branch diameter, anatomical features and environmental parameters, Principal Component Analysis, linear and SMA (standardized major axis) regression analyses were carried out.

Quantitative eco-anatomical analysis highlighted for each olive population a positive linear relationship between the branch diameter and the surface area of vessels. Moreover, we showed that the terms of the simple linear regressions vary according to aridity, water resources and vegetation coverage. From humid/subhumid to semi-arid populations, the intercept of the linear function tends to increase while the slope seems to decrease.

This study sheds light on the pattern of the olive tree functioning, on the adaptation of its sap performance according to ecological conditions and thus, on its strategy to resist to stressful conditions. The established reaction norms show how the cambium functioning modulates and controls sap conduction according to available water resources.

Finally, this study opens new and interesting perspectives for studying at the Mediterranean scale, in wild forms and cultivated varieties, the resistance and the vulnerability of the olive tree to heterogeneous and changing environmental conditions.

Keywords aridity, cambium functioning, functional and ecological xylem anatomy, sap conduction, linear regression analysis, Morocco, olive tree, vegetation

Introduction

In the Mediterranean basin, the ongoing landscape aridification caused by an increase of temperatures, frequency of drought periods and human pressures is one of the major consequence of global change (Quintana-Seguí et al., 2016; Cramer et al., 2018). Moreover, drought stress is considered as one of the most important factor limiting plant development and reproduction. Then, drought stress tolerance and ability to resist to increasing aridity determine the survival and distribution of plants.

This study addresses the question of resistance and vulnerability to drought and aridification of one of the most of iconic trees of the Mediterranean Basin, the olive tree, represented in Morocco by two subspecies. The olive tree belongs to the *Olea europaea* L. complex comprising 6 subspecies distributed from Asia, Africa to Europe (Médail et al., 2001; Green, 2002; Besnard et al., 2008; Garcia-Verdugo et al., 2009). Four subspecies are diploids: *Olea europaea* subsp. *europaea* distributed around the Mediterranean Sea, *O. e.* subsp. *laperrinei* limited to the Hoggar and Aïr Saharan mountains, *O. e.* subsp. *guanchica* (Vargas et al., 2001) in Canary Islands and *O. e.* subsp. *cuspidata* broadly distributed from China to South-Africa. Two subspecies located in restricted geographical areas are polyploids, *O. e.* subsp. *cerasiformis* (4x) in Madeira (Portugal) and *O. e.* subsp. *maroccana* (6x) in South-western Morocco.

Among these 6 subspecies, only one of them, *Olea europaea* subsp. *europaea* has been domesticated. It is nowadays one of the most important species of the Mediterranean Basin from climatic, ecological, cultural, religious and economic points of view (Kaniewski et al., 2012). The wild olive or ‘oleaster’, *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris*, is the ancestor of the whole cultivated varieties grouped under the *O. e.* subsp. *e.* var. *sativa* denomination. Wild olive is very widespread around the Mediterranean Basin where it is a fundamental structuring element of many woody plant communities (matorral) that are most often scrublands where it is currently associated with other sclerophyllous species. However, its geographical distribution is very fragmented due to climatic changes, aridification and anthropogenic disturbances on natural habitats. Moreover, some of its populations seem to be very strongly admixed by the cultivated olive tree as the two varieties have overlapping distributions, and finally constitute a complex of populations ranging from true to wild to feral forms (Besnard et al., 2018).

Morocco may be considered as a representative snapshot of olive resistance and vulnerability in the Mediterranean Basin confronted with dramatic environmental issues, climatic changes

and increasing human disturbances of natural habitats (FAO and Plan Bleu report, 2018). Economically, the development of competitive and sustainable oleiculture that contributes to food security and local livelihoods, is at the heart of the national policies aiming to meet the needs of national and international markets and to standards determining the extension of olive growing areas (development of irrigated and most often monovarietal orchards) (Ilbert and Lamani, 2016). The choice and the mass spread of allochthonous varieties (for example the Spanish ‘Arbequina’ an ‘Picual’ introduced both in Morocco and Israel) are likely to threaten the local traditional varieties, agroecosystems and practices, as well as the ancestral wild olive plant communities.

In Morocco, under various edaphic contexts, the wild olive and feral populations are broadly distributed from humid and subhumid meso-thermomediterranean bioclimatic conditions in northern regions, to inframediterranean and semi-arid bioclimatic conditions in southern areas where its populations become scarce (Benabid, 1984) (Fig. 1). Wild olive is omnipresent in numerous vegetation types and phytoecological units, and mainly linked with thermophilous Mediterranean plant communities (Benabid and Fennane, 1994). In Northern Morocco, oleaster is the keystone agro-ecosystems where it is preserved and used for rootstock, oil, shade, fodder and for religious reasons (Hmimsa and Ater, 2008; Haouane, 2012; Aummeruddy-Thomas et al., 2014; Ater et al., 2016).

In southern areas, oleaster may be found in sympatry with the endemic Moroccan olive, *Olea europaea* subsp. *maroccana*, associated with other emblematic species such as the Argan tree (*Argania spinosa*, Sapotaceae) and Arar tree (*Tetraclinis articulata*, Cupressaceae) (Fig. 1). As its distribution area is extremely restricted (western part of the High Atlas and in the western Anti-Atlas), its populations are reduced and often isolated, gene flow and subsequent introgression from cultivated olive may be possible, the long-term survival of the Moroccan olive may be questioned.

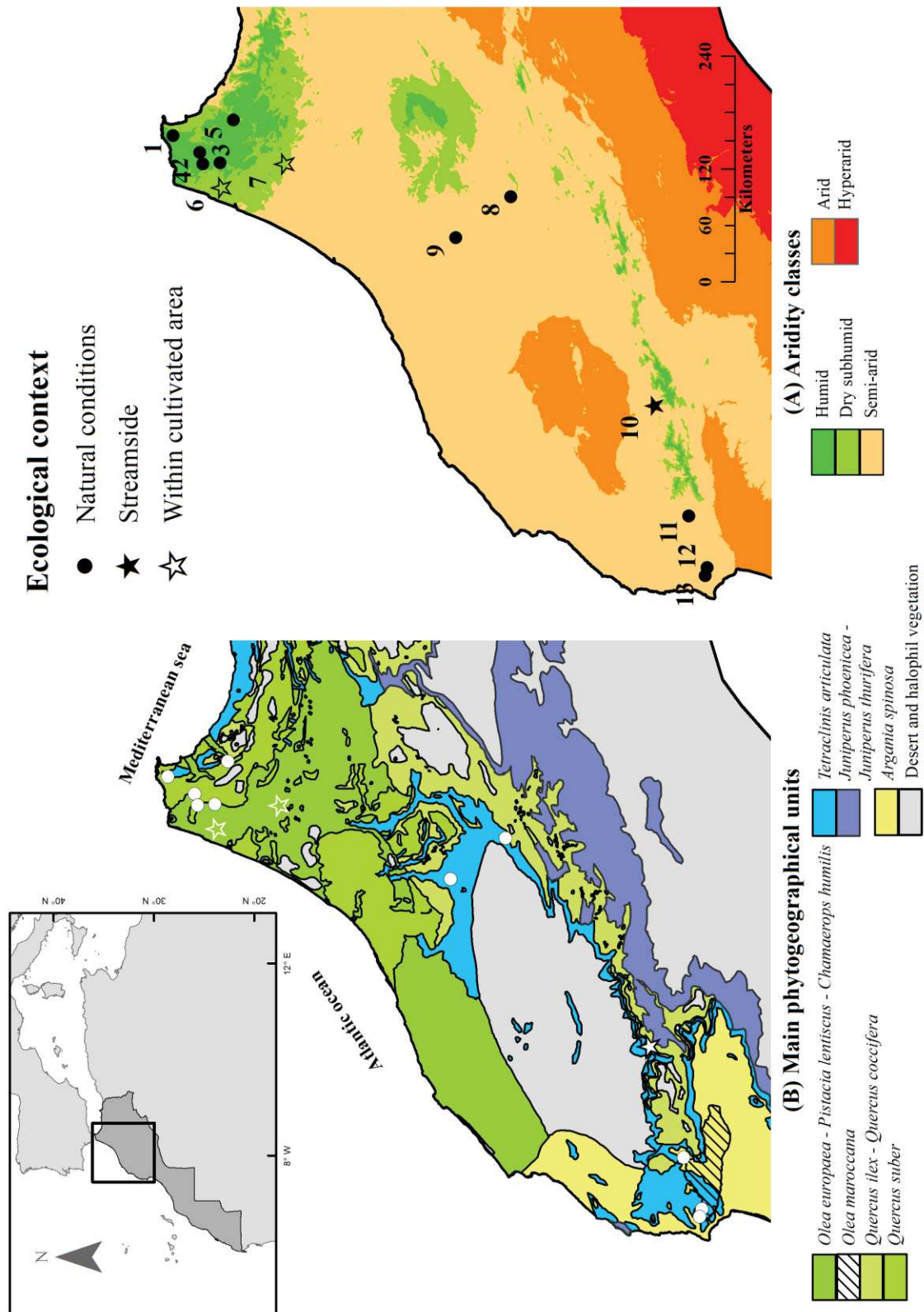


Figure 1. Biogeographical and bioclimatic context of *Olea europaea* populations (wild and Moroccan olive) from which wood samples were collected and analysed.

As in the entire Mediterranean basin, Moroccan wild olive plant communities seem to be greatly affected by global changes (worsening climatic conditions and increasing human pressure). In the current state of research, few studies directly carried out on wild forms (Terral et al., 2004; Kassout et al., 2019) have focused on the understanding of tree functioning in relation to changing and heterogeneous ecological conditions and on the assessment of tree resistance and vulnerability to global warming. However, such studies appear to be essential and justified at least for two fundamental aspects: (1) preservation and conservation of the local and regional biodiversity heritage (Besnard et al., 2018), (2) breeding for new varieties, particularly resistant to pathogen and climatic changes (Bosso et al., 2016; Gabaldón-Leal et al., 2017; De Ollas et al., in press).

The present study deals with the exploration in the wild olive tree through the two subspecies distributed in Morocco, *O. e.* subsp. *europaea* var. *sylvestris* and *O. e.* subsp. *maroccana*, of its ecological plasticity by the appraisal of variation of wood anatomical traits involved in sap conduction. It aims to bring new insight onto the functioning of tree, to understand how it optimizes the conduction of sap and resists to an increasing aridification of environmental conditions and therefore a decrease in water resources.

Material and Methods

Wood material

The plant material (351 samples) consists of wood samples collected from trees belonging to *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* (wild olive – WO) and *Olea europaea* subsp. *maroccana* (Moroccan olive – MO). From 13 populations (Fig. 1; Tables 1, 2; Supporting Information – Fig. 1) and several trees per population, wood samples were collected at different height of the trees in the form of branch sections.

Table 1. Geographical coordinates and mean climatic data of the sampled sites.

Site names	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)	MAT (°C)	TMA (°C)	TMI (°C)	MAP (mm/year)	AI
1. Tlat Taghramt	35.7889	-5.4681	293	16.9	29.5	6.3	801	0.708
2. Bni Harchim	35.5510	-5.6198	150	18	30.4	7.3	779	0.652
3. Bni Arous	35.3567	-5.7185	90	18.1	31.3	6.5	781	0.621
4. Dar Chaoui	35.5205	-5.7295	64	18.1	30	7.7	751	0.626
5. Dar Akouba	35.2305	-5.3095	322	17.7	32.3	5.6	774	0.611
6. Tni Sidi Yemeni ²	35.3526	-5.9580	126	17.7	30.4	6.1	765	0.609

7. Mesmouda ²	34.7499	-5.7341	196	18	33.9	5	805	0.586
8. El Ksiba	32.5745	-6.0442	900	16.6	36.7	1.4	721	0.465
9. Moulay Bouazza	33.1021	-6.4357	745	16.6	35.3	2.2	545	0.369
10. Asni ¹	31.2076	-8.0413	953	15.6	33.2	0.2	420	0.284
11. Argana	30.8716	-9.0973	1010	16.4	27.3	4.5	296	0.24
12. Immouzzzer	30.6973	-9.5891	595	16	25.5	5.2	307	0.268
13. Issi-Adgil	30.7161	-9.6649	353	16.7	25.1	6.4	286	0.253

Climatic variables were extracted from Worldclim database ([Fick and Hijmans et al., 2017](#)) and the CGIAR Global Aridity and PET database ([Zomer et al., 2007, 2008](#)), and abbreviated as follows: MAT: Mean annual temperature (C°); MAWM: mean annual temperature of the warmest month(C°); MACM: mean annual temperature of the coldest month(C°); MAP: mean annual precipitation (mm); AI: Aridity index (unitless, calculated as PET/MAP, PET: Potential evapotranspiration) ([UNEP, 1997](#)). ¹ Streamside population, ² Populations within Cultivated area

Table 2. Number of samples analyzed, and main ecological features per site.

Site names	ID Pop	Samples number	Bio-climate	Vegetation series (types)	VC %		Human disturbance
					Trees	Shrubs	
1. Tlat Taghramt	TLT	28	Subhumid /humid	Kermes oak matorral (<i>Quercus coccifera</i>)	50	50	GR: 0, WC: 2, GA: 2, FI: 1
2. Bni Harchim	BNH	24(3) ³	Subhumid /humid		10	50	GR: 0, WC: 2, GA: 3, FI: 0
3. Bni Arous	BNA	26	Dry subhumid	Matorral dominated by wild olive (<i>O. e. subsp. e. var. sylvestris</i>), pistachio mastic tree (<i>Pistacia lentiscus</i>) and Mediterranean dwarf palm (<i>Chamaerops humilis</i>)	10	60	GR: 0, WC: 2, GA: 2, FI: 1
4. Dar Chaoui	DAC	29	Dry subhumid		20	90	GR: 0, WC: 2, GA: 2, FI: 1
5. Dar Akouba	DAR	19	Dry subhumid		15	60	GR: 1, WC: 3, GA: 2, FI: 1
6. Tni Sidi Yemeni ¹	TNY	31	Dry subhumid		40	20	GR: 0, WC: 1, GA: 3, FI: 0
7. Mesmouda ¹	MES	31	Dry subhumid		60	30	GR: 1, WC: 2, GA: 2, FI: 1
8. El Ksiba	KSB	26	Semi-arid	Matorral with wild olive (<i>O. e. subsp. e. var. sylvestris</i>), barbary thuya (<i>Tetraclinis articulata</i>) and pistachio mastic tree (<i>Pistacia lentiscus</i>)	20	80	GR: 0, WC: 1, GA: 2, FI: 0
9. Moulay Bouazza	MBO	21	Semi-arid	Barbary thuya (<i>Tetraclinis articulata</i>) woodlands	20	5	GR: 0, WC: 1, GA: 3, FI: 0
10. Asni ²	ASN	29	Semi-arid	Barbary thuya (<i>Tetraclinis articulata</i>) and Phoenician juniper (<i>Juniperus phoenicea</i>) woodlands	20	70	GR: 0, WC: 2, GA: 3, FI: 0
11. Argana	ARG	33(11) ³	Semi-arid	Barbary thuya (<i>Tetraclinis articulata</i>), Argan tree (<i>Argania spinosa</i>) and Moroccan wild olive (<i>O. e. subsp. maroccana</i>) woodlands	10	30	GR: 0, WC: 2, GA: 3, FI: 0
12. Immouzzet	IMO	25	Semi-arid		20	30	GR: 0, WC: 2, GA: 3, FI: 0
13. Issi-Adgil	ISS	15	Semi-arid		40	80	GR: 0, WC: 1, GA: 2, FI: 0

Vegetation series (types) relates to Benabid and Fennane (1994). VC%: vegetation cover for tree and shrub layers, estimated following the Braun-Blanquet cover-abundance scale method (1932, 1964). Human disturbance were estimated on four scales: 0: absent, 1: low, 2: medium and 3: intense. GR: grafting (grafting on *O. e. subsp. e. var. sylvestris*), WC: wood cutting, GA: grazing, FI, fire frequency. Numbers of sampled are identical of those in Figure 1. ¹ Populations within Cultivated area, ² Streamside population, ³ numbers between brackets indicates additional samples from streamside location.

Only sections samples with the medulla in the center of the branch were retained to avoid that biomechanical constraints impact size of wood character. For each population, following the Braun-Blanquet method (1932, 1964) and using a quadrat with an area of 200 m², the vegetation cover was estimated by distinguishing trees and shrub layers. The herbaceous layer was not taken into consideration because the surveys were conducted over two years, never at the same time. Moreover, restricting the sampling on wood species was relevant due to similarities in growth forms between trees and shrubs. Anthropogenic disturbance as fire frequency, grazing, wood cutting and grafting on WO trees were also recorded.

Preparation of samples and transverse thin-sections

A sliding microtome (G.S.L.1, Microm International GmbH, Walldorf, Germany) was used to obtain thin transverse sections (8 µm) from wood samples. Histological preparations were then obtained by staining transverse sections with one to one mixture of Fast green (2%) and Safranin (1%) solutions. Sections were subsequently dehydrated using a series of ethanol solutions (96, 70 and 40%), washed with xylene (Schweingruber and Borner, 2018) and embedded in Canada balsam as permanent slides for forward observations and analysis.

Measurements of wood characters

Measurements were taken using a light transmission microscope connected to an image analysis system, adopting a quantitative eco-anatomy approach (Terral, 1996, 1997; Terral et al., 2004). This approach is based on measuring anatomical wood characters (or traits) followed by statistical analyses of data. Results are finally interpreted in a taxonomic, functional, biological and ecological perspective (Terral and Mengüal, 1999; Terral, 1997, 2000; Terral et al., 2004; Von Arx et al., 2016; Limier et al., 2018). For each wood samples whose diameter was previously measured (BD, mm), three anatomical characters involved in sap conduction underwent a quantitative eco-anatomical analysis for each wood sample: vessel density (DVS, Number of vessels/mm²; Fig. 2a), number of vessels joined in radial files (NVS, N/group of vessels; Fig. 2b) and vessel surface area (SVS, µm²; Fig. 2c). The measurements are taken in the youngest (peripheral) part of the wood (from 1 to about 3 years old) under a magnification of x100, x200 and x400 for DVS, NVS and SVS, respectively.

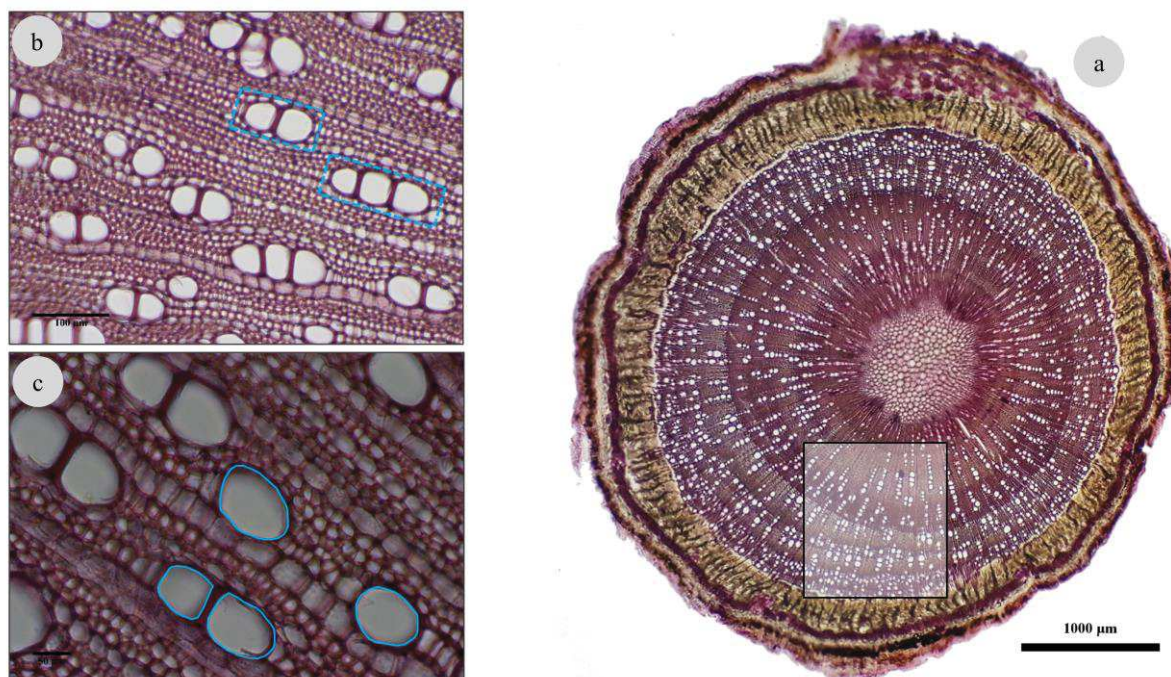


Figure 2. Wood anatomy of *Olea europaea* and measured anatomical characters (a. vessel density (DVS, Number of vessels/mm²); b. number of vessels joined in radial files (NVS, N/group of vessels); vessel surface area (SVS, µm²).

Reliability and reproducibility of measurements

For an optimal evaluation of anatomical traits involved is sap conduction and to obtain reliable mean values, numerous measurements were taken for each anatomical traits from test wood samples. Cumulative average curves were established, comparing the cumulative average with the number of measurements taken for each anatomical character. When the curve stabilizes, the corresponding number of measurements represents a reliable estimate of the mean value of the measured character.

In order to verify the absence or existence of errors that might affect the validity of measurements of wood anatomical traits, several tests were carried out over the course of different days: a sample measured by two operators and a sample measured two times by the same operator.

Statistical analysis of eco-anatomical data

Statistical analysis of the wood anatomical traits data were carried out after having (1) determined the number of measurements required to a reliable assessment of anatomical features, and (2) checked that the measurement errors were negligible using a parametric t-test

or non-parametric Mann-Whitney test carried out on data acquired by the same operator and two different operators.

Based on the hypothesis that age of branch (BD) has the greatest impact on wood anatomical features (Marguerie et al., 2010; Nicault et al., 2010; Limier et al., 2018) and, taking into account bioclimatic and ecological characters of each olive populations (WO and MO), two different statistical analytical approaches whose results will be confronted, were performed.

First, a Principal Component Analysis (PCA) was carried out using the 351 wood samples and 4 quantitative variables corresponding to the 3 anatomical characters implied in the sap conduction (DVS, NVS and SVS) and the branch diameter (BD). In order to quantify the extent and importance of SVS variance across different scales (sample, population, aridity, aridity and vegetation cover), a variance decomposition procedure was used. The 'lme' function in the 'nlme' package (Pinheiro et al., 2019) was used to fit a general linear model using the restricted maximum likelihood method (RMEL) across the studied levels (level!), then the 'varcomp' function in the 'ape' package (Paradis et al., 2004) was used to extract variance expressed at each level (group).

Once the impact of branch age on anatomical features is demonstrated and the anatomical character the more significantly linked to BD determined (Spearman correlation analysis), we carried out, population by population, a linear regression analysis. Normality of data was previously tested using the Shapiro-Wilk normality test. In the case of non-normal distributed data, they are Log-transformed. Finally, parameters of the linear models (y-intercept defining the elevation of the line and slope) were compared to each other, by the integration of the aridity index (AI, after UNEP, 1997), the growth ecological conditions (natural, streamside or cultivated areas), the vegetation context and the vegetation cover.

The second approach is to perform a Standardized Major Axis (SMA) regression (Warton et al., 2006, 2012) also known as reduced major axis slopes (Sokal and Rohlf, 1995). On the basis of 246 samples from wild olive trees growing in natural conditions (Tab. 1), SMA regression was used to analyse relationships between vessel surface area (SVS) and branch diameter (BD) by assessing the effect of aridity and vegetation cover on this potential interrelation. Three different classes based on the aridity index (UNEP, 1997) were first compared (Ca1: subhumid/humid; Ca2: dry subhumid; Ca3: semi-arid). In a second stage, the vegetation cover (VC) (only shrubs) was integrated allowing to test 7 distinct classes (Cavc1: subhumid/humid + medium VC (+33-66%); Cavc2: subhumid/humid + high VC (+66-100%) Cavc3: dry subhumid + high VC; Cavc4: dry subhumid + medium VC; Cavc5: semi-arid + high VC; Cavc6: semi-arid + medium VC; Cavc7: semi-arid + low VC (0-33%).

This approach allowed to describe the best-fit scaling relationship between the studied anatomical traits on log-log axes to compare scaling relationships among variables across different groups (Warton et al., 2012). The analysis was carried out using the R software (R 3.3.3; R Development Core Team, 2015). The *smatr* package version 3 was used (Warton et al., 2012) for the Standardized Major Axis (SMA) regressions.

Finally, in order to discuss specific anatomical strategies set up population by population by wild olive trees in a heterogeneous environment (aridity, plant formation and vegetation cover), we have investigated intra-population correlations among wood anatomical traits.

Results

Reliability, repeatability and reproducibility of measurements

For each anatomical characters involved in sap conduction, numerous measurements were taken on a test sample from the ‘Dar Chaoui’ population. Trait by trait, cumulative average curves were established, comparing the cumulative average with the number of measurements. When the curve stabilizes, the corresponding number of measurements represents a reliable estimate of the mean value of the measured anatomical character. The number of measurements required for an optimal evaluation is at least, 40 for both vessel surface area (SVS) and number of vessels joined in radial files (NVS), and 25 and 30 for vessel density (DVS) (Fig. 3).

The frequency distributions of vessel surface area (SVS) and vessel density (DVS) tested using the Shapiro-Wilk test follow a normal distribution (Supporting Information - Tables SI 1 and SI 2). Based on this results, mean comparisons were made using the parametric t-test. Results showed that eco-anatomical data acquired by the same operator during two distinct sessions or by two different operators do not differ significantly. In the case of number of vessels joined in radial files (NVS) that is not normally-distributed, a non-parametric Mann-Whitney test (Supporting Information - Table SI 3 and SI 4) was used and displayed that the different data sets are comparable. Finally, the measurements of the three anatomical characters are repeatable and the eco-anatomical analysis reproducible using these anatomical traits.

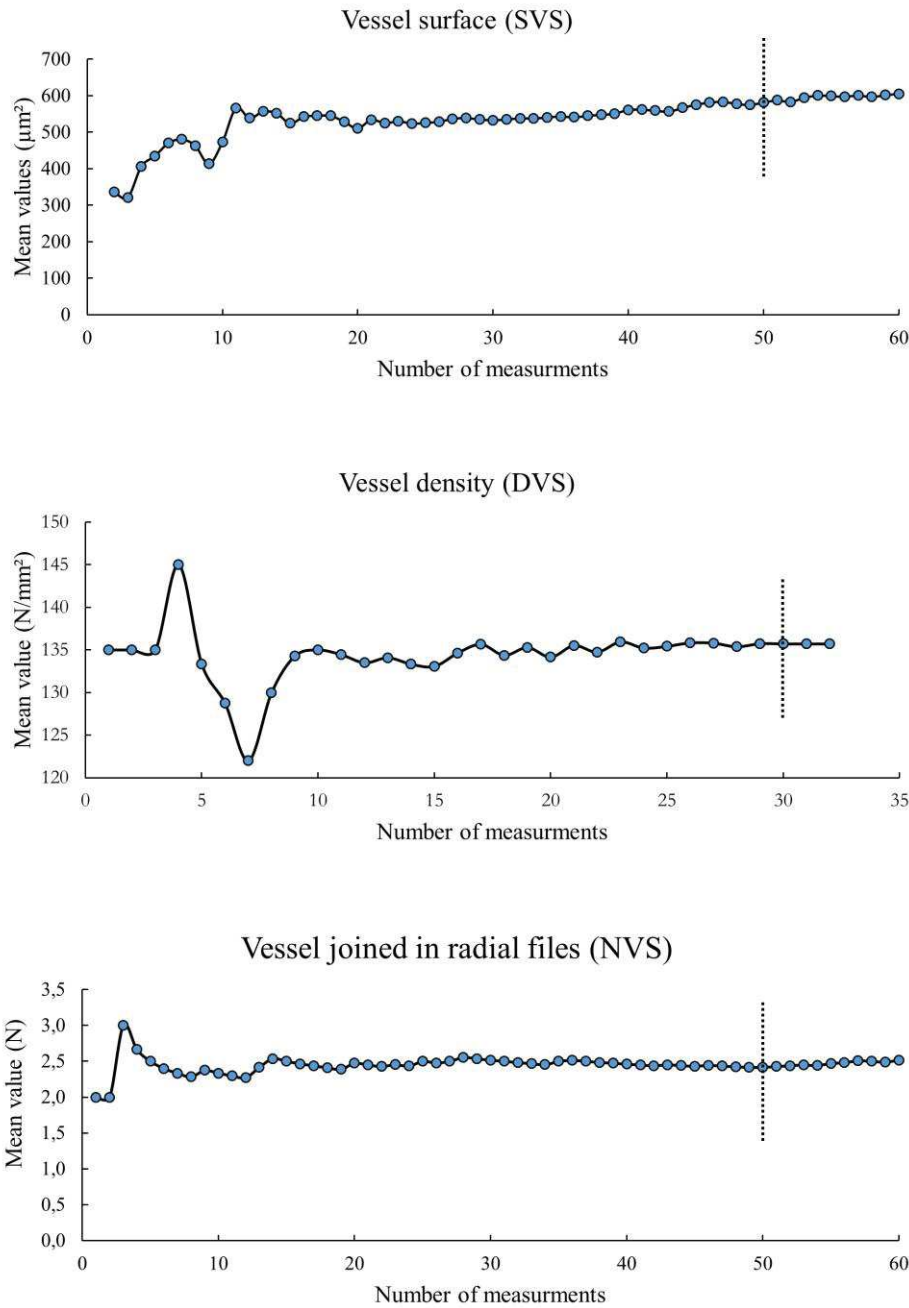


Figure 3. Cumulative average curves allowing us to estimate the number of measurements required for a reliable estimate of an anatomical character.

Variability of olive wood anatomical traits and identification of the driving factors

The quantitative eco-anatomical data are summarized in Supporting Information - Table SI 5. The Principal Component Analysis (PCA) undertaken on quantitative data from the eco-anatomical analysis of 351 samples from 13 populations showed the prevalence of the branch diameter (BD) in the overall anatomical variability (78.7% of variance explained by the first principal axes, Fig. 4). Distribution of individuals along the first axis (45.3%) is mainly

explained by differences in BD (Figs 4A-4B) to which SVS, as previously suggested, is the most significantly correlated anatomical character (Fig. 4C-4D). As a result, NVS and DVS, although they are also related to BD (Fig. 4D), contribute with a lesser impact and explain the distribution of individuals along the second axis (33.4% of variance) (Figs. 4A-4B).

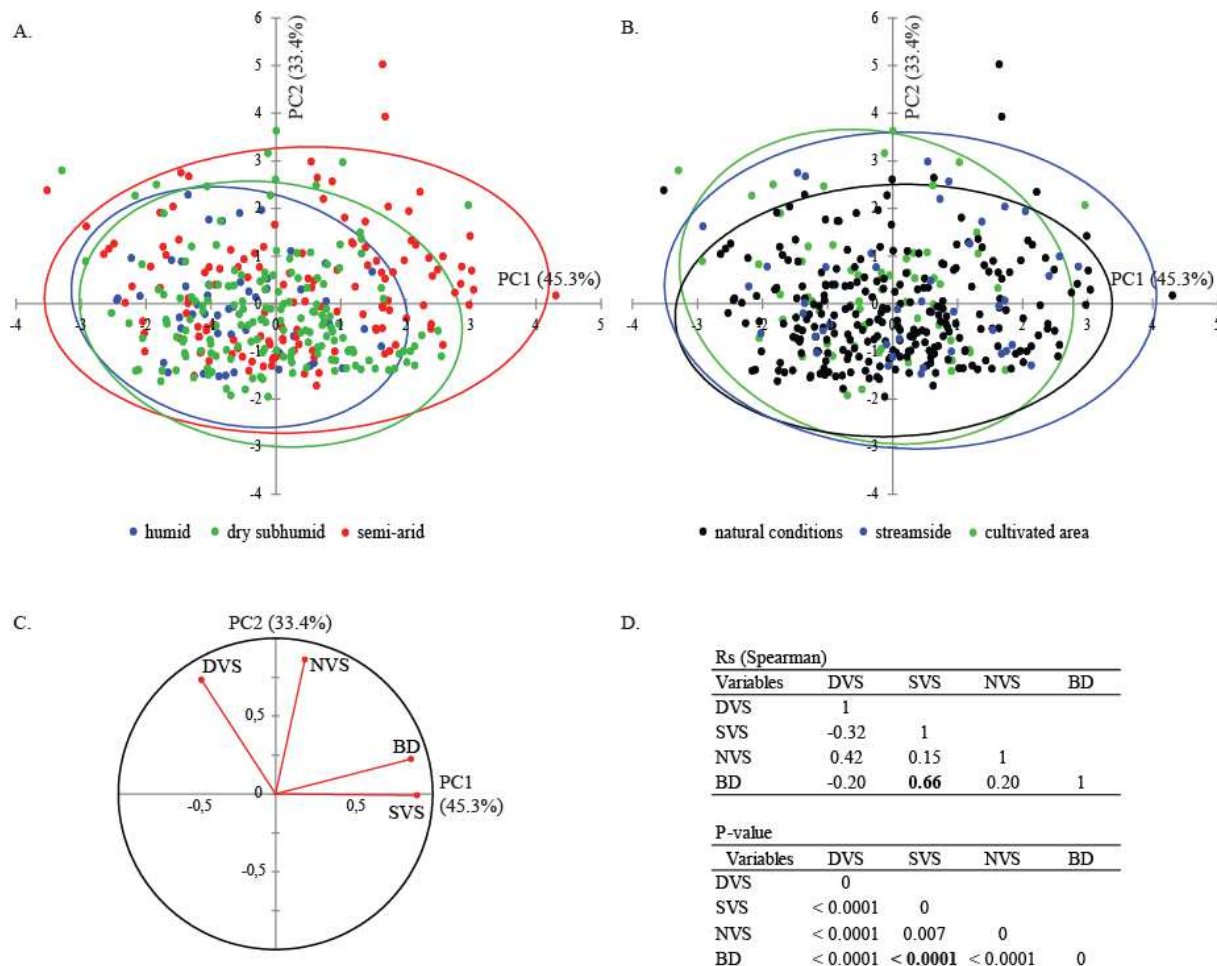


Figure 4. Principal Component Analysis biplot of axes 1 and 2 (78.7% of variability) of wood olive samples belonging to different categories (A. bioclimatic conditions; B. growing conditions). Correlations among anatomical variables (C. correlation circle; D. Spearman correlation coefficient) and contribution of variables in the definition of PCA axes (C) are also presented.

Furthermore, variance decomposition of SVS show that more than 32% of variance due to differences in the branch diameter, with less than 3% due to differences between populations or aridity and vegetation classes (Supporting Information - Table SI 6).

Table 3. Summary of the regression analysis relating vessel surface area (SVS) and branch diameter (BD) at the intra-population level. Results of the normality tests are given for the SVS and BD.

Population	Bioclimate	Growth conditions	Number of samples	Shapiro-Wilk normality test				Linear regression analysis: SVS = f(diameter)		
				Vessel Surface area (SVS, μm^2)		Branch diameter (cm)		R ²	F	P-value
				W	P-value	W	P-value			
Argana	semi-arid	Normal conditions	33 + 11*	0.949	0.122	0.943	0.084	0.52	33.73	< 0.0001
Bni Arous	subhumid	Normal conditions	26 + 3*	0.948	0.209	0.502	0.502	0.57	31.99	< 0.0001
Bni Harchim	humid	Normal conditions	24	0.94	0.199	0.97	0.708	0.49	18.98	< 0.0001
Dar Akouba	subhumid	Normal conditions	19	0.962	0.584	0.929	0.132	0.60	24.99	< 0.0001
Dar Chaoui	subhumid	Normal conditions	29	0.964	0.406	0.939	0.092	0.51	29.83	< 0.0001
El Ksiba	subhumid	Normal conditions	26	0.965	0.504	0.969	0.605	0.50	23.94	< 0.0001
Immouzzar	semi-arid	Normal conditions	25	0.944 ^a	0.18	0.926 ^a	0.072	0.69	51.64	< 0.0001
Issi-Adgil	semi-arid	Normal conditions	15	0.884	0.055	0.934	0.316	0.52	14.05	0.002
Moulay Bouazza	semi-arid	Normal conditions	21	0.951	0.354	0.931	0.141	0.54	22.11	< 0.0001
Tlat Taghramt	humid	Normal conditions	28	0.977	0.774	0.981	0.874	0.26	9.23	0.005
Asni	semi-arid	Streamside	29*	0.962	0.358	0.942	0.111	0.58	36.53	< 0.0001
Mesmouda	semi-arid / subhumid	Cultivated area	31**	0.963	0.354	0.942	0.093	0.46	22.74	< 0.0001
Tni Sidi Yemeni	subhumid	Cultivated area	31**	0.968	0.474	0.964	0.379	0.19	7.00	0.013

* individual growing in temporary stream border

**individuals in cultivation areas

^a Log-transformed data

Firstly, on the basis on the SVS and BD relationship evidenced by the PCA, a simple linear regression analysis was carried out for each population in order to model variations of SVS in relation to BD. Parameters on the 13 linear models (y-intercept defining the elevation of the line and slope) are then compared. After examining normality of data (Tab. 3) and the plots of residuals that do not revealed transgression of homoscedasticity (Appendix 5), the analyses showed significant correlations between SVS and BD (Tab. 3), and notable differences in y-intercept and slope of the fitted line among populations. As y-intercept and slope are strongly negatively correlated ($R^2=0.68$, $p=0.001$), only slope data are presented. Generally, semi-arid populations are characterized by a fitted line with a low slope, except for ‘Asni’ where trees grow in the border of intermittent streams (wadi) (Fig. 5A). *Olea europaea* subsp. *maroccana* populations from *Argania spinosa* woodlands, exhibited the lowest values of slope.

For the ‘Asni’ particular population, the slope appeared comparable to values defining populations from subhumid and humid bioclimatic conditions and characterized by a matorral-type vegetation such as ‘Bni Harchim’ and ‘Dar Chaoui’ (Fig. 5A). Then, compared to semi-arid populations from *Argania spinosa* and/or *Tetraclinis articulata* woodlands, dry subhumid and subhumid/humid populations may be defined by higher slope values. Nevertheless, the ‘Mesmouda’ and ‘Tni Sidi Yemeni’, both included in cultivated areas, may be considered as deviant populations as their slope values are equivalent to semi-arid ones (Fig 5A). As an overall trend in the variation of fitted-line slopes according to bioclimatic conditions seems to be evidenced, the relationship $\text{Slope} = f(\text{Aridity Index, AI})$ was modelled using a linear regression analysis. Only populations in natural conditions and for which the vegetation cover was put forward, were taken into consideration. Populations from streamside and cultivated areas considered as additional statistical individuals, were not used to define the model. A significant relationship between Slope of the fitted-line and AI was highlighted (Fig. 5B), showing finally that the increase in vessel surface area (SVS) according to the branch diameter (BD) is linked not only to bioclimatic conditions (Aridity Index) but also related to the state of the vegetation cover.

The second approach based to the Standardized Major Axis regression (SMA) showed that vessel surface area (SVS) was positively scaled against the branch diameter (BD) when taking into account all the samples from wild olive trees (WO and MO) growing in natural conditions. SMA fitted groups across aridity classes revealed differences in slopes (likelihood ratio statistic = 16.71, $df = 2$, $P < 0.05$) but not differ in y-intercept (Wald statistic = 3.304, $df = 2$, $P > 0.05$; Table 4A). SVS and BD relationships across aridity classes were positively correlated for the subhumid/humid (Ca1), dry subhumid (Ca2) and subhumid/humid class (Ca3) (Table 4A). Pair-

wise slope comparisons among aridity classes showed that samples from subhumid/humid Ca1 differ significantly from samples from dry subhumid Ca2 and semi-arid Ca3 conditions, respectively (Table 4B). With increasing aridity, the slope of SVS – BD linear relationship decreases from subhumid/humid conditions with a slope of 1.18 (95% CIs: 0.91– 1.53) to semi-arid condition with a slope of 0.652 (95% CIs: 0.57 – 0.73) (Table 4A).

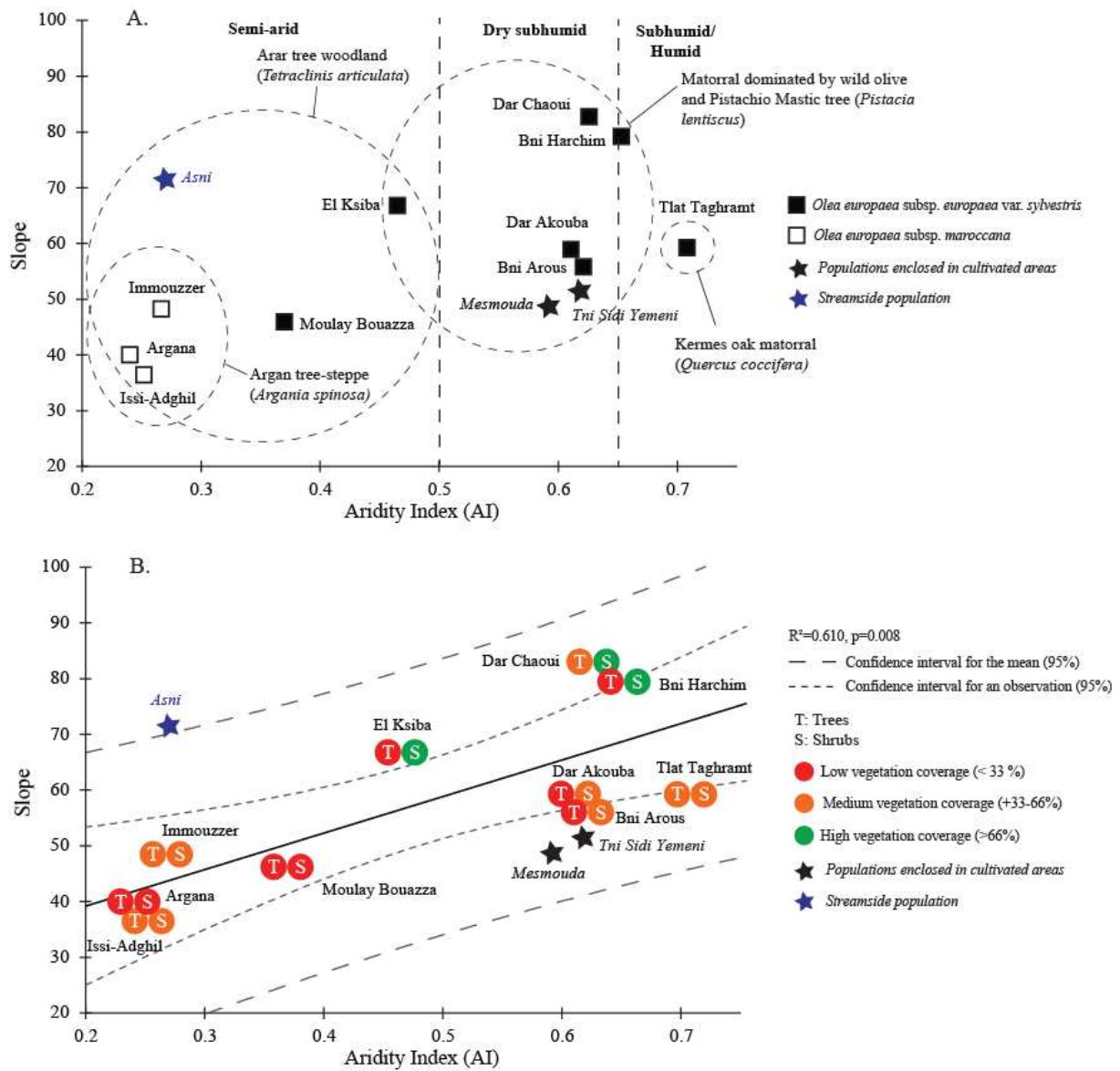


Figure 5. A. Biplot allowing to link population per population, the Aridity Index and slope of fitted lines from regression analysis relating vessel surface area (SVS) and branch diameter (BD). B. Linear regression model of variation in slope of fitted lines from regression analysis relating vessel surface area (SVS) and branch diameter.

Table 4. Log-log relationships between vessel surface area (SVS) and branch diameter (BD). Slopes, intercepts and 95% confidence intervals are given (A), and pair-wise comparisons of differences in Standardized Major Axis regression slopes for the regression between vessel surface area and branch diameter (B).

(A)

Bioclimate	n	r ²	P value	Slope (95% CIs)	Common slope	Intercept (95% Cis)	Common elevation
Subhumid/humid (Ca1)	52	0.28	<0.001	1.186 (0.91 – 1.53)	0.0002	2.215 (2.14 – 2.28)	0.191
Dry subhumid (Ca2)	74	0.52	<0.001	0.760 (0.63 – 0.90)		2.253 (2.18 – 2.32)	
Semi-arid (Ca3)	120	0.46	<0.001	0.652 (0.57 – 0.73)		2.255 (2.19 – 2.32)	
Pooled	246	0.44	<0.0001	0.758 (0.68 - 0.83)		2.241 (2.17 – 2.30)	

(B)

	Subhumid/humid (Ca1)	Dry subhumid (Ca2)	Semi-arid (Ca3)
Subhumid/humid (Ca1)	-	0.014	0.0001
Dry subhumid (Ca2)		-	0.397
Semi-arid (Ca3)			-

Bold values are significant at $P < 0.05$.

When testing differences across vegetation cover classes, SMAs showed differences in slope (likelihood ratio statistic = 28.01, $df = 6$, $P < 0.05$) and y-intercept (Wald statistic = 23.92, $df = 2$, $P < 0.05$) (Table 5A). SVS and BD relationships appear to be positive and significant for all the classes ('subhumid/humid + medium VC' (Cavc1), 'subhumid/humid + high VC' (Cavc2), 'dry subhumid + high VC' (Cavc3), 'dry subhumid + medium VC' (Cavc4), 'semi-arid + high VC' (Cavc5), 'semi-arid + medium VC' (Cavc6) and 'semi-arid + low VC' (Cavc7)) (Table 5A).

Table5. Log-log relationship between vessel surface area (SVS) and branch diameter (BD) between the studied samples grouped into seven groups according to their climatic and vegetation characteristics. Slopes, intercepts and 95% confidence intervals are given (A), and pair-wise comparisons of differences in Standardized Major Axis regression slopes and elevation for the regression between vessel surface area and branch diameter (BD).

(A)

CaVc	n	r ²	P value	Slope (95% CIs)	Common slopes	Intercept (95% Cis)	Common elevation
Cavc1	28	0.19	0.01	1.205 (0.83 – 1.73)	0.000009	2.18 (2.09 – 2.26)	0.0005
Cavc2	24	0.45	<0.01	1.160 (0.83 – 1.61)		2.254 (2.17 – 2.33)	
Cavc3	29	0.44	<0.01	0.85 (0.61– 1.18)		2.276 (2.20 – 2.35)	
Cavc4	45	0.60	<0.01	0.74 (0.61– 0.91)		2.238 (2.16 – 2.30)	
Cavc5	26	0.57	<0.01	0.74 (0.56– 0.98)		2.276 (2.20 – 2.34)	
Cavc6	40	0.60	<0.01	0.51 (0.42– 0.61)		2.306 (2.23 – 2.37)	
Cavc7	54	0.45	<0.01	0.70 (0.57– 0.85)		2.206 (2.13 – 2.28)	
Pooled	246	0.44	<0.0001	0.758 (0.68 - 0.83)		2.241 (2.17 – 2.30)	

(B)

	Cavc1	Cavc2	Cavc3	Cavc4	Cavc5	Cavc6	Cavc7
Cavc1	-	1.000	0.971	0.391	0.547	0.001	0.204
Cavc2		-	0.987	0.423	0.591	0.001	0.213
Cavc3			-	1.000	1.000	0.146	1.000
Cavc4				-	1.000	0.136	1.000
Cavc5					-	0.397	1.000
Cavc6						-	0.361
Cavc7							-

Bold values are significant at P<0.05.

Table 6. Pearson correlation coefficient between anatomical traits and branch diameter at the intra-population level for all the studied populations. Bold values are significant at $\alpha=0.05$.

Sites	Traits	DVS	SVS	NVS	Sites	Traits	DVS	SVS	NVS
1 (n=28)	DVS	1			2 (n=24+3)	DVS	1		
	SVS	-0.400	1			SVS	-0.279	1	
	NVS	0.331	0.030	1		NVS	0.247	-0.004	1
	BD	-0.303	0.512	0.081		BD	-0.341	0.699	-0.215
3 (n=26)	DVS	1			4 (n=29)	DVS	1		
	SVS	-0.491	1			SVS	-0.139	1	
	NVS	0.081	-0.198	1		NVS	0.357	-0.005	1
	BD	-0.694	0.756	-0.282		BD	-0.240	0.724	0.121
5 (n=19)	DVS	1			6 ^a (n=31)	DVS	1		
	SVS	-0.738	1			SVS	-0.651	1	
	NVS	0.000	0.056	1		NVS	0.217	0.076	1
	BD	-0.592	0.771	0.223		BD	-0.206	0.441	0.010
7 ^a (n=31)	DVS	1			8 (n=26)	DVS	1		
	SVS	-0.600	1			SVS	0.017	1	
	NVS	0.050	0.203	1		NVS	0.605	0.189	1
	BD	-0.614	0.620	0.344		BD	0.007	0.707	0.440
9 (n=21)	DVS	1			10 ^b (n=29)	DVS	1		
	SVS	-0.412	1			SVS	-0.381	1	
	NVS	0.631	-0.001	1		NVS	0.454	0.145	1
	BD	-0.609	0.733	-0.147		BD	-0.221	0.758	0.481
11 (n=33+11)	DVS	1			12 (n=25)	DVS	1		
	SVS	-0.444	1			SVS	-0.006	1	

	NVS	0.199	0.208	1		NVS	0.255	0.493	1
	BD	-0.291	0.605	0.364		BD	0.146	0.821	0.806
	DVS	1							
13 (n=15)	SVS	-0.122	1						
	NVS	0.683	0.297	1					
	BD	0.202	0.721	0.452					

For site numbers and characteristics see table 1 and 2. Numbers of samples per site are given between brackets, which bold numbers are samples in streamside conditions. ^a Populations within Cultivated area, ^b Streamside population,

Pair-wise slope comparisons among the 7 classes show that samples from semi-arid and medium vegetation cover conditions (Cavc6) differ significantly from samples from subhumid/humid and medium VC (Cavc1) and subhumid/humid and high VC (Cavc2) respectively (Table 5B). Pair-wise y-intercept comparisons show that samples from semi-arid and medium vegetation cover conditions (Cavc6) may be clearly distinguished from samples affiliated to the ‘dry subhumid and medium VC’ class (Cavc4) and to ‘semi-arid and low VC’ class (Cavc7), respectively (Table 5C).

Intra-population correlations among anatomical traits (Table 6)

At the intra-population level, a negative correlation between ‘vessel surface area’ (SVS) and ‘vessel density’ (DVS) was recorded for populations situated in subhumid/humid and dry subhumid conditions, except the ‘Bni Harchim’ and ‘Dar Chaoui’ populations. Only the semi-arid ‘Argana’ population where several trees grow streamside, displayed such correlation. A significant positive correlation between SVS and ‘number of vessels joined in radial files’ (NVS) seems to characterize a single population (‘Immouzzar’ - semi-arid conditions). Finally, 3 populations (El Ksiba, Moulay Bouazza and Issi-Adghil) under semi-arid bioclimatic conditions displayed a positive and significant correlation between DVS and NVS.

Discussion

Olea europaea (WO and MO in our study area), is well-adapted to the Mediterranean climate globally characterized by mild to cool winters and, dry and hot summers (from May-June to September-October). These subspecies are tolerant to drought and able to sustain a large water deficit to maintain a sufficient metabolic activity for survival, flowering and development of fruits. Morphological, anatomical and physiological mechanisms allow them to resist to low water resources and atmospheric humidity, high solar radiation, temperatures and evapotranspiration rates. Small size, high reflectivity, a vertical display and a paraheliotropic movement allow leaves to limit the amount of incident radiations and the subsequent increase of the internal temperature (Mariscal et al., 2000; Connor, 2005). Many features contribute to an effective stomatal transpiration control such as a small size and a relative high density of the stomata occurring only on the abaxial side (Connor, 2005). Wild olive (WO) leaf traits such as the dry matter mass, the surface area, the leaf thickness, the water content and stomata density, analysed in Moroccan populations along an aridity gradient, were found that leaf traits are to be strongly related to ecological parameters among which aridity and may be considered as

keys elements for understanding physiological tolerance and adaptation to drought of Mediterranean species among which *Olea europaea* (Gates, 1980; Michaletz et al., 2015; Kassout et al., 2019).

Moreover, WO and MO displays identical wood anatomical features, categorized as diffuse-porous on the basis of constitutive elements involved in sap conduction, mainly vessels. Vessels are more or less numerous, isolated or mainly joined in radial lines of 2 to 5-7. Previous studies have demonstrated that patterns of variation in ‘vessel density’ and ‘vessel surface area’ in WO and MO are mainly driven by thermoclimatic parameters and mean rainfall respectively, according to the same reaction norms (Terral and Mengüal, 1999; Terral et al., 2004). From both ecological and functional viewpoints, wood anatomy in *Olea europaea* could be considered as a dynamic compromise between water transport efficiency by setting up large vessels and safety of sap conduction with narrower, numerous and joined vessels to limit cavitation or embolism risks and structural support (Terral et al., 2004). Rays are uni- to biseriate, the latter most common and the axial parenchyma is paratracheal. Growth ring boundaries are generally distinguishable in immature wood, such as in young branches and twigs which are still free of any mechanical constraint. But, in mature wood of the trunk and older branches, growth rings are indistinct owing to a heterogeneous cambium functioning on its circumference, and biomechanical constraints linked to orientation and weight of the branch (Terral, 2000).

Our results showed an overall increase in vessel size assessed through the measurement in wood transverse section of the vessel surface area (SVS), according to the branch diameter (BD) and thus, to the age of branch and the age of the vascular cambium. In the tree, the increase in vessel size is globally linked to the increasing volume of the plant parts to innervate by sap, namely to the axis apices and finally leaves carried by the last two or more rarely three growth-units. Thereby, the growth and development of tree and consequently the cambium functioning seem to induce an overall increase in conductance area. Moreover, related to the age of branch, it appeared that the vascular cambium provided in general a wood with a lower density of vessels (DVS) (Fig. 4) and of lesser density, from a mechanical point of view. Nevertheless, the overall relationship and thus the standard trade-off between vessel SVS and DVS was not recorded in all the populations (Appendix 6) (Anderegg et al., 2015). Most of the populations that do not suffer of high hydric deficit (subhumid / humid and dry subhumid populations (except ‘Bni Harchim’ and ‘Dar Chaoui’) as well as individuals from the ‘Argana’ population (where some trees grow streamside) have revealed a negative correlation between SVS and DVS. For these stations mainly distributed in Northern Morocco and characterized by a matorral-type

vegetation, a compromise between SVS and DVS allows to maintain a relative constant sap conductance and thus water supply. The overall increase in vessel size related to the age of the vascular cambium was already evidenced in other species with distinct structure wood type, such as Mediterranean evergreen oaks (holm oak, *Quercus ilex* and cork oak, *Quercus suber* – semi-ring porous wood) (Voulgaridis, 1990; Leal et al., 2007), recently in grapevine (*Vitis vinifera* – ring porous wood) (Limier et al., 2018) and argan tree (*Argania spinosa* – diffuse porous wood) (Ros et al., in prep.).

More precisely, at the intra-population level, variations in SVS in relation to BD modelled independently using simple regression analysis and a SMA regression approach have shown that increase in size of vessel is modulated according to aridity (AI) and other environmental local factor such as additional water resources provided by temporary streams and the vegetation cover playing an important role in the level of evapotranspiration (Fig. 5; Fig. 6; Appendix - regressions and residuals). Until now, without taking into account the age of the branch, authors demonstrated that unfavorable conditions for tree growth could result in a decrease in vessel size and correlatively, in an increase in vessel density (Van Den Oever et al., 1981; Baas, 1982; Carlquist, 1988). It has been reported that vessel size in evergreen Mediterranean wood trees such as olive and oaks is strongly influenced by seasonal or annual precipitations (Terral and Arnold-Simard, 1996; Terral, 1997; Terral and Mengüal, 1999; Figueiral and Terral, 2002; Terral et al., 2004 for the olive and, Eckstein and Frisse 1979; Woodcock, 1989; Garcia-Gonzalez and Eckstein, 2003 for oaks). The anatomical response is even more important when trees are irrigated, as shown by Terral and Durand (2006) in the case of cultivated olives.

At the intra-population level, variations in slope of the linear models and antagonistically, in y-intercept appear significantly explained by aridity. For WO and MO, the more aridity (low value of AI) is suffered by populations, the lower value of slope and the high value of y-intercept are shown. But, within comparable bioclimatic and vegetation formation conditions, slope varies according to (1) the existence of additional water resources provided by an intermittent stream (example of ‘Asni’ population) (Fig. 5A), (2) the vegetation cover (Fig. 5B). In the last case, the degradation of the tree and mainly of the shrub layer (examples of ‘Mesmouda’ and ‘Tni Sidi’ Yemeni, under dry subhumid conditions and located in non-irrigated cereal crops) induces a strong potential evapotranspiration increase and an extreme disappearance of water resources at the local scale. From a functional point of view, a trend of changes in sap conduction strategy and trade-off between xylem efficiency and safety, modulated by the cambium functioning may be evidenced from olive trees under favorable

conditions regarding water resources (dry subhumid, subhumid / humid, semi-arid streamside conditions) to trees under drought stress (semi-arid and dry subhumid in non-irrigated cultivation conditions) (Fig. 7).

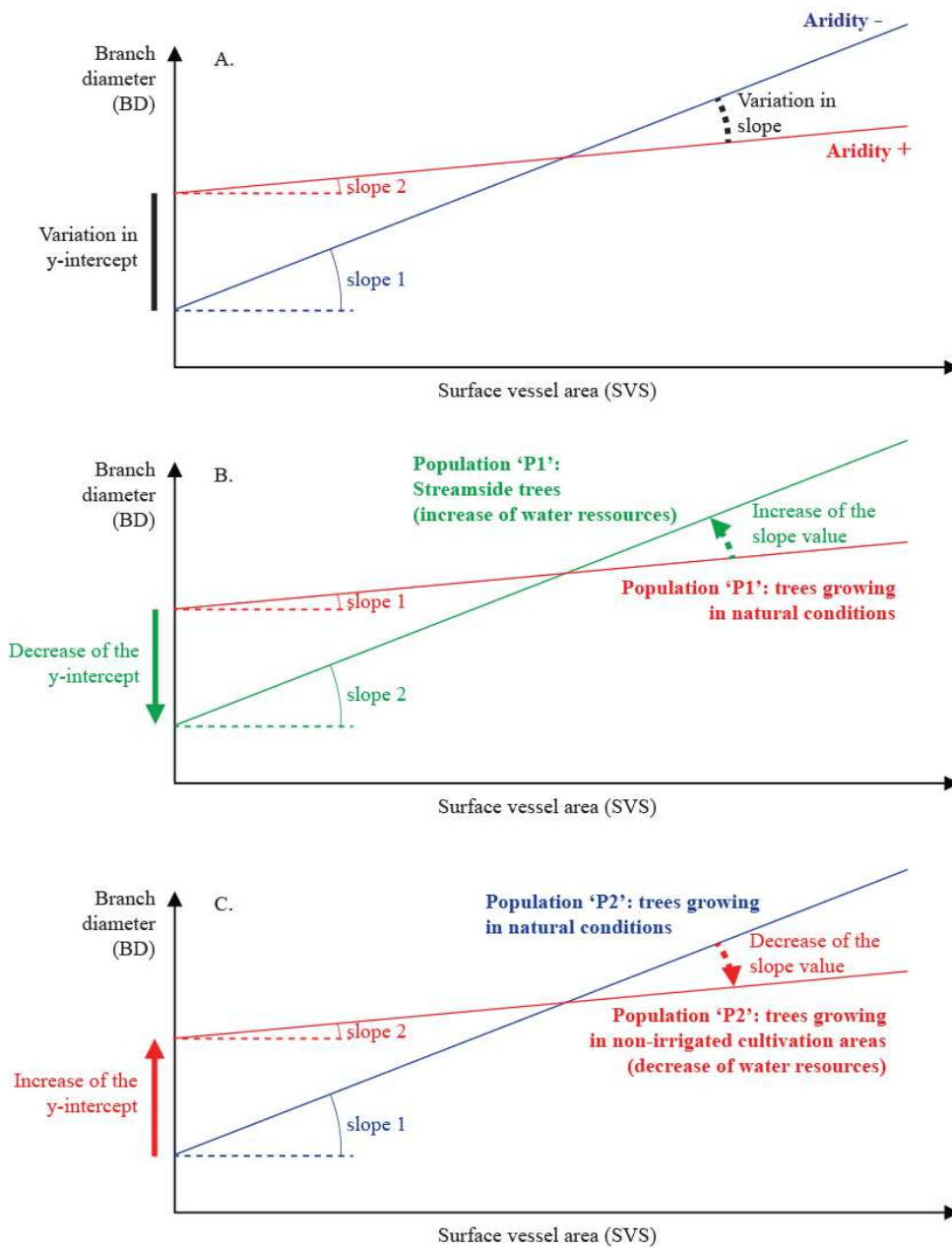


Figure 7. Conceptual summary of variations in slope and intercept of linear models relating Surface Vessel area (SVS) and branch diameter according to water resources (A. in natural conditions; B. in streamside conditions; C. in non-irrigated cultivation areas).

Compared to individuals growing in optimal conditions, olive trees under lower water resources seem, early during the branch development, rely on a higher hydraulic conductivity whose the linear trend of increase over branch growth appears to be moderate as the results of higher risks of drought-induced embolism (Fig. 7). These theoretical model pinpoints the risks incurred by the olive tree in the case of increase in frequency of drought periods, in particular the inability of the cambium to produce sufficiently large vessels to initiate the growth of young axes and to allow these axes to develop thanks to a sufficient and increasing amount of sap. The inability to produce larger vessels during development of growth unit could be lethal to the branch to trees and thus to populations.

Conclusions

These variations in sap conduction strategy and conductivity trends shed light on the anatomical plasticity of olive wood, namely the adaptation of the performances of sap conduction in a heterogeneous and geographically changing environment. In the future, they will be used to model Mediterranean vegetation response to climate changes mainly as the ongoing aridification. It can be already assumed that the populations located at the Southern limit of the distribution area, impacted by drought stress and human disturbances, whose trend of increase in vessel tends towards the horizontal, are threatened since their individuals will not be able to provide a sufficient volume of sap necessary for their growth and development.

Such results are very important to understand the way olive uses the water resources and could complement our knowledge by bringing new insights on the trees mechanisms to resist and survive in conditions of limited water availability.

Acknowledgements

This research was funded by the TOUBKAL (15/04, n°32525WH, 2015-2017) project and the International Associated Laboratory - EVOLea (INEE CNRS, France – Morocco). This work was also supported by PhD fellowship from the Moroccan Ministry of Research granted to Jalal Kassout (Excellency research grant - 024UAE2014). The authors thank members of the International Associated Laboratory - EVOLea (INEE CNRS, France – Morocco), BioAgrobiodiversity team members, Sylvie Hurtrez and Christelle Hély Alleaume for helpful discussions and comments. This is the ISEM contribution n°ISEM-XXX.

Authors' contributions

JFT and MA conceived the study; JK, JFT and MA designed experiments and methodology; all the coauthors collected the material; JK, MA, HB, BL, JR and JFT collected the data; JK and JFT analysed the data; JK and JFT led the writing of the manuscript.

References

Anderegg, WRJ. & Meinzer, FC. (2015). Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. In U. Hacke (eds.), *Functional and ecological xylem anatomy* (pp. 235-253). Springer.

Ater, M., Barbara, H. & Kassout, J. (2016). Importance des variétés locales, de l'oléastre et des pratiques traditionnelles de l'oléiculture dans la région de Chefchaouen (Nord du Maroc). In M. Ater, L. Essalouh, H. Ilbert, A. Moukhli & B Khadari (Eds.), *L'Oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques* (pp. 109-121). Montpellier: CIHEAM – Options Méditerranéennes A (118).

Aumeeruddy-Thomas, Y., Hmimsa, Y., Ater, M. & Khadari, B. (2014). Beyond the divide between wild and domesticated: spaciality, domesticity and practices pertaining to fig (*Ficus carica* L.) and olive (*Olea europaea* L.) agroecosystems among Jbala communities in Northern Morocco. In A. Chevalier, E. Marinova, L. Peña-Chocarro (Eds.), *Plants and People. Choices and diversity through time* (pp. 191-197). Oxford: Oxbow Books (EARTH).

Baas P. (1982). Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy – History and new perspectives in wood anatomy. P. Baas (Ed, Nijhoff/Junk Publishers, The Hague. 252 p.

Benabid A. (1984). Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). Trav. Inst. Se, série Botanique, 34, 1-64.

Benabid A. and Fennane M. (1994). Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14, 21-97.

Besnard G., Garcia-Verdugo C., Rubio de Casas R., Treier U.A., Galland N. and Vargas P. (2008). Polyploidy in the olive complex (*Olea europaea*): evidence from flow cytometry and nuclear microsatellite analyses. *Annals of Botany* 101 (1), 25-30.

Besnard, G. & Terral, J.-F. & Cornille, A. (2018). On the origins and domestication of the olive: A review and perspectives. *Annals of Botany*, 121, 385-403. [https://doi: 10.1093/aob/mcx145](https://doi.org/10.1093/aob/mcx145).

Braun-Blanquet (1932). *Plant sociology: The study of plant communities*. Hafner Publishing Company, New York, 439 p.

Braun-Blanquet J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* (3rd edition). Springer, Wien - New-York, 865 p.

Bosso L., Di Febbraro M., Cristinzio G., Eoina A. and Russo D. (2016). Shedding light on the effects of climate change on the potential distribution of *Xylella fastidiosa* in the Mediterranean basin. *Biological Invasions*. [https://doi: 10.1007/s10530-016-1118-1](https://doi.org/10.1007/s10530-016-1118-1).

Carlquist, S. (1988). *Comparative Wood Anatomy - Systemic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer Verlag, Berlin.

Cramer W., Guiot J., Fader M., Garrabou J., Gattuso J.-P., et al. (2018). Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8 (11), 972 - 980. [https://doi: 10.1038/s41558-018-0299-2](https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2).

Connor, D. (2005). Adaptation of olive (*Olea europaea* L.) to water-limited environments. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1181–1189. [https://doi: 10.1071/AR05169](https://doi.org/10.1071/AR05169).

De Ollas C., Morillón R., Fotopoulos V., Puértolas J., Ollitrault P., Gómez-Cadenas A., Arbona V. (2019). Facing Climate Change: Biotechnology of Iconic Mediterranean Woody Crops. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00427>

Eckstein D. and Frisse E. (1979). Environmental influences on the vessel size of beech and oak. *IAWA Bulletin*, 2-3, 36-37.

FAO and Plan Bleu report (2018). State of Mediterranean forests 2018. The Food and Agriculture Organization of the United Nations and Plan Bleu, regional activity center of UN Environment/Mediterranean Action Plan, Roma, Italy. 331 p.

Figueiral and Terral, 2002 Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Review* 21 (4), 549-558. [https://doi: 10.1016/S0277-3791\(01\)00022-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00022-1).

Gabaldón-Leal C., Ruiz-Ramos M., de la Rosa R., León L., Belaj A., Rodríguez A., Santos C. and Lorite IJ. (2017). Impact of changes in mean and extreme temperatures caused by climate change on olive flowering in southern Spain. *International Journal of Climatology*, 37 (S1), 940-957. <https://doi.org/10.1002/joc.5048>

García-González, I. & Eckstein, D. (2003). Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology*, 23, 497–504.

Garcia-Verdugo C., Fay M .F., Granado-Leal C., De Casas R.R., Balaguer L., Besnard G. and Vargas P. (2009). Genetic diversity and differentiation processes in the ploidy series of *Olea europaea* L.: a multiscale approach from subspecies to insular populations. *Molecular Ecology* 18 (3), 454-467.

Gates D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag, Berlin, 611 p.

Green PS. (2002). A revision of *Olea* (Oleaceae). *Kew Bulletin* 57, 91-140.

Haouane H. (2012). Origines, domestication et diversification variétale chez l'olivier (*Olea europaea* L.) à l'ouest de la Méditerranée. PhD thesis, Montpellier SupAgro, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Morocco. 323 p.

Fick S.E. and Hijmans R.J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, [https:// DOI: 10.1002/joc.5086](https://doi.org/10.1002/joc.5086)

Hmimsa Y. and Ater M. (2008). Agrodiversity in the traditional agrosystems of the Rif mountains (North of Morocco). *Biodiversity: Journal of Life on Earth* 9 (1-2), 78–81. <http://dx.doi.org/10.1080/14888386.2008.9712890>

Ilbert, H. and Lamina, O. (2016). La question de l'origine dans les marchés oléicoles mondialisés : mirage ou réalité ? In M. Ater, L. Essalouh, H. Ilbert, A. Moukhli & B Khadari (Eds.), *L'Oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques* (pp. 109-121). Montpellier: CIHEAM – Options Méditerranéennes A (118).

Kaniewski D., Van Campo E., Boiy T., Terral J.-F., Khadari B. and Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidence from the Middle East. *Biological Review*. [https://doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00229.x](https://doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00229.x)

Kassout, J., Terral, J.-F., Hodgson, J. & Ater, M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE* 14(7): e0219908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219908>

Leal, S., Sousa, V. & Pereira, H. (2007). Radial variation of vessel size and distribution in cork oak wood (*Quercus suber* L.). *Wood Science and Technology*, 41, 339-350. <https://doi:10.1007/s00226-006-0112-7>.

Limier B., Ivorra S., Bouby L., Figueiral I., Chabal L., Cabanis M., Ater M., Lacombe T., Ros J., Bremond L., Terral J.-F. (2018). Documenting the history of the grapevine and viticulture: A quantitative eco-anatomical perspective applied to modern and archaeological charcoal. *Journal of Archaeological Science*, 100, 45-61.

Marguerie, D., Bernard, V., Bégin, Y., Terral, JF., 2010. Dendroanthracologie, In : Payette S., Filion L. (Eds.), *La Dendroécologie: Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Québec, Québec, pp. 311-347.

Mariscal, M. J., Orgaz, F. & Villalobos, F. (2000). Modeling and measurement of radiation interception by olive canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100, 183-197. [https://doi:10.1016/S0168-1923\(99\)00137-9](https://doi:10.1016/S0168-1923(99)00137-9).

Médail F., Quézel P., Besnard G. and Khadari B. (2001). Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. ssp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas et al., a relictual olive tree in south-west Morocco. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137, 249-266.

Michaletz ST, Weiser MD, Zhou J, Kaspari M, Helliker BR and Enquist BJ. (2015). Plant Thermoregulation: Energetics, Trait–Environment Interactions, and Carbon Economics. *Trends Ecol Evol.* 30, 714–724. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.006>

Nicault, A., Bégin, Y., Guiot, J. (2010). Standardisation des séries dendrochronologiques, In: Payette S., Filion L. (Eds.), *La Dendroécologie: Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Québec, Québec, pp. 199-227.

Paradis E., Claude J. and Strimmer K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R Language. *Bioinformatics* 20 (2), 289-290. <https://doi:10.1093/bioinformatics/btg412>

Pinheiro J., Bates D., Debroy S., Sarkar D., R Core Team (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-141. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Quintana-Seguí P., Martin E., Sánchez, Zribi M., Vennetier M., Vicente-Serrano S. and Vidal J.-P. (2016). Drought: observed trends, future projection. In: J.-P. Moatti and S. Thiébaud eds. *The Mediterranean region under climate change. A scientific update*. IRD eds., Marseille, France. pp. 123-131. <https://doi:10.4000/books.irdeditions.23157>.

R Development Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Ros J., Terral J.-F., Ivorra S., Kassout J., Ruas M. -P., Ettahiri A.S., Fili A. and van Staëvel J.-P. (in prep.). First insights into the eco-anatomical plasticity and the exploitation and use of the

Argan tree wood (*Argania spinosa* (L.) Skeels) at the local geographical scale (Îgîlîz, Tifigit, Morocco) during the Middle Ages.

Schweingruber F.H. and Borner A. (2018). The plant stem. A microscopic aspect. Springer. 207 p.

Sofo, A., Manfreda, S., Fiorentino, M., Dichio, B. & Xiloyannis, C. (2008). The olive tree: a paradigm for drought tolerance in Mediterranean climates. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 12, 293–301. <https://doi.org/10.5194/hess-12-293-2008>

Sokal R.R. and Rohlf F.J. (1995). Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3rd Edition, W.H. Freeman and Co., New York. 776 p.

Terral, J.-F. & Arnold-Simard, G. (1996). Beginnings of olive cultivation in Eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quaternary Research*, 46, 176-185.

Terral, J.-F. (1997). Débuts de la domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale, mise en évidence par l'analyse morphométrique appliquée à du matériel anthracologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324 (5), 417-425.

Terral, J.-F. & Mengüal, X. (1999). Reconstruction of Holocene climate in southern France and eastern Spain using quantitative anatomy of olive wood and archaeological charcoal. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 153, 71-92. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(99\)00079-6](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00079-6)

Terral, J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 27, 127-133. <https://doi.org/10.1006/jasc.1999.0444>

Terral, J.-F., Badal, E., Heinz, C., Roiron, P., Thiébault, S. & Figueiral, I. (2004). A hydraulic conductivity model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, 85 (11), 3158-3165. <https://doi.org/10.1890/03-3081>

Terral, J.-F. & Durand, A. (2006). Bio-archaeological evidence of olive tree (*Olea europaea* L.) irrigation during the Middle Ages in Southern France and North Eastern Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 33, 718-724. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2005.10.004>

UNEP (1997). World Atlas of desertification. Edited by Middleton L, Thomas D (eds), 2nd edition. Arnold, London. 182 p.

Van den Oever L., Baas P. and Zandee M. (1981). Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bull.*, new series 2, 3 – 24.

Vargas P., Muñoz Garmendia F., Hess J. and Kadereit J. (2001) *Olea europaea* subsp. *guanchica* and subsp. *maroccana* (Oleaceae), two new names for olive tree relatives. *Ann. Jard. Bot. Madrid* 58, 360–361.

Von Arx G., Crivellaro A., Prendin A.L., Cuter K. and Carrer M. (2016). Quantitative wood anatomy – Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7: article 781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>

Warton D.I., Duursma R. A., Falster D.S. and Taskinen S. (2012). SMATR 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 257-259. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>

Warton D.I., Wright I.J., Daniel S. Falster D.S. and Westoby M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Review* 81, 259–291. <https://doi.org/10.1017/S1464793106007007>

Voulgaridis, E. (1990). Wood cell morphology characteristics of some oak species and mediterranean shrubs. *European Journal of Wood and Wood Products*, 48, 261-267. <https://doi.org/10.1007/BF02626512>.

Woodcock DW. (1989). Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Revue canadienne de recherche forestière* 19(5), 639-644. <https://doi.org/10.1139/x89-100>

Zomer R.J., Bossio D.A., Trabucco A., Yuanjie L., Gupta D.C. and Singh V.P. (2007). *Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India*. Colombo, Sri Lanka: International Water Management Institute. Pp. 45. (IWMI Research Report 122).

Zomer R.J., Trabucco A., Bossio D.A., van Straaten O. and Verchot L.V. (2008). *Climate Change Mitigation: A Spatial Analysis of Global Land Suitability for Clean Development Mechanism Afforestation and Reforestation*. *Agric. Ecosystems and Envir.* 126, 67-80.

Additional supporting information (SI) :









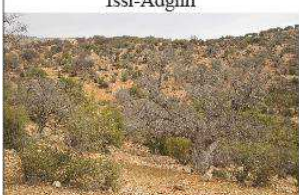
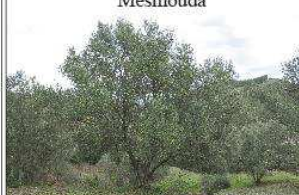
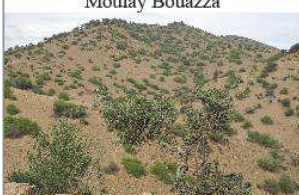
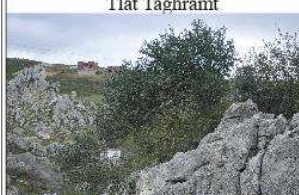
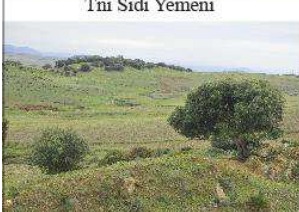
<p>Argana</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 30.8716; -9.0973 - Alt (m): 1010 - PC: <i>Argania spinosa</i> tree-steppe - Natural conditions - AI: 0.24 - VC (%): Total (50), Trees (10), Shrubs (30), Herbs (60) 	<p>Asni</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 31.2076; -8.0413 - Alt (m): 953 - PC: <i>Tetraclinis articulata</i> and hoenicean juniper woodland - Streamside population - AI: 0.284 - VC (%): Total (70%), Trees (20 %), Shrubs (70%), Herbs (80%)
<p>Bni Arous</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.3567; -5.7185 - Alt (m): 90 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Natural conditions - AI: 0.621 - VC (%): Total (80), Trees (10), Shrubs (60), Herbs (80) 	<p>Bni Harchim</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.5510; -5.6198 - Alt (m): 150 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Cultivated area - AI: 0.652 - VC (%): Total (80), Trees (10), Shrubs (50), Herbs (90)
<p>Dar Akouba</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.2305; -5.3095 - Alt (m): 322 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Natural conditions - AI: 0.611 - VC (%): Total (50), Trees (15), Shrubs (60), Herbs (50) 	<p>Dar Chaoui</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.5205; -5.7295 - Alt (m): 65 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Natural conditions - AI: 0.626 - VC (%): Total (100), Trees (20), Shrubs (90), Herbs (90)
<p>El Ksiba</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.5745; -6.0442 - Alt (m): 900 - PC: Matorral with <i>Olea</i>, <i>Pistacia lentiscus</i> and <i>Tetraclinis articulata</i>. - Natural conditions - AI: 0.465 - VC (%): Total (90), Trees (20), Shrubs (80), Herbs (90) 	<p>Immouzer</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 30.6973; -9.5891 - Alt (m): 595 - PC: <i>Tetraclinis</i> and <i>Argania</i> woodland - Natural conditions - AI: 0.268 - VC (%): Total (80), Trees (40), Shrubs (60), Herbs (80)
<p>Issi-Adghil</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 30.7161, -9.6649 - Alt: 353 m - PC: <i>Tetraclinis</i> and <i>Argania</i> woodland - Natural conditions - AI: 0.253 - VC (%): Total (50), Trees (20), Shrubs (30), Herbs (60) 	<p>Mesmouda</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 34.7499; -5.7341 - Alt (m): 196 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Cultivated area - AI: 0.586 - VC (%): Total (80), Trees (60), Shrubs (30), Herbs (100)
<p>Moulay Bouazza</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 33.1021; -6.4357 - Alt (m): 745 - PC: <i>Tetraclinis articulata</i> woodland - Natural conditions - AI: 0.369 - VC (%): Total (25), Trees (20), Shrubs (5), Herbs (20) 	<p>Tlat Taghramt</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.7889; -5.4681 - Alt (m): 435 - PC: matorral dominated by <i>Quercus coccifera</i> - Natural conditions - AI: 0.708 - VC (%): Total (80), Trees (50), Shrubs (50), Herbs (80)
<p>Tni Sidi Yemeni</p>  <ul style="list-style-type: none"> - GC: 35.3526; -5.9580 - Alt (m): 126 - PC: <i>Oleo-lentiscetum</i> matorral - Cultivated area - AI: 0.609 - VC (%): Total (70), Trees (20), Shrubs (20), Herbs (80) 	

Figure SI 1. General presentation of the studied populations. GC: geographical coordinates; Alt: altitude; PC: plant community; AI: Aridity Index (UNEP, 1997); VC: vegetation coverage



Figure SI 2. Correlation network between Vessel density (DVS), Vessel surface area (SVS) and Number of vessel joined in radial files (NVS).

Table SI 1. Normality tests (Shapiro-Wilk) of the eco-anatomical features measured during two sessions carried out by two different operators.

Measurement sessions	Characters	W	p-value	Normality
Operator 1	SVS	0.956	0.064	yes
	DVS	0.952	0.194	yes
Operator 2	SVS	0.958	0.077	yes
	DVS	0.966	0.458	yes

ns, non significant

Table SI 2. Normality tests (Shapiro-Wilk) of the eco-anatomical features measured during two sessions carried out by the same operators.

Measurement sessions	Characters	W	p-value	Normality
Session 1	SVS	0.960	0.091	yes
	DVS	0.981	0.860	yes
Session 2	SVS	0.978	0.496	yes
	DVS	0.961	0.329	yes

Table SI 3. Results of mean comparison tests (*t*-test for data sets following a normal distribution, Mann-Whitney in the contrary case) of two sessions carried out by two different operators

<i>Student t-test</i>					
Characters	t (observed values)	t (Critical value)	df	p-value	Significance
SVS	-0.845	1.984	98	0.400	ns
DVS	0.820	2.002	58	0.416	ns
<i>Mann-Whitney</i>					
Characters	U test		p-value	Significance	
NVS	1299.0		0.652	ns	

ns, non significant

Table SI 4. Results of mean comparison tests (*t*-test for data sets following a normal distribution, Mann-Whitney in the contrary case) of two sessions carried out by two different operators.

<i>Student t-test</i>					
Characters	t (observed values)	t (Critical value)	df	p-value	Significance
SVS	0.191	1.984	98	0.849	ns
DVS	-0.822	2.002	58	0.414	ns
<i>Mann-Whitney</i>					
Characters	U test		p-value	Significance	
NVS	1114.0		0.265	ns	

Table SI 5. Eco-anatomical data and diameter of wood samples for each population alphabetically listed.

Population	ID ISEM-sample	DVS (N/mm ²)	SVS (μm ²)	NVS (N/group)	Diameter (mm)	Conditions
Argana	ARGA4-1	213.57	1148.66	2.68	11.51	natural
Argana	ARGA4-2	143.04	551.88	2.12	6.10	natural
Argana	ARGA4-3	297.19	879.13	2.82	14.40	natural
Argana	ARGA5-1	120.12	1336.87	2.54	16.55	natural
Argana	ARGA5-2	253.69	927.56	2.12	13.30	natural
Argana	ARGA5-3	227.98	832.49	2.22	11.50	natural
Argana	ARGA6-1	300.48	857.64	3.24	19.43	natural
Argana	ARGA6-2	411.90	366.66	2.46	3.20	natural
Argana	ARGA6-3	370.60	672.70	2.34	7.50	natural
Argana	ARGA6-4	314.76	744.30	2.16	11.10	natural
Argana	ARGA7-1	184.17	1078.85	2.56	13.10	natural
Argana	ARGA7-2	203.06	536.86	2.20	3.10	natural
Argana	ARGA7-3	109.05	617.38	2.18	18.40	natural
Argana	ARGA8-1	251.07	1002.37	4.08	13.90	natural
Argana	ARGA8-2	237.28	596.48	2.32	4.50	natural
Argana	ARGA8-3	171.07	928.01	2.38	9.00	natural
Argana	ARGA9-1	136.19	826.92	2.76	15.23	natural
Argana	ARGA9-2	286.61	443.30	2.44	3.10	natural
Argana	ARGA9-3	296.67	549.37	2.28	7.50	natural
Argana	ARGA9-4	157.98	978.93	2.50	15.20	natural
Argana	ARGA10-1	140.12	1217.51	2.66	15.48	natural
Argana	ARGA10-2	130.65	1012.81	2.14	5.60	natural
Argana	ARGA10-3	80.24	497.92	2.16	8.70	natural
Argana	ARGA11-1	123.21	1201.96	2.56	17.30	natural
Argana	ARGA11-2	341.54	517.10	2.24	5.10	natural

Argana	ARGA11-3	217.98	599.43	2.48	7.20	natural
Argana	ARGA12-1	309.98	638.99	2.36	7.60	natural
Argana	ARGA12-2	313.74	471.57	2.34	4.20	natural
Argana	ARGA13-2	191.79	656.99	2.96	10.30	natural
Argana	ARGA13-3	235.09	498.87	3.06	5.10	natural
Argana	ARGA14-1	197.14	307.55	2.37	4.10	natural
Argana	ARGA14-2	206.58	572.68	2.32	6.20	natural
Argana	ARGA14-3	159.88	576.99	2.28	11.10	natural
Argana	ARGA15-1	120.05	459.64	2.21	6.30	streamside
Argana	ARGA15-2	136.07	791.06	2.34	13.40	streamside
Argana	ARGA16-1	236.73	508.66	2.52	4.40	streamside
Argana	ARGA16-2	149.40	919.62	2.66	9.50	streamside
Argana	ARGA1-1	211.79	1180.33	2.88	15.27	streamside
Argana	ARGA1-2	113.78	1213.70	2.08	5.11	streamside
Argana	ARGA1-3	86.19	1284.52	2.28	9.50	streamside
Argana	ARGA2-1	227.98	1033.21	3.04	10.30	streamside
Argana	ARGA2-2	128.81	917.24	2.28	7.20	streamside
Argana	ARGA2-3	86.31	1016.25	2.20	13.60	streamside
Argana	ARGA2-4	121.67	1243.99	2.32	10.30	streamside
Asni	ASNI1-1	194.64	1072.20	2.74	11.90	streamside
Asni	ASNI1-2	296.43	617.32	3.02	6.80	streamside
Asni	ASNI2-1	139.64	1308.24	2.46	10.20	streamside
Asni	ASNI2-2	323.35	667.15	2.94	6.50	streamside
Asni	ASNI3-1	128.21	1394.42	2.74	12.20	streamside
Asni	ASNI3-2	130.71	917.45	2.24	6.30	streamside
Asni	ASNI3-3	91.90	1362.50	2.34	9.40	streamside
Asni	ASNI4-1	157.74	1247.24	2.38	12.20	streamside
Asni	ASNI4-2	162.82	652.37	2.24	5.50	streamside
Asni	ASNI4-3	120.83	910.58	2.08	6.60	streamside
Asni	ASNI5-1	169.52	1452.38	2.56	15.50	streamside
Asni	ASNI5-2	233.26	725.71	2.18	5.30	streamside
Asni	ASNI5-3	107.86	919.17	2.16	11.10	streamside
Asni	ASNI6-1	169.40	993.87	3.04	12.48	streamside
Asni	ASNI6-2	140.91	489.31	2.26	6.30	streamside
Asni	ASNI6-3	92.98	591.87	2.20	10.00	streamside
Asni	ASNI7-1	263.57	835.12	3.16	12.70	streamside
Asni	ASNI7-2	309.74	274.52	2.56	4.30	streamside
Asni	ASNI7-3	143.39	376.81	2.46	6.40	streamside
Asni	ASNI7-4	187.38	627.99	2.74	9.40	streamside
Asni	ASNI8-1	189.17	1084.02	3.06	13.75	streamside
Asni	ASNI8-2	223.51	398.41	2.40	4.20	streamside
Asni	ASNI8-3	170.50	599.58	2.68	9.80	streamside
Asni	ASNI9-1	222.98	873.60	3.16	12.70	streamside
Asni	ASNI9-2	176.19	396.55	2.18	4.30	streamside
Asni	ASNI9-3	272.86	715.38	2.26	8.20	streamside
Asni	ASNI10-1	151.79	1236.05	2.72	15.89	streamside
Asni	ASNI10-2	152.83	654.10	2.34	5.50	streamside
Asni	ASNI10-3	209.76	1017.85	2.18	10.40	streamside

Bni Arous	BNA1-1	106.07	1231.04	2.12	12.34	natural
Bni Arous	BNA1-2	107.14	1040.67	2.64	7.69	natural
Bni Arous	BNA1-3	219.29	717.59	2.10	3.44	natural
Bni Arous	BNA2-1	122.89	994.67	2.18	9.13	natural
Bni Arous	BNA2-2	129.40	468.72	2.78	6.64	natural
Bni Arous	BNA2-3	256.75	600.24	2.20	5.18	natural
Bni Arous	BNA3-1	162.50	781.29	2.36	8.82	natural
Bni Arous	BNA3-2	149.05	772.96	2.72	6.85	natural
Bni Arous	BNA3-3	207.31	592.76	2.34	5.24	natural
Bni Arous	BNA5-1	80.95	1045.22	2.10	12.10	natural
Bni Arous	BNA5-2	80.95	653.19	2.10	7.98	natural
Bni Arous	BNA5-3	187.95	697.13	2.26	4.29	natural
Bni Arous	BNA6-1	183.10	776.82	2.16	9.20	natural
Bni Arous	BNA6-2	172.38	654.53	3.22	4.70	natural
Bni Arous	BNA7-1	131.67	1212.93	2.54	11.10	natural
Bni Arous	BNA7-3	128.93	1012.95	2.22	8.19	natural
Bni Arous	BNA8-1	77.38	1333.49	2.20	13.43	natural
Bni Arous	BNA8-2	113.21	787.59	2.50	7.75	natural
Bni Arous	BNA9-1	94.64	858.20	2.14	11.26	natural
Bni Arous	BNA9-2	104.52	778.32	2.56	6.23	natural
Bni Arous	BNA9-3	96.07	739.90	2.22	8.72	natural
Bni Arous	BNA10-1	98.66	908.01	2.18	12.02	natural
Bni Arous	BNA10-2	124.29	889.04	2.92	9.63	natural
Bni Arous	BNA10-3	130.95	557.58	2.36	8.36	natural
Bni Arous	BNA7-2	192.31	762.81	2.50	6.18	natural
Bni Arous	BNA9-4	143.57	570.65	2.26	4.02	natural
Bni Arous	BNA4-1	97.26	1501.99	2.12	9.81	streamside
Bni Arous	BNA4-2	118.88	981.36	2.02	8.60	streamside
Bni Arous	BNA4-3	87.62	952.68	2.81	4.13	streamside
Bni Harchin	BNH1-1	107.59	793.51	2.06	8.36	natural
Bni Harchin	BNH1-3	130.60	400.19	2.60	6.25	natural
Bni Harchin	BNH1-2	217.26	363.32	2.32	3.40	natural
Bni Harchin	BNH2-1	190.91	875.66	2.56	5.50	natural
Bni Harchin	BNH2-2	138.69	641.76	3.40	3.58	natural
Bni Harchin	BNH3-1	175.27	911.14	2.54	6.79	natural
Bni Harchin	BNH3-2	242.98	561.13	3.12	5.61	natural
Bni Harchin	BNH4-1	218.41	628.67	2.26	7.56	natural
Bni Harchin	BNH4-3	260.71	605.36	2.44	5.76	natural
Bni Harchin	BNH4-2	130.71	587.44	2.58	3.47	natural
Bni Harchin	BNH5-1	162.50	548.95	2.28	4.67	natural
Bni Harchin	BNH5-2	114.64	612.63	2.40	6.25	natural
Bni Harchin	BNH6-1	149.40	1057.72	2.24	10.72	natural
Bni Harchin	BNH6-2	156.90	923.82	2.96	7.07	natural
Bni Harchin	BNH6-3	174.35	515.26	2.31	5.27	natural
Bni Harchin	BNH7-1	120.48	796.26	2.72	9.03	natural
Bni Harchin	BNH7-2	99.18	485.85	2.06	7.22	natural
Bni Harchin	BNH8-1	181.43	1178.31	2.72	7.88	natural
Bni Harchin	BNH8-2	134.78	567.29	2.32	5.01	natural

Bni Harchin	BNH9-1	121.67	1146.48	2.86	10.01	natural
Bni Harchin	BNH9-2	104.52	798.03	2.24	7.86	natural
Bni Harchin	BNH9-3	141.23	662.40	2.31	5.50	natural
Bni Harchin	BNH10-1	117.14	1375.82	2.22	9.08	natural
Bni Harchin	BNH10-2	102.50	1225.42	2.12	7.65	natural
Dar Akouba	DAR1-1	132.02	851.86	2.68	9.25	natural
Dar Akouba	DAR1-2	104.05	1142.88	2.10	11.00	natural
Dar Akouba	DAR1-3	208.39	611.24	2.26	7.51	natural
Dar Akouba	DAR2-1	107.00	885.58	2.42	8.50	natural
Dar Akouba	DAR2-2	96.55	1417.36	2.38	12.22	natural
Dar Akouba	DAR3-1	89.17	1408.76	2.18	10.00	natural
Dar Akouba	DAR3-2	91.31	1121.75	2.18	13.56	natural
Dar Akouba	DAR3-3	111.43	849.94	2.40	5.20	natural
Dar Akouba	DAR4-1	99.67	923.06	2.32	11.10	natural
Dar Akouba	DAR4-2	171.67	897.40	2.18	12.23	natural
Dar Akouba	DAR5-1	103.00	778.54	2.18	9.10	natural
Dar Akouba	DAR5-1	80.24	1149.29	2.10	12.30	natural
Dar Akouba	DAR5-2	148.85	686.86	2.10	5.34	natural
Dar Akouba	DAR6-3	114.17	652.51	2.18	6.17	natural
Dar Akouba	DAR6-4	234.52	385.54	2.12	3.64	natural
Dar Akouba	DAR7-1	150.60	922.90	2.96	12.71	natural
Dar Akouba	DAR7-2	180.22	372.75	2.28	3.24	natural
Dar Akouba	DAR7-3	148.69	1064.87	2.30	9.23	natural
Dar Akouba	DAR8-1	73.93	1093.97	2.38	14.44	natural
Dar Chaoui	DAC1-1	88.45	1398.07	2.28	10.17	natural
Dar Chaoui	DAC1-2	106.79	981.97	2.28	6.42	natural
Dar Chaoui	DAC1-3	124.33	697.78	2.10	4.15	natural
Dar Chaoui	DAC1-4	133.57	414.77	2.08	2.27	natural
Dar Chaoui	DAC2-1	124.40	1119.15	2.12	10.19	natural
Dar Chaoui	DAC2-2	170.71	736.28	3.40	7.27	natural
Dar Chaoui	DAC2-3	142.65	691.72	2.18	4.04	natural
Dar Chaoui	DAC3-1	111.79	1493.29	2.22	10.12	natural
Dar Chaoui	DAC3-2	103.81	754.15	2.26	8.12	natural
Dar Chaoui	DAC3-3	98.81	432.90	2.08	6.95	natural
Dar Chaoui	DAC3-4	93.45	285.32	2.20	4.65	natural
Dar Chaoui	DAC4-1	118.93	880.38	2.52	9.32	natural
Dar Chaoui	DAC4-2	86.25	603.12	2.08	8.66	natural
Dar Chaoui	DAC5-1	132.86	950.90	3.06	9.83	natural
Dar Chaoui	DAC5-2	187.20	626.91	2.14	5.12	natural
Dar Chaoui	DAC6-1	198.14	836.57	2.20	9.17	natural
Dar Chaoui	DAC6-2	169.76	616.70	2.62	5.56	natural
Dar Chaoui	DAC7-1	165.48	913.40	2.54	7.41	natural
Dar Chaoui	DAC7-2	156.55	759.46	2.08	5.92	natural
Dar Chaoui	DAC7-3	101.07	295.40	2.22	2.78	natural
Dar Chaoui	DAC8-1	130.24	1103.77	2.30	8.84	natural
Dar Chaoui	DAC8-2	110.89	957.60	2.04	7.49	natural
Dar Chaoui	DAC8-3	161.73	693.30	2.16	5.43	natural
Dar Chaoui	DAC9-1	157.98	691.98	3.60	7.44	natural

Dar Chaoui	DAC9-2	65.58	956.52	2.22	10.15	natural
Dar Chaoui	DAC10-1	102.83	1204.01	2.06	9.59	natural
Dar Chaoui	DAC10-2	143.75	727.21	2.20	2.26	natural
Dar Chaoui	DAC10-3	101.19	773.71	2.06	6.27	natural
Dar Chaoui	DAC10-4	137.26	768.36	2.80	4.20	natural
El Ksiba	EK1-1	124.83	997.44	2.52	8.10	natural
El Ksiba	EK1-3	127.81	586.87	2.44	5.65	natural
El Ksiba	EK1-2	70.36	1013.50	2.22	10.30	natural
El Ksiba	EK2-1	141.33	520.27	2.56	5.55	natural
El Ksiba	EK2-2	97.86	986.67	2.32	8.45	natural
El Ksiba	EK3-1	121.33	914.01	2.34	8.36	natural
El Ksiba	EK3-2	113.27	658.42	2.10	4.71	natural
El Ksiba	EK4-1	149.33	766.49	2.98	7.69	natural
El Ksiba	EK4-2	95.54	855.94	2.22	10.00	natural
El Ksiba	EK4-3	124.68	554.07	2.38	3.45	natural
El Ksiba	EK5-1	139.17	900.24	2.78	11.26	natural
El Ksiba	EK5-2	107.14	742.21	2.42	8.56	natural
El Ksiba	EK6-1	126.33	1187.25	2.32	7.11	natural
El Ksiba	EK6-2	118.51	658.53	2.06	3.45	natural
El Ksiba	EK7-1	119.50	1097.34	2.40	8.26	natural
El Ksiba	EK7-2	133.57	677.80	2.50	6.40	natural
El Ksiba	EK7-3	82.62	919.82	2.54	7.40	natural
El Ksiba	EK8-1	143.17	1157.44	2.40	8.10	natural
El Ksiba	EK8-2	143.41	572.12	2.32	3.33	natural
El Ksiba	EK8-3	112.14	661.60	2.32	7.34	natural
El Ksiba	EK9-1	144.00	831.56	2.50	8.35	natural
El Ksiba	EK9-2	109.76	448.80	2.14	4.29	natural
El Ksiba	EK10-1	127.67	770.13	2.46	6.22	natural
El Ksiba	EK10-2	92.86	443.74	2.16	2.56	natural
El Ksiba	EK10-3	60.48	547.36	2.16	5.61	natural
El Ksiba	EK11	69.40	871.59	2.06	5.30	natural
Immouzer	IMMO1-1	142.14	1019.94	2.74	15.20	natural
Immouzer	IMMO1-2	171.43	635.12	2.24	5.30	natural
Immouzer	IMMO1-3	91.23	811.65	2.36	8.60	natural
Immouzer	IMMO2-1	107.14	1200.22	2.52	13.88	natural
Immouzer	IMMO2-2	138.49	646.10	2.40	4.50	natural
Immouzer	IMMO2-3	79.62	963.95	2.32	7.60	natural
Immouzer	IMMO3-1	162.62	1308.89	2.64	11.34	natural
Immouzer	IMMO3-2	110.15	822.62	2.26	4.60	natural
Immouzer	IMMO4-1	127.26	945.14	2.28	6.83	natural
Immouzer	IMMO4-2	121.43	751.91	2.22	5.10	natural
Immouzer	IMMO4-3	55.36	872.28	2.26	8.60	natural
Immouzer	IMMO5-1	163.21	979.80	3.24	16.52	natural
Immouzer	IMMO5-2	104.85	673.17	2.42	5.30	natural
Immouzer	IMMO5-3	84.05	761.30	2.46	8.60	natural
Immouzer	IMMO6-1	166.79	1261.43	2.66	15.00	natural
Immouzer	IMMO6-2	193.37	679.77	2.06	4.30	natural
Immouzer	IMMO6-3	136.16	981.13	2.08	9.50	natural

Immouzer	IMMO8-1	130.83	1301.91	2.66	16.90	natural
Immouzer	IMMO8-2	118.97	867.75	2.16	5.30	natural
Immouzer	IMMO8-3	146.07	792.18	2.26	9.30	natural
Immouzer	IMMO9-1	103.33	1726.41	2.54	17.70	natural
Immouzer	IMMO9-2	112.99	645.37	2.10	3.40	natural
Immouzer	IMMO9-3	91.19	1144.61	2.04	6.40	natural
Immouzer	IMMO10-1	142.02	1314.40	2.94	16.31	natural
Immouzer	IMMO10-2	124.18	679.39	2.16	4.40	natural
Issi-Adghil	ISSI1-1	124.00	888.15	2.30	6.25	natural
Issi-Adghil	ISSI1-2	104.76	1232.03	2.30	14.50	natural
Issi-Adghil	ISSI2-1	106.33	1391.45	2.46	8.10	natural
Issi-Adghil	ISSI2-2	210.71	928.30	2.62	5.10	natural
Issi-Adghil	ISSI3-1	161.79	1249.32	2.84	13.50	natural
Issi-Adghil	ISSI3-2	164.76	1058.97	2.68	10.00	natural
Issi-Adghil	ISSI4-1	184.29	1231.73	2.76	14.25	natural
Issi-Adghil	ISSI4-2	202.68	847.63	2.70	6.20	natural
Issi-Adghil	ISSI5-1	193.10	1016.80	3.00	11.30	natural
Issi-Adghil	Adghi 1 L2	105.97	871.39	2.46	4.90	natural
Issi-Adghil	Adghi 1 L6	118.33	1005.78	2.60	8.10	natural
Issi-Adghil	Adghi 2 L2	111.33	864.20	2.36	3.49	natural
Issi-Adghil	Adghi 2 L5	108.10	1202.54	2.56	8.80	natural
Issi-Adghil	Adghi 3 L3	91.67	865.77	2.24	5.23	natural
Issi-Adghil	Adghi 3 L5	123.57	1257.40	2.86	9.40	natural
Mesmouda	MES1-1	91.19	915.31	2.36	10.14	cultivation area
Mesmouda	MES1-2	160.71	686.72	2.46	4.20	cultivation area
Mesmouda	MES1-3	158.04	911.98	2.32	5.20	cultivation area
Mesmouda	MES2-1	227.50	893.05	3.14	11.31	cultivation area
Mesmouda	MES2-2	185.71	826.26	2.70	5.20	cultivation area
Mesmouda	MES3-1	149.64	1006.00	3.06	11.27	cultivation area
Mesmouda	MES3-2	183.33	869.09	2.64	7.20	cultivation area
Mesmouda	MES3-3	238.93	747.95	2.70	4.30	cultivation area
Mesmouda	MES4-1	220.48	741.05	3.54	8.20	cultivation area
Mesmouda	MES4-2	324.55	636.27	2.86	5.10	cultivation area
Mesmouda	MES4-3	331.43	576.60	2.74	4.60	cultivation area
Mesmouda	MES5-1	99.29	961.47	2.20	11.65	cultivation area
Mesmouda	MES5-2	177.62	879.78	2.62	9.10	cultivation area
Mesmouda	MES5-3	192.86	882.58	2.36	6.10	cultivation area
Mesmouda	MES5-4	251.59	758.86	2.50	4.50	cultivation area
Mesmouda	MES5-5	177.62	858.90	2.50	11.80	cultivation area
Mesmouda	MES6-1	141.43	1125.15	2.94	9.83	cultivation area
Mesmouda	MES6-2	258.21	678.96	3.12	6.10	cultivation area
Mesmouda	MES7-1	246.90	650.90	3.56	10.83	cultivation area
Mesmouda	MES7-2	279.22	530.35	2.78	5.90	cultivation area
Mesmouda	MES8-1	233.21	1125.37	3.36	10.10	cultivation area
Mesmouda	MES8-2	492.86	670.73	2.28	3.30	cultivation area
Mesmouda	MES8-3	184.76	1127.48	2.82	7.20	cultivation area
Mesmouda	MES9-1	156.67	907.45	2.28	9.67	cultivation area
Mesmouda	MES9-2	255.00	777.85	2.58	6.70	cultivation area

Mesmouda	MES9-3	289.29	343.06	2.36	3.20	cultivation area
Mesmouda	MES10-1	136.07	1544.11	3.36	12.02	cultivation area
Mesmouda	MES10-2	193.10	1032.22	2.60	6.10	cultivation area
Mesmouda	MES10-3	167.14	1119.37	2.58	8.40	cultivation area
Mesmouda	MES11-1	122.26	1042.27	2.64	12.66	cultivation area
Mesmouda	MES11-2	179.17	792.69	2.58	8.20	cultivation area
Moulay Bouazza	MBO1-1	105.00	1077.08	2.40	14.30	natural
Moulay Bouazza	MBO1-2	140.80	394.39	2.20	3.24	natural
Moulay Bouazza	MBO1-3	127.26	1064.57	2.20	6.34	natural
Moulay Bouazza	MBO3-1	89.76	1021.86	2.62	12.10	natural
Moulay Bouazza	MBO3-2	92.62	917.57	2.30	5.21	natural
Moulay Bouazza	MBO5-1	113.81	865.73	2.40	8.32	natural
Moulay Bouazza	MBO5-2	109.17	1360.17	2.14	14.30	natural
Moulay Bouazza	MBO6-1	126.31	1143.82	2.42	12.62	natural
Moulay Bouazza	MBO6-2	194.75	800.28	2.54	4.60	natural
Moulay Bouazza	MBO6-3	187.36	968.99	2.76	8.80	natural
Moulay Bouazza	MBO7-1	90.48	1363.94	2.58	14.83	natural
Moulay Bouazza	MBO7-2	198.93	851.13	2.68	4.10	natural
Moulay Bouazza	MBO7-3	183.57	1301.54	2.82	9.40	natural
Moulay Bouazza	MBO8-1	168.10	821.17	2.46	11.62	natural
Moulay Bouazza	MBO8-2	179.29	835.28	2.64	6.10	natural
Moulay Bouazza	MBO9-1	112.26	1383.17	2.36	12.63	natural
Moulay Bouazza	MBO9-2	225.71	1102.18	2.74	5.10	natural
Moulay Bouazza	MBO9-3	190.36	1031.16	2.60	7.40	natural
Moulay Bouazza	MBO10-1	125.71	1274.58	2.50	16.09	natural
Moulay Bouazza	MBO10-2	237.00	557.06	2.70	4.40	natural
Moulay Bouazza	MBO10-3	140.57	1023.40	2.60	11.40	natural
Tlat Taghramt	TLA1-1	159.17	596.69	2.68	5.33	natural
Tlat Taghramt	TLA2-1	163.83	896.44	2.54	5.71	natural
Tlat Taghramt	TLA2-3	156.87	716.37	2.42	5.00	natural
Tlat Taghramt	TLA2-4	96.27	756.53	2.18	4.54	natural
Tlat Taghramt	TLA2-2	73.45	963.62	2.30	7.43	natural
Tlat Taghramt	TLA3-1	160.00	860.66	2.70	6.67	natural
Tlat Taghramt	TLA3-2	153.78	589.32	2.74	3.23	natural
Tlat Taghramt	TLA3-3	221.94	536.23	2.94	7.44	natural
Tlat Taghramt	TLA4-1	120.17	1184.81	2.34	10.00	natural
Tlat Taghramt	TLA4-2	155.36	649.62	2.44	6.71	natural
Tlat Taghramt	TLA5-1	88.00	912.04	2.18	8.52	natural
Tlat Taghramt	TLA5-3	182.89	710.18	2.32	7.40	natural
Tlat Taghramt	TLA5-2	213.10	372.45	2.34	5.00	natural
Tlat Taghramt	TLA6-1	112.50	775.01	2.32	9.37	natural
Tlat Taghramt	TLA6-3	130.00	482.73	2.14	3.45	natural
Tlat Taghramt	TLA6-2	264.29	337.80	2.43	6.10	natural
Tlat Taghramt	TLA7-1	101.00	860.06	2.46	10.51	natural
Tlat Taghramt	TLA7-2	147.32	614.56	2.60	8.20	natural
Tlat Taghramt	TLA8-1	136.67	750.96	2.34	6.46	natural
Tlat Taghramt	TLA8-2	98.21	458.44	2.05	8.10	natural
Tlat Taghramt	TLAM1-1	133.81	459.09	3.40	7.25	natural

Tlat Taghramt	TLAM1-2	230.22	406.63	2.28	3.40	natural
Tlat Taghramt	TLAM1-3	90.11	260.73	2.18	5.40	natural
Tlat Taghramt	TLAM2-1	127.86	984.22	2.58	9.19	natural
Tlat Taghramt	TLAM2-2	180.36	462.07	2.24	8.40	natural
Tlat Taghramt	TLAM2-3	95.71	431.67	2.12	6.40	natural
Tlat Taghramt	TLAM3-1	186.90	712.25	3.18	7.84	natural
Tlat Taghramt	TLAM3-2	224.29	532.66	2.58	6.10	natural
Tni Sidi Yemeni	TNI1-1	149.17	803.40	2.64	7.04	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI1-2	148.32	762.70	2.22	4.03	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI2-2	77.68	564.65	2.00	6.62	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI3-1	150.60	865.85	2.94	8.20	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI3-2	185.99	573.81	2.44	5.57	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI3-3	147.77	729.94	2.48	6.52	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI5-1	107.32	1101.74	2.18	10.18	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI5-2	165.71	925.96	2.84	7.50	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI5-3	131.51	697.25	2.16	4.95	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI5-4	216.67	423.12	2.64	3.93	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI5-5	94.40	916.49	2.22	7.05	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI6-1	65.24	1122.44	2.28	6.86	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI6-2	152.44	1007.49	2.42	4.74	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI6-2	152.98	434.39	2.28	2.72	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI7-1	212.30	840.78	2.22	6.86	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI7-2	122.14	876.25	2.56	9.70	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI7-3	151.65	820.67	2.14	5.80	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI7-4	131.90	777.93	2.92	4.26	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI9-1	112.74	759.31	2.22	7.26	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI9-2	215.18	458.99	2.32	5.93	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI10-1	120.48	1024.67	2.38	9.98	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI10-2	137.38	792.99	2.74	9.31	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI10-3	138.27	517.62	2.12	5.10	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI11-1	83.21	1120.75	2.28	7.50	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI11-2	131.63	905.31	2.20	6.14	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI11-3	71.94	877.99	2.17	3.15	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI11-4	157.50	709.90	2.60	2.84	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI4-1	202.68	399.98	2.12	6.98	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI4-2	138.21	775.39	2.52	9.33	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI8-1	82.94	1254.85	2.12	10.47	cultivation area
Tni Sidi Yemeni	TNI8-2	78.93	1190.49	2.70	4.41	cultivation area

Table SI 6. Variance decomposition of vessel surface area (SVS) across ecological scales (sample, population, aridity and aridity+VC)

Ecological scales	% of variance
Sample	32.54
Population	0.0005
Aridity	2.44
Aridity+VC	0.003
Residual (Within)	65.01

CHAPITRE 3

Understanding the impact of ongoing global changes on the olive tree (*Olea europaea* L.): focus on the variation of functional traits along environmental gradients in Morocco



Pression du parcours dans une formation à oléastre, région Oulad Aissa, Moyen Atlas, Maroc
(Photo : J. Kassout)

Résumé

La compréhension des facteurs agissant sur la diversité, la structure et la composition des communautés et sur les stratégies écologiques déployées par les plantes le long de gradients environnementaux sont des préoccupations majeures de l'écologie. Dans ce chapitre, nous avons adopté deux approches complémentaires, une approche fonctionnelle et une approche de phytoécologie, pour mettre en évidence les principaux facteurs agissant sur la diversité des communautés végétales et les stratégies fonctionnelles déployées par l'arbre d'olivier pour faire face aux changements d'environnement. 27 populations des deux sous-espèces d'olivier sauvage (*Olea europaea* subsp *europaea* var *sylvestris* (WO) et *O. e.* subsp *maroccana* (MO)) ont été échantillonnées le long d'un gradient latitudinal nord-sud au Maroc. Des relevés de végétation ainsi que des variables environnementales et anthropiques (20 variables) ont été réalisés à l'échelle des 27 sites d'études. D'un autre côté, nous avons mesuré des traits foliaires et de taille des plantes au niveau des populations d'olivier sauvage pour les mêmes sites, suivant des protocoles standardisés et un dispositif hiérarchique d'échantillonnage. Afin de relier les facteurs environnementaux avec la diversité des communautés et les traits fonctionnels, une classification hiérarchique, des analyses multivariées (PCA, CCA) et une régression linéaire ont été utilisés. L'analyse phytoécologique s'appuyant sur les relevés floristiques et prenant en considération les caractéristiques du milieu de chaque population a permis de montrer que les variations des communautés à olivier sauvage est liée principalement aux variations des paramètres climatiques, particulièrement l'aridité. Ainsi, les communautés à oléastre, très largement distribuées au Maroc, présentent une diversité spécifique plus élevée en comparaison avec les communautés d'*Olea maroccana* dont l'aire de répartition est beaucoup plus réduite. Les résultats d'analyse des traits fonctionnels foliaires et de taille d'individu montrent que l'oléastre, et sous conditions favorables tend vers l'acquisition de ressources avec un taux de croissance rapide, alors que MO soumis à des conditions stressantes tend vers la conservation de ressources avec un investissement dans les tissus plus denses et avec des feuilles plus étroites. De plus, la caractérisation des stratégies CSR de Grime supporte l'existence de ce compromis entre acquisition et conservation chez l'olivier sauvage au Maroc. Toutefois, la variabilité intraspécifique exprimée par les traits foliaires de MO montre une divergence fonctionnelle en comparaison avec l'oléastre, ce qui suggère des réponses différenciées en fonction des conditions régionales et locales dans lesquelles les deux sous-espèces sont soumises. D'autre part, nos résultats montrent que les stratégies fonctionnelles mises en

évidence chez l'olivier sauvage sont corrélées principalement avec l'aridité et le type des communautés végétales définies par l'analyse phytoécologique. Les résultats obtenus soulignent les principaux facteurs expliquant la diversité des communautés d'olivier sauvage au Maroc et les stratégies fonctionnelles de l'arbre en réponses aux changements du milieu. Ces résultats peuvent contribuer à l'élaboration de modélisation des effets probables des changements globaux.

Understanding the impact of ongoing global changes on the olive tree (*Olea europaea* L.): focus on the variation of functional traits along environmental gradients in Morocco

Jalal Kassout^{1,2,3}, Jean-Frédéric Terral^{2,3}, Mohammed Ater^{1,3*}

¹ Laboratoire Botanique Appliquée, Equipe bio-Agrodiversité, Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi. BP 2060, Tétouan 93 030, Morocco.

² ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE. Equipe DBA, place Eugène Bataillon, CC65, 34095 Cedex, France.

³ Associated International Laboratory EVOLEA, INEE-CNRS (France – Morocco).

*Corresponding author : mohammed.ater@gmail.com

To be submitted to AoB Plants

Abstract

The search for general principals to elucidate the response of species communities and ecosystems to environmental changes is a longstanding theoretical issue in ecology especially in the current ongoing global changes. By combining functional trait-based and phytoecological approaches, we quantifies wild olive communities responses to environmental factors through investigating two subspecies communities distributed in Morocco (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* and *O. e.* subsp. *maroccana*) along a biogeographical, climatic and vegetation gradient. These approaches were adopted in order to reveal main environmental factors affecting this communities diversity and to assess functional strategies developed by the olive to deal with environmental changes. Vegetation surveys, environmental variables and fifteen traits were undertaken and measured from 27 populations of wild olive along a North-South latitudinal gradient of changing environmental conditions. In order to link environmental factors with plant composition and functional traits, Hierarchical Cluster, statistical multivariate analyses and linear regression were performed. Our results indicate that the climatic variables are the main factors affecting the distribution of wild olive plant communities across the latitudinal gradient. Thus, by analysing leaf and plants size traits, we showed that wild olive functional strategies are mainly explained by a leaf economic spectrum reflecting resource use strategies. Therefore, these strategies were found to be mainly related to aridity and vegetation. Our results highlight the main factors explaining the diversity of wild olive vegetation communities, and functional strategies adopted by olive in response to environmental changes. Thus, our results can be used to model future responses of Mediterranean vegetation in the light of ongoing global changes.

Introduction

Understanding the factors effecting the diversity, the structure and composition of plant communities as well as the ecological strategies deployed by plants along the environmental gradient are major concerns in ecology (Calow, 1987; MacArthur, 1972). In particular, to understand species assembly rules and the relation of their characteristics (traits) with the biotic and abiotic factors (Grime, 1974; Southwood, 1988; Lavorel et al., 1997). In the current context of global changes, these concerns are even more acute, particularly to predict species responses to future environmental changes (Diaz et al., 2007; Madani et al., 2018).

The spatial distribution of plant communities can be interpreted as the result of several ecological factors acting at different organizational levels, as well as at different spatial and temporal scales (de Bello et al., 2012; Götzenberger et al., 2012; Chave, 2013). In fact, under the effect of ecological factors (biotic and abiotic), species are selected along natural gradients called environmental filters scaled from a regional pool to a local habitat according to their functional traits (Woodward & Diament, 1991; Weiher & Keddy, 1995; Diaz et al., 1998). In fact, several studies have shown that plant success depend on its functional traits responses to environmental conditions (Garnier et al., 2004; MacGill et al., 2006; Cornwell & Ackerly, 2009). Traits values or attributes (*sensu* Violle et al., 2007) vary along environmental gradients and influence plant performance such as growth, reproduction and survival (Lavorel et al., 1997; Wright et al., 2005; Violle et al., 2007). These variations may imply a single trait or a set of interrelated traits (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2016). Studies carried out at the interspecific (Wright et al., 2004, 2005; Diaz et al., 2004, 2016) and intraspecific levels (Albert et al., 2010; Messier et al., 2010, 2017) have shown the importance of functional trait variation in defining plants ecological strategies according to environmental factors. Moreover, the measurement of functional traits along environmental gradients has led to the identification of plant functional types particularly in relation to resource capture and allocation (Grime et al., 1997; Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004; Diaz et al., 2004).

Amongst the prominent general rules relating plant performance to the environment, the leaf economic spectrum (LES, Wright et al., 2004) and the competitive-stress-ruderal theory (CSR, Grime, 2001) are the most recognized concepts. The LES defines a single axis of trait variation, highlighting a fundamental trade-off between (i) acquisitive strategies of resources associated with rapid plant growth and high tissue turn-over, and characterised by high SLA (specific leaf area) values, and (ii) conservative strategies, associated with slow plant growth and low tissue turn-over and characterised by high LDMC (leaf dry matter content) values (Reich et al., 1992;

Wright et al., 2004; Diaz et al., 2004; Shipley et al., 2006). Beside of the LES, plant size has an impact on the definition of functional strategies (Diaz et al., 2016). Grime (2001) defined adaptive strategies based on two main ecological drivers affecting plant performance and consequently their success under different conditions. The first driver is the effect of stress (S), defined as any environmental factors limiting plant growth such as limiting water resources (Hodgson et al., 1999). The second factor is the effect of disturbance (R), defined as any factors that cause destruction of plant biomass such as fire or predation (Grime, 1977). According to the differences in intensity of these factors, three main plants ecological strategies were defined: (i) stress tolerance strategy (S) in resource-poor habitats, with investment in tissue protection; (ii) ruderal strategy (R) with invest in rapid reproduction and dispersal under resource-rich environments associated with repeated disturbance; (iii) competitive strategy (C) with investment in rapid growth under highly productive habitats with less stress intensity and disturbance (Hodgson et al., 1999; Pierce et al., 2017).

These concepts or theories (LES, CSR) were mostly addressed at the interspecific level, which allowed advancing our understanding of species functional strategies (Grime, 2001; Wright et al., 2004; Diaz et al., 2004, 2016). Meanwhile, as traits are measured at the individual level (Violle et al., 2007), taking into account the intraspecific variation is important to understand plant-environment relationships within species and across communities (Albert et al., 2010; Fajardo et al., 2011; Moran et al., 2016; Messier et al., 2017; Kassout et al., 2019). In fact, the observed high intraspecific variation in some large-distributed species (Jung et al., 2010; Fajardo & Siefert, 2016, 2019) suggests a relationship between traits and environmental conditions (Lepš et al., 2011; Auger & Shipley, 2012). However, if some traits show high intraspecific variation in response to the environment (e.g. SLA, Vasseur et al., 2012), others show a limited variation, e.g. wood density (Siefert et al., 2015). At this point, it is important to underline that intraspecific variation in response to the environment may be resulted of two types of mechanisms that are difficult to differentiate: the phenotypic plasticity and/or the genetic variation (Frank, 2011).

The olive complex (*Olea europaea* L.) is composed by six subspecies with large distribution (Médail et al., 2001; Green, 2002; Besnard et al., 2009; Garcia-Verdugo et al., 2010). The *europaea* subspecies has been domesticated and represented by two botanical varieties: *O. europaea* subsp. *europaea* var. *europaea* (the cultivated olive) and *O. europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* (oleaster), common in Moroccan vegetations. In Morocco, a second wild subspecies can be identified: *O. e.* subsp. *maroccana*, an endemic and rare olive tree

associated with a Macaronesian flora. Regarding to their evolutionary history and biogeographical context, these two subspecies correspond to two different lineages. Even if they are sympatric subspecies, they are isolated by ploidy: *maroccana* is hexaploid while *sylvestris* is diploid. The distribution area of oleaster (*sylvestris*) is mainly determined by two limiting climatic factors, the cold established by altitude, and the aridity represented by latitude (Ionesco & Sauvage, 1969). Within its distribution area, from north to south, oleaster belongs to different plants communities. This paper aims to (1) characterize the plant communities where oleaster is nowadays present; (2) identify the environmental factors explaining the distribution of these communities along the latitudinal gradient; (3) characterize and quantify variation(s) in functional traits according to environmental gradients; (4) test the hypothesis that the two subspecies (*europaea* var. *sylvestris* and *maroccana*) exhibit different adaptive strategies.

Materials and Methods

Study area

This study was carried out along a latitudinal transect in Morocco and thus a wide range of bioclimatic conditions (UNEP, 1992) and multiple phytogeographic units (Emberger, 1939). It covers a large part of the wild olive tree distribution area (*O. e.* subsp. *e.* var. *sylvestris* - WO and *Olea maroccana* - MO). Thus, from north to south, across more than 1000 km, 27 sites where the WO was observed were selected to carry out vegetation surveys and leaf sampling for the study of functional traits. The climatic, geographical and phytoecological characteristics of each site are presented in Table 1.

Sampling design and field investigations

The sampling design comprises two complementary approaches. First, a phytoecological characterization of the studied vegetation (or olive communities) was carried out according to the method of Braun-Blanquet (1964) between April and May 2016. The data of the vegetation structure such as the relative recovery of the ligneous species, the physiognomic characteristics (height of strata trees and shrubs) and the natural environmental parameters (exposure, slope, substrate, pH) and anthropogenic parameters (intensity of the disturbances) of each formation were collected within the limit of a quadrat of 200 m². Sampling was restricted to perennial plants (trees, shrubs and lianas) given the similarities in their growth patterns and the possible

comparison of diversity of the studied formations regardless of annual variations that may have occurred in herbaceous species. Second, in the quadrat boundary, ten healthy wild olive trees were randomly selected and their DBH (diameter at breast height) and vegetative height (H) were measured, as described by Bonham (2013). Subsequently, following the standardized protocols of Pérez-Harguindeguy et al. (2013), 30 healthy and mature leaves were collected at the upper sun-exposed level (canopy) for each tree. Finally, for each leaf the chlorophyll content (CHL, SPAD unit) was measured *in situ* with a SPAD 502 plus chlorometer.

Leaf and plant traits

Thirteen foliar traits were measured combining 'ecophysiological', 'morphological' and 'resource allocation' traits, in addition to two plant size traits (H and DBH, Tab S1). For each leaf trait 30 replicate leaves tree⁻¹ x 10 trees site⁻¹ x 27 sites were taken (total of 8100 replicate leaves). Trichomes were removed from the abaxial leaf surface and impressions were made using a clear nail polish (Wang et al., 2014). Subsequently, stomatal density (DS, no. of stomata mm⁻²) was measured from four separate areas of the abaxial surface of the leaf at 400x magnification (Olympus BX43). Additional laboratory measured traits include leaf fresh mass (LWM, mg), leaf dry mass (LDM, g), leaf thickness (LT, mm, using a precision micrometer), leaf area (LA, cm²), leaf length (LL, cm), leaf width (LW, cm) and length of the broadest leaf (LL_{max}, cm). Other calculated traits were: specific leaf area (SLA, cm² g⁻¹; LA/LDM), leaf dry matter content (LDMC, mg g⁻¹, LDM/LWM), leaf shape length/width ratio (LL/LW) and length/longest length ratio (LL/LL_{max}, Nicotra et al., 2008, 2011). In addition, CSR-strategy was calculated from leaf traits by the method of Pierce et al. (2017).

Table1. Climatic and geographical characteristics of sites sampled.

Population	ID Population	Latitude (°)	Longitude (°)	ALT (m)	MAT (°C)	MAWA (°C)	MACO (°C)	MAP (mm)	PET (mm)	AIR (kJ m ⁻² day ⁻¹)	AI
Humid climate											
1. Tlat Taghramt Med	TLTM	-5.458	35.807	364	16.5	29.4	5.8	808	1130	17040	0.72
2. Tlat Taghramt	TLT	-5.468	35.789	293	16.9	29.5	6.3	801	1132	17218	0.71
3. Ksar Sghir	KSR	-5.515	35.783	255	17.5	29.7	7.1	802	1125	17376	0.71
Dry subhumid climate											
4. Bni Harchin	BNH	-5.620	35.551	150	18	30.4	7.3	779	1194	17488	0.65
5. Dar Chaoui	DAC	-5.730	35.521	64	18.1	30	7.7	751	1200	17558	0.63
6. Bni Arous	BNA	-5.718	35.357	90	18.1	31.3	6.5	781	1257	17433	0.62
7. Tnin Sidi Yamani	TNY	-5.958	35.353	126	17.7	30.4	6.1	765	1256	17458	0.61
8. Dar Akoubaa	DAR	-5.310	35.231	322	17.7	32.3	5.6	774	1267	17641	0.61
9. Ouezzene	OUZ	-5.533	34.930	137	18.7	34	5.9	814	1358	17603	0.60
10. Mesmouda	MES	-5.734	34.750	196	18	33.9	5	805	1373	17515	0.59
Semi-arid climate											
11. Ras Ejrey	RAS	-5.785	33.667	589	16,3	34	2.8	621	1416	17960	0.44
12. Bouqachmir	BOQ	-5.906	33.536	582	16.8	34.5	3.2	582	1444	18045	0.40
13. Moulay Bouazza	MBO	-6.436	33.102	680	17.3	36.8	2.8	482	1535	18437	0.31
14. Sebt Ait-Rahou	SEA	-6.280	33.280	745	16.6	35.3	2.2	545	1475	18102	0.37
15. Oulad Aissa	OUA	-6.341	33.158	523	18.1	36.5	4	472	1533	18115	0.31
16. El Ksiba	KSB	-6.044	32.575	900	16.6	36.7	1.4	721	1552	18563	0.46
17. Bin Ouidane	BIN	-6.475	32.098	946	17.1	36.8	1.8	514	1599	18864	0.32
18. Asni	ASN	-8.041	31.208	953	15.6	33.2	0.2	420	1478	18817	0.28
19. Ouirgane	OUI	-8.092	31.167	919	16.5	33.9	1.1	377	1478	18905	0.26
20. Adghil	ADG	-9.688	30.709	238	17.3	25.2	7.2	275	1130	18674	0.24
21. Alma	ALM	-9.595	30.505	256	17.5	26.4	6.6	266	1199	18519	0.22
22. Boulbaz	BOU	-9.349	30.595	656	16.4	27.3	4.5	296	1232	18713	0.24
23. Immouzzet	IMO	-9.589	30.697	595	16	25.5	5.2	307	1144	18712	0.27
24. Souk Tlalt Tankert	STT	-9.521	30.694	562	16.3	26	5.2	300	1169	18733	0.26
25. Issi	ISS	-9.665	30.716	353	16.7	25.1	6.4	286	1130	18749	0.25
26. Taghart	TAG	-9.509	30.599	632	16.6	26.4	5.3	289	1186	18783	0.24
27. Amskroud	AMS	-9.337	30.518	304	18.4	28.4	6.5	254	1281	18621	0.20

Climatic variables are abbreviated as follow: MAP (mm), mean annual precipitation; MAT (°C), mean annual temperature; MAWA (°C), mean annual temperature of the hottest month; MACO (°C), mean annual temperature of the coldest month; AIR (kJ m⁻² day⁻¹), solar irradiation; PET (mm), Potential annual evapotranspiration; AI (unitless), aridity index (calculated as MAP/PET).

Environmental data

Climatic data were extracted from the Worldclim database (Fick and Hijmans et al., 2017), with a resolution of 30 arc's ($\sim 1\text{Km}^2$). These are the mean annual precipitation (MAP, mm), mean annual temperature (MAT, °C), mean annual temperature of the hottest month (MAWA, °C), mean annual temperature of the coldest month (MACO, °C), and solar irradiation (AIR, $\text{kJ m}^{-2} \text{day}^{-1}$). Potential annual evapotranspiration (PET, mm / yr) and aridity index (AI, unitless) were extracted, respectively, from the PET database and the CGIAR database (Zomer et al., 2007, 2008).

For each site, altitude, slope and exposure and soil pH were considered as environmental variables. The values of the exposure have been converted to numerical values: north = 1, north-north-west and north-north-east = 2, north-west and north-east = 3, west-north-west and east-North-East = 4, West and East = 5, East-South-East and West-South-West = 6, South-East and South-West = 7, South-South-East and South-South-West = 8, and south = 9. Anthropogenic impacts, such as rangeland and fire intensity, logging and grafting were qualitatively estimated (absent, low, medium or high).

*Data analysis**Vegetation*

To highlight the indirect gradients that may explain the distribution of wild olive populations in Morocco (WO and MO), we used a correspondence factor analysis (CA) using the 'CA' function of the 'FactoMiner' package in R. To define floristic groups, we used an agglomerative hierarchical clustering (AHC) with Jaccard index (dissimilarity measure) and the average link algorithm (aggregation method). The 'vegdist' function of the 'vegan' package was used to compute the dissimilarity matrix, with the 'hclust' function to build the classification tree (Oksanen et al., 2015). Diversity indices (Shannon and Weaver, Simpson, Pielou evenness) were also calculated for each population.

Canonical Correspondence Analysis (CCA) was used to highlight the relationship between species composition (surveys) and environmental factors or functional traits. This method of ordination was chosen after verifying the response of plants along the environmental gradients by a DCA (detrended correspondence analysis). The Monte Carlo permutation test ($n = 999$) was used to test the overall significance of the analysis, as well as to test the significance of the

eigenvalues of the first three canonical axes (Legendre & Legendre, 2012). To reveal and visualize the factors having a significant impact ($p < 0.05$) in the CCA, we used the 'envfit' function. The 'cca', 'cca.anova' and 'envfit' functions of the 'vegan' package (Oksanen et al., 2015) were used to perform the CCA. To minimize the effect of abundant species and homogenize values of environmental factors, species recovery data and environmental factors have been transformed into $\log_{10}(x+1)$ (Lepš and Šmilauer, 2003). All statistical analyses were conducted using the statistical environment R (R Development Core Team, 2015).

Leaf traits

After verifying the normality of the distributions and the variance homogeneity, the leaf traits data were log-transformed. To evaluate the variation of foliar functional traits among the studied populations, we performed one-way ANOVA for each trait with the populations as an independent factor. A decomposition of the variance was performed to quantify the variance share expressed by each hierarchical level of sampling. Pearson's coefficient of variation and correlation were used to describe the magnitude of variation and the correlation between studied traits. To test the relationships between leaf traits and possible strategy axes, a Principal Component Analysis (PCA) was used with all traits. To test the relationship between the climatic parameters and the main axes of variation, a linear regression was performed between the climatic variables (predictors) and the standard z-scores of the PCA first axis of leaf traits. Spearman's correlation was used to examine the relationship between CSR dimensions with traits and climatic variables. To test the relationship between the wild olive (WO and MO) leaf traits and the environmental factors of the populations, a second CCA was carried out including all the studied traits. The permutation test and *envfit* procedure were used respectively to test axis and variable significance.

Results

Diversity of plant communities with wild olive trees

The floristic surveys carried out at the level of wild olive populations in Morocco (MO and WO, 27 populations) made it possible to identify a species richness of 66 ligneous species (Tab. S11), with an average of 11 species per survey, a minimum of 4 species (Sebt Ait-Rahou, SEA) and a maximum of 25 species (El Ksiba, KSB). The Shannon index (H') varies between 0.724 (SEA) and 2.460 (Ksar Sghir, KSR), the Simpson (D) index between 0.506 (SEA) and 0.910

(KSR), while the Pielou index (E) between 0.513 (SEA) and 0.848 (Ouezzene, UZ). In general, WO populations show greater diversity compared to *Olea maroccana* (MO) populations. While the populations of the north are more diverse compared to the populations of central Morocco (Tab. S2).

Analysis of floristic surveys and their comparison with previous data (vegetation series: Benabid & Fennane (1994) and phytoecological associations: Barbéro et al. (1981), Benabid (1984), and Fennane (1988)) in Morocco, allowed the identification of five vegetation series represented by eight phytoecological associations (Tab. S3, S4). In fact, survey analysis shows that four vegetation series represent the populations of WO (G1-G4), whereas only one series represents the populations of MO (G5, Tab. S3). The AHC performed with floristic records are congruent with results from phytoecological analysis (Fig. 1A). In addition, the correspondence factor analysis (CA) allowed to verify the results obtained, and shows an opposition of the floristic surveys of the populations of WO compared to the populations of MO (CA1, 28%). On the other hand, according to the axis 2 (CA2, 17%), the CA distinguishes WO of the North (G1, G2) and WO of the center (G3, G4; Fig. 1B, Fig S2, S3).

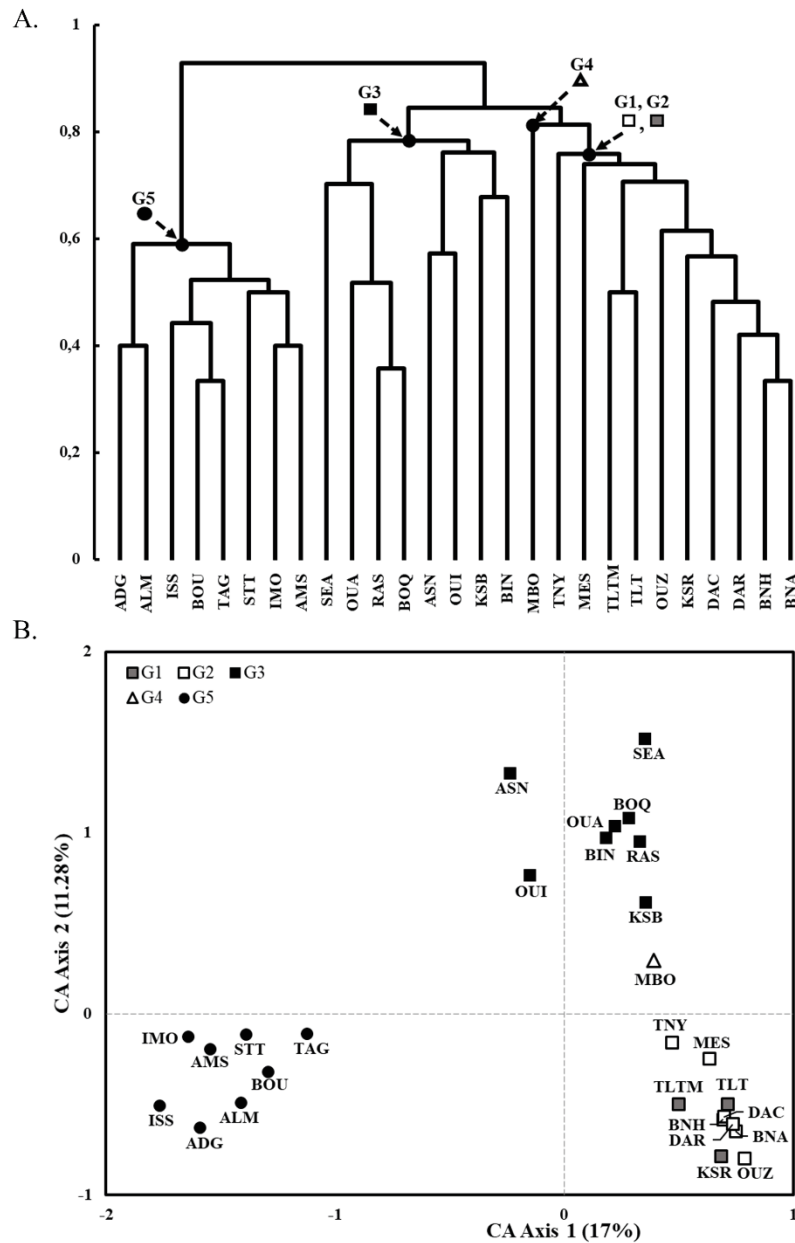


Figure 1. Agglomerate hierarchical clustering (AHC) (A) and correspondent analysis (B) carried out with data from floristic surveys.

Plant communities and environmental gradients

The canonic correspondence analysis (CCA) was performed using data from 27 surveys and 21 environmental variables (Tab. S5). The first two axes of CCA expresses 25.6% of variance due to the variation of the vegetation, and 29.2% of the variance due to the variation in the environmental factors (Tab. 2A). Axis 1 (CCA1) shows a clear discrimination between populations of MO (negative part of CCA1) compared to WO populations (positive part of

CCA1, Fig. 2A). However, axis 2 (CCA2) represents an axis of separation between populations of WO located in the north (positive part of CCA2) compared to the WO populations located in the center. The 'envfit' analysis shows that two environmental variables have a significant impact ($p < 0.05$) on the distribution of the studied populations (Tab. 2B). CCA1 is positively correlated with solar irradiation (AIR) and negatively correlated with precipitation (MAP), aridity index (AI), mean temperature of warmest month (MAWM), exposure (EXP) and the average height of the tree layer (Hm). CCA2 is positively correlated with the mean temperature of the coldest month (MACM) and negatively correlated with potential evapotranspiration (PET) and altitude (ALT; Tab. 2B, Fig. 2B). Meanwhile, mean annual temperature (MAT), total vegetation cover (RT) and fire impact (IN) show negative correlation with CCA1 and positive with CCA2.

Table 2. Results of the CCA analysis on vegetation and environmental data (A), Results from correlations between environmental variables and the canonical scaling ordination using *envfit* analysis. (B).

(A)

Axes	1	2	3
Eigenvalues	0.786	0.416	0.350
Species-environment Correlations	0.997	0.990	0.995
Cumulative percentage variance of species data	16.7	25.6	33
Cumulative percentage variance of species-environment relation	19.15	29.29	37.8
sum of all eigenvalues			4.693
sum of all canonical eigenvalues			4.105
Monte Carlo test for all axes (n=999)			F=1.663, P=0.001

(B)

Environmental variables	CCA1	CCA2	r ²	Pr (>r)	Sig
MAP	-0.929	0.370	0.965	0.001	***
AI	-0.844	0.537	0.910	0.001	***
IRA	0.840	-0.543	0.762	0.001	***
MAWM	-0.828	-0.560	0.691	0.001	***
MACM	0.099	0.995	0.585	0.001	***
PET	-0.390	-0.921	0.542	0.001	***
Alt	0.229	-0.974	0.502	0.001	***
EXP	-0.966	-0.258	0.360	0.008	**
Hm	-0.994	0.109	0.321	0.003	**
IN	-0.779	0.627	0.309	0.010	**
MAT	-0.656	0.755	0.287	0.020	*
RT	-0.651	0.759	0.237	0.028	*
GR	-0.665	0.747	0.168	0.087	

PNT	0.998	-0.070	0.159	0.127
PR	0.652	-0.758	0.102	0.252
Ha	-0.569	-0.823	0.098	0.258
Ra	0.634	0.773	0.081	0.359
RH	-0.732	0.681	0.043	0.579
pH	0.060	0.998	0.037	0.626

Significant values are in bold, *** p<0.001, ** p<0.01, *p<0.05.

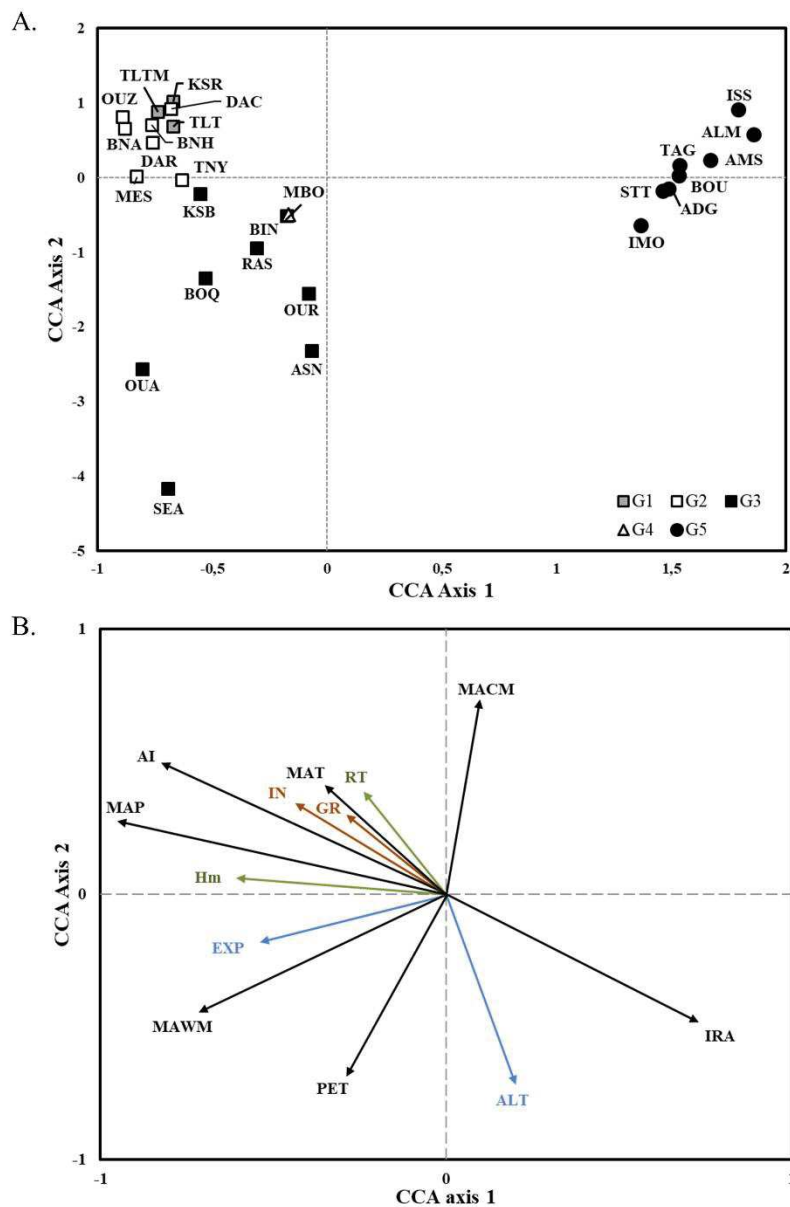


Figure 2. Canonical correspondent analysis carried on vegetation and environmental data (A. Projection of the studied populations; B. Projection of the environmental variables, lines color represent climatic variables (black), anthropic variables (red) and natural variables (blue and green, for abbreviation see Table S5).

Differentiation of traits and functional strategies in relation to vegetation structure and environmental gradients

The studied traits vary widely from wild olive population to another. For example, when the 5th and 95th percentile values of leaf traits are compared, SLA varies 2.5-fold (from 38.23 to 97.27 cm² g⁻¹), DS ranges from 2.2-fold (from 272.3 to 612.3 no. mm⁻²), and the height of the plants from 6.5-fold (from 1.8 to 11.8m, Tab. 5). Traits show coefficients of variation (CV %) varying between 10.5 for chlorophyll content (CHL) and 118 for DBH. The correlation network projection, based on Pearson correlation and Bonferroni adjustment, shows that SLA is negatively correlated with LDMC and thickness (LT) and positively correlated with height (H) and leaf width. Morphological traits appear to be correlated with each other and with fresh weight (LWM) and dry weight (LDM). However, stomatal density (DS) and relative chlorophyll content (CHL) appear to be independent of other leaf features (Fig. 3, Tab. S6).

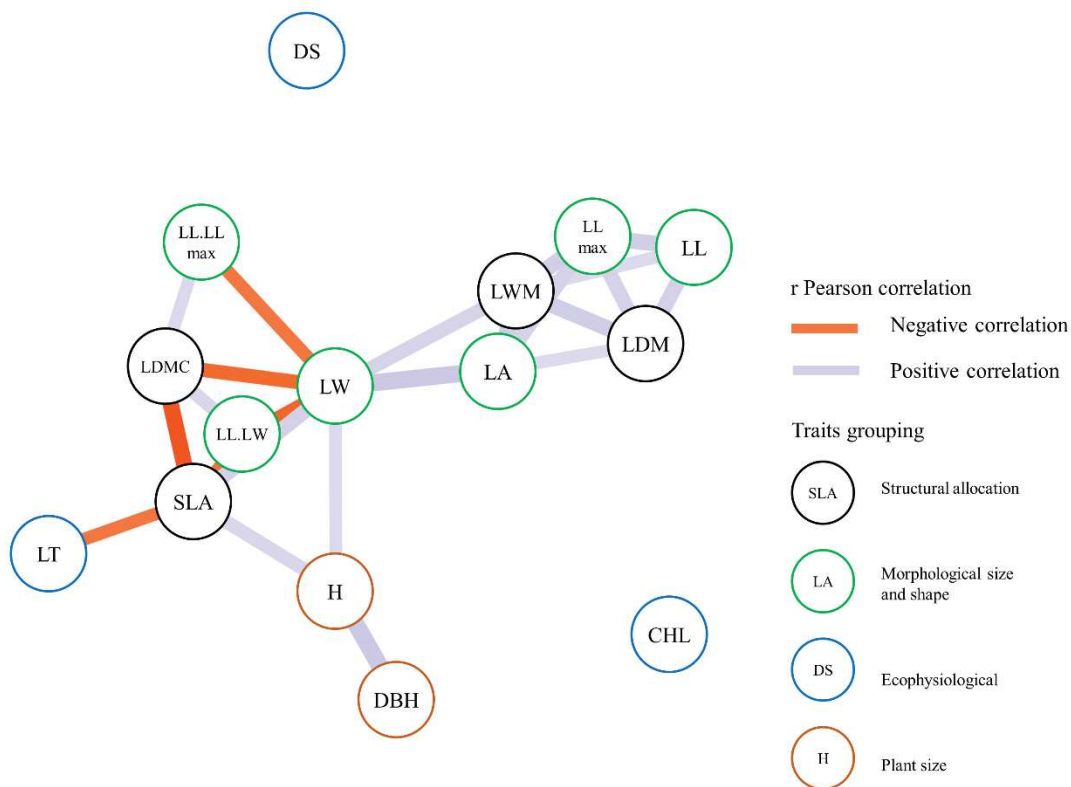


Figure 3. Correlation network among the studied functional traits, based on Pearson coefficient and *Bonferroni* adjustment.

One-way ANOVA analysis showed highly significant differences ($P < 0.01$) among the 27 studied populations for all foliar traits (Tab. 3). The decomposition of the variance shows that the intraspecific variation varies according to the functional role of the traits, the hierarchical levels considered and the two subspecies studied (WO and MO, Tab. 7). In comparison with the WO (Kassout et al., 2019) the traits related to the use of resources in *Olea maroccana* subsp. maroccana (MO) show an increase in the share of variance expressed at the intra-individual scale (at the leaf level). For example, SLA expresses 62.7% of variance for MO, and around 48% for WO. The majority of the morphological features of MO show an increase in variance expressed at the inter-population scale, whereas WO shows higher values at the intra-individual scale. Ecophysiological traits, with the exception of DS, express significant variance at the intra-population level (at the tree and leaf levels) for both subspecies (Tab. 4).

The Principal Component Analysis (PCA) performed from leaf traits and plant size show that the first three axes express 77% of the total variance (Tab. 5). PC1 (45.38%) is positively correlated with SLA and LA and negatively with LDMC and LT. PC1 is bound with an increase in leaf size (LW^+ and LL_{max}^+) and plants (H^+ and DBH^+ , Tab. 5, Fig. S3A, B). This axis represents a foliar economic spectrum (LES, Diaz et al., 2004) and seems to discriminate MO populations (G5) from WO populations (G1, G2, G3, G4, Fig. S3B). PC2 (23.79%) express differences in leaf elongation (LL^+) and fresh matter content (LDM^+). However, PC3 (7.9%) reflects increase in stomatal density (DS^+) and chlorophyll content (CHL^+). Examination of the distribution of populations in the first two axes of CCA (Tab. S7A, Fig. 4A) as a function of leaf features shows that axis 1 (CCA1) is positively correlated with LDMC, LT and leaf shape, and negatively correlated with SLA, LA, DS, plant height (H) and LWM (Tab. S7B, Fig. 4B). This axis (CCA1) allows discriminating between MO and WO. However, CCA2 shows no relation among the studied traits (*envfit* results, Tab. S7B). With regard to estimates of CSR strategy, populations have been classified as S and as S/SC, with percentage values ranging from 6% to 19% for C dimension, 80 to 93% for S and consistently zero for R (Tab. S8). Populations classed as S/SC are WO populations growing under humid (TLT population) and WO populations belonging to dry subhumid climatic conditions (BNH, BNA, TNY populations). Moreover, they are characterized by a developed tree vegetation layer (Fig. 4). Dimension C is positively correlated with SLA, LA, H and traits involved in resource acquisition, and negatively correlated with LDMC and LT traits involved in stress conservation and tolerance (Tab. S9). In addition, dimension C is positively correlated with PC1 (Tab. S9).

Table 3. Overview of trait values including the median, 5th percentile, 95th percentile, range (5th - 95th percentile) and coefficient of variation (CV%), and results from ANOVA.

Trait	Mean	Median	Std. Deviation	Min	Max	Percentiles			CV% (min - max)	ANOVA F _{27, 8100}
						5 th	95 th	Range 5 th - 95 th		
Ecophysiological (within leaf)										
CHL	69.2	69.6	7.28	48.3	101.3	57.3	81.3	52.9	10.52 (3.18-16.72)	10.27***
DS	427.74	422.53	106.22	214.66	638.96	272.3	612.3	424.3	19.76 (2.32-21.73)	96.4***
LT	0.42	0.421	0.06	0.267	0.772	0.32	0.54	0.506	38.12 (2.94-14.79)	30.7***
Morphological size and shape (whole leaf)										
LA	2.68	2.474	1.02	0.955	7.877	1.42	4.58	6.922	22.48 (13.25-36.15)	12.1***
LW	1.04	1.016	0.24	0.565	1.761	0.69	1.51	1.196	23.68 (6.30-17.21)	24.2***
LL	3.85	3.768	0.86	1.785	8.475	2.65	5.51	6.69	28.13 (6.86-30.82)	8***
LL _{max}	2.21	2.083	0.62	0.907	5.677	1.38	3.50	4.769	27.76 (9.39-37.25)	9.3***
LL/LW	3.89	3.649	1.08	1.742	7.267	2.44	6.04	5.525	14.96 (6-25.72)	23.5***
LL/LL _{max}	1.82	1.818	0.27	1.172	3.387	1.44	2.24	2.215	35.65 (2.98-27.15)	10.9***
Structural allocation (whole leaf)										
LWM	0.119	0.112	0.04	0.053	0.337	0.07	0.208	0.284	24.83 (9.31-34.14)	10.9***
LDM	0.049	0.046	0.01	0.016	0.176	0.026	0.077	0.16	81.32 (11.83-42.36)	7.8***
SLA	59.11	55.677	18.58	31.43	127.64	38.23	97.27	96.21	36.69 (4.6-38.33)	17.9***
LDMC	425.33	430.71	84.05	164.2	630.40	297.03	557.49	466.20	31.44 (5.32-26.71)	10.6***
Plant size (whole plant)										
H	4.3	3.5	2.67	1.5	14	1.8	11.8	12.5	62.03 (10.83-52.59)	21.3***
DBH	62.7	40	74.36	10	426	10	239.5	416	118.64 (21.21-91.54)	27.3***

Traits abbreviation, units and functional role are given in Table S1.

Table 4. Estimated percentage variance across hierarchical levels (site:tree:leaf) of (A) *O. e. subsp e. var. sylvestris* and (B) *O. e. subsp maroccana*.

Trait	(A) <i>O. e. subsp e. var. sylvestris</i> ¹				(B) <i>O. maroccana</i>			
	Sites	Tree	Leaf	Residual	Sites	Tree	Leaf	Residual
Ecophysiological								
CHL	17.0	24.6	50.1 ^a	8.3	30,7	24,2	38,2 ^a	6,8
DS	74.0 ^a	6.6	16.0	3.4	64,4 ^a	14,2	17,9	3,7
LT	50.6 ^a	16.2	27.9	5.3	16,8	37,2 ^a	38,8 ^a	7,0
Morphological								
LA	25.0	43.4 ^a	26.3	5.3	23,74	38,1 ^a	32,0	6,0
LL	27.6	47.8 ^a	20.2	4.4	35,15 ^a	27,2	25,9	11,6
LW	25.6	33.6	34.4 ^a	6.4	8,23	24,5	57,8 ^a	9,3
LL _{max}	23.7	43.5 ^a	27.3	5.4	53,88 ^a	25,2	17,1	3,7
LL/LW	25.8	42.8 ^a	26.2	5.3	39,21 ^a	20,6	34,0	6,1
LL/LL _{max}	13.2	16.2	61.0 ^a	9.6	26,55	39,5 ^a	28,3	5,5
Structural								
LWM	30.6	33.5 ^a	30.2	5.8	12,6	26,9	51,8 ^a	8,6
LDM	29.3	36.5 ^a	28.6	5.6	4,6	40,1	47,0 ^a	8,1
SLA	19.5	24.2	48.2 ^a	8.1	9,4	17,8	62,7 ^a	9,8
LDMC	14.8	29.1	48.0 ^a	8.2	18,3	12,5	59,6 ^a	9,3

¹Data from Kassout et al. (2019), ^a Highest value per each leaf trait and hierarchical level

Table 5. Coordinates (PCA1, PCA2 and PCA3) of the studied traits in the PCA.

Traits	PCA1	PCA2	PCA3
CHL	0.173	0.277	0.709
DS	0.310	-0.389	0.596
LT	-0.576	0.484	0.219
LA	0.893	0.313	0.087
LL	0.333	0.851	0.132
LW	0.942	-0.075	0.086
LL _{max}	0.672	0.647	0.012
LL.LW	-0.605	0.629	-0.068
LL.LL _{max}	-0.738	0.133	0.044
LWM	0.762	0.543	-0.115
LDM	0.393	0.855	-0.073
SLA	0.791	-0.476	0.160
LDMC	-0.780	0.390	-0.086
H	0.777	-0.208	-0.278
DBH	0.785	-0.007	-0.333
Eigenvalues	6.80	3.57	1.18
Variance (%)	45.38	23.79	7.90

Values in bold are statistically significant at $P < 0.05$.

Relationships between climate and functional strategies

PC1 (LES) and dimension C (CSR) are positively correlated with the aridity index (AI), the mean annual precipitation (MAP), while the mean temperature of the hottest month (MAWA) is negatively correlated with the solar irradiation (AIR). PC2 shows no correlation with climatic variables. However, PC3 (7.90%) is positively correlated with MAWA and altitude, and negatively correlated with the mean temperature of the coldest month (MACO, Tab. 6).

The regression analysis between PC1 and climate variables shows a significant and positive relationship with the aridity index (AI), mean annual precipitation (MAP) and the mean temperature of the hottest month (MAW), and negatively correlated with solar irradiation (AIR, Tab. S10). This indicates that wild olive leaves under wet conditions (higher value of AI) are larger, with higher SLA values. In the arid conditions (low AI values), the leaves are thicker with a smaller and longer shape, and higher dry matter contents (LDMC). On the other hand, a positive relationship is reported between PC3 and MAWA, PET, elevation, and negative with MACO, which is an indication of an increase in stomatal density under warming temperatures and a potential increase in evapotranspiration.

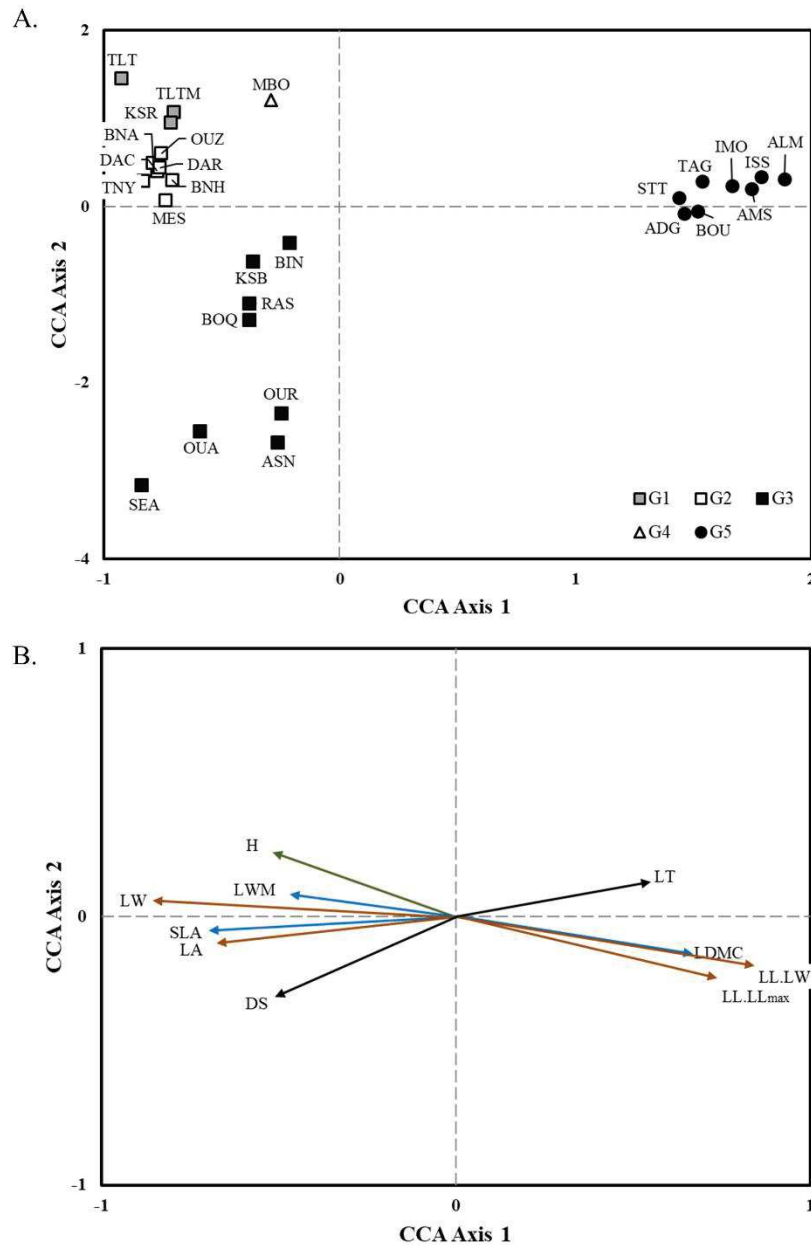


Figure 4. Canonical correspondent analysis carried out on vegetation and functional trait data (A. Projection of the studied populations; B. Projection of the functional traits - lines color represent morphological (Red), ecophysiological (black) and structural allocation traits (blue). For abbreviation, see Table S1.

The relationships between PC1 and the aridity index also reflects the vegetation structure obtained from phytoecological analysis (Fig. 5). Indeed, it shows the transition from vegetation series characteristic of humid and subhumid bioclimatic conditions (G1, G2) to series of arid bioclimatic conditions (G3, G4 and G5).

Table 6. Correlation coefficients between leaf functional traits, PCA axis and C dimension with climatic variables (n=27).

Traits	ALT	MAT	MAWA	MACO	MAP	AIR	IA	PET
CHL	-0.029	0.199	0.295	-0.058	0.079	-0.094	0.024	0.223
DS	0.509	-0.261	0.667	-0.642	0.226	-0.082	0.094	0.614
LT	0.174	-0.078	-0.199	-0.025	-0.493	0.502	-0.489	-0.013
LA	-0.020	0.034	0.398	-0.197	0.512	-0.469	0.464	0.193
LL	0.171	-0.080	0.086	-0.242	-0.122	0.119	-0.161	0.155
LW	-0.168	0.157	0.473	-0.066	0.767	-0.714	0.728	0.152
LL _{max}	-0.093	0.262	0.248	-0.045	0.292	-0.281	0.263	0.126
LL.LW	0.208	-0.186	-0.448	-0.022	-0.778	0.686	-0.743	-0.120
LL.LL _{max}	0.213	-0.420	-0.446	-0.064	-0.659	0.584	-0.626	-0.164
LWM	-0.246	0.190	0.162	0.069	0.496	-0.494	0.495	-0.046
LDM	-0.052	0.020	0.036	-0.039	0.174	-0.126	0.162	-0.031
SLA	-0.045	0.143	0.503	-0.140	0.529	-0.533	0.483	0.270
LDMC	0.248	-0.325	-0.373	-0.086	-0.592	0.641	-0.584	-0.100
H	-0.248	0.026	0.067	0.176	0.517	-0.641	0.591	-0.210
DBH	-0.238	0.101	0.056	0.198	0.452	-0.546	0.523	-0.203
C%	-0.239	0.199	0.346	0.021	0.652	-0.685	0.643	0.067
PCA1	-0.181	0.201	0.425	-0.029	0.697	-0.689	0.676	0.118
PCA2	0.034	-0.009	-0.160	-0.026	-0.243	0.238	-0.243	-0.054
PCA3	0.399	-0.035	0.605	-0.524	-0.021	0.143	-0.174	0.641

Values in bold are statistically significant at $P < 0.05$, for climatic variables abbreviation see *Material and Methods* section.

Discussion

Our study explores the effect of environmental gradients on plant communities and functional traits of wild olive trees in Morocco. Along the latitudinal gradient, the 27 studied populations show a relatively large diversity with a specific richness of 66 ligneous species categorized in five vegetation series and eight plant associations. This represents a tiny part of the woody plant diversity of the Mediterranean region (Quézel and Médail, 2003), but shows that wild olive populations are part of several types or series of vegetation. Our results indicate a higher specific richness of *O. e.* subsp. *europaea* var. *sylvestris* (oleaster, WO) populations compared to *O. e.* subsp. *maroccana* populations. However, the identified vegetation series are spatially structured according to the two subspecies (Fig. 1, 2). These diversity differences observed can be explained by the state of degradation of natural floristic communities (Benabid, 1985) and

by other ecological factors acting as environmental filters such as substrate and climate (Götzenberger et al., 2012). On the other hand, the discrimination between WO and MO communities, along the north-south latitudinal gradient in Morocco, may be the result of distinct climatic influences, Mediterranean and Macaronesian (infra-mediterranean) conditions. Indeed, this geographical structure may reflect biogeographical processes that determine a characteristic flora of each community (Médail & Diadema, 2009; Molina-Venegas et al., 2015). In addition, WO communities show differences in vegetation types between northern populations compared to populations of the center. These two regions were recognized as distinct refuges of diversity during the last ice age (Médail & Quézel, 1997; Médail & Diadema, 2009), which probably influenced the ecological affinities of their plant species. But, on the basis of recent genetic data (nuclear and chloroplastic microsatellite markers), oleaster populations of this two regions are clearly differentiated, probably due to ancient geographic isolation and subsequent gene flow limitation (at least since the Pliocene / Pleistocene transition, -2.6 Ma) (Khadari et al., in prep.). The segregation of the distribution area into two distinct climatic entities has probably adduce the «north-south» geographic structuration of these communities.

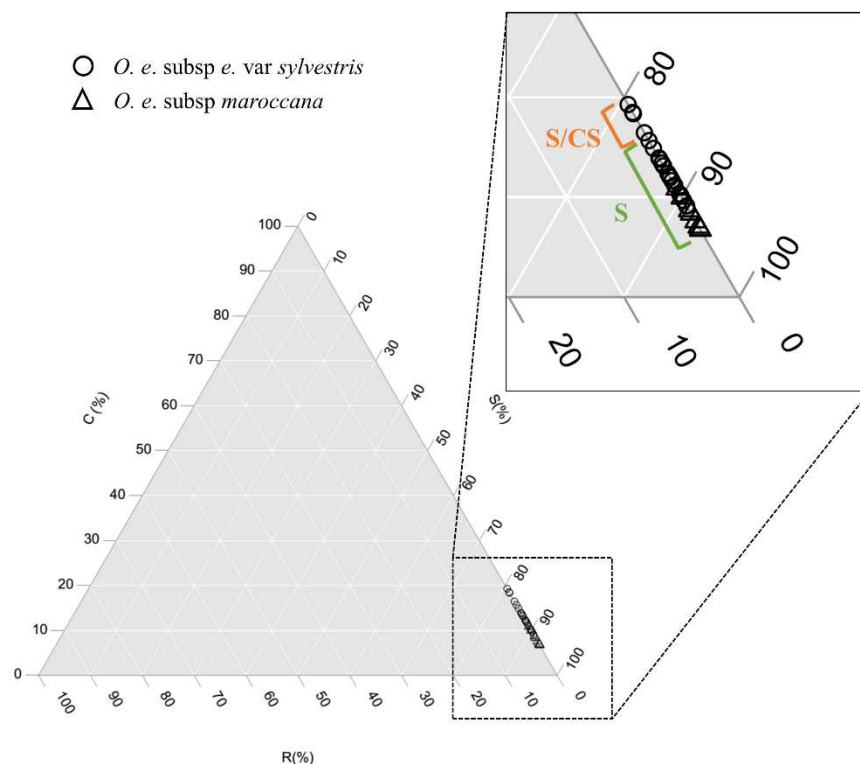


Figure 4. Ternary CSR plot of wild olive populations showing a clear discrimination of WO and MO in the S axis.

In general, the spatial structure of wild olive trees is influenced by climatic parameters. Our results show that the discrimination of oleaster populations compared to *O. e.* subsp. *maroccana* populations is explained by the effect of aridity. Indeed, the transition from vegetation in humid northern climates (e.g. Kermes oak thermo-Mediterranean series) to vegetation under arid climate in the south (Barbary thuya and Argan tree series) is well linked to the effect of this aridity gradient. The impact of altitude and the physiognomy of vegetation seem to play a role in this structure. In relation to the wild olive populations, their structure is influenced by the maximum temperatures of the warmest month, evapotranspiration and altitude. These are considered to be influencing the composition and richness of plant communities (MacArthur, 1972; Hawkins et al., 2003; Moles et al., 2014; Stein et al., 2014). Moreover, the effect of wild fire seems to have an effect but less important on the structure of plant communities, this can be explained by the exploitation of forest stands for firewood (Terral, 2000) or by natural fires characterized the Mediterranean basin (Pausas, 2004).

In analogy with the variation of plant, a significant variation of functional traits is evidenced according to environmental gradients. Significant inter-population differences in WO functional traits indicate responses to regional and local environmental conditions (Albert et al., 2010; Messier et al., 2010, 2017). Trait variation shown by PCA (Tab. 5, Fig. S) allows to discriminate wild olive populations (WO) and to *O. e.* subsp. *maroccana* populations (MO) for which aridity seems to have a significant effect (Fig. 5). In fact, under harsher climate as high aridity and solar radiation, high leaf thickness and dry matter content are important functional mechanism allows more storage of utilizable water and nutrients in such a way as to allow the plant to retain some physiological activity (Eggle and Nyffeler, 2009). Our results are also consistent with those of Garcia-Verdugo et al. (2010) who found low values of SLA and significant low leaf size in MO compared to WO. In parallel, we have shown that this variation of traits along PC1 axis may be related to the types of plant communities identified (Fig. 5). These results show that under wetter climatic conditions (high AI), olive leaves are characterized by higher values of SLA, while trees are higher and larger in size, whereas under more arid climatic conditions (weak AI) the wild olive tree is endowed of thicker leaves and of smaller shape and size with low SLA and high LDMC values. The positive correlation of SLA and precipitation (high AI) is consistent with studies carried out at the global scale on different species (Wright et al., 2004; Chown et al., 2004). In addition, the positive correlation between LDMC and the S dimension and negative with the aridity index is consistent with the results of Hudgson et al. (1999) who indicates that stress tolerant species (S) are likely to be related with

high leaf dry matter content. On the other hand, under arid conditions, decreased leaf size and SLA with increased leaf thickness were also observed (Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009; Wang et al., 2011). They can be interpreted as a 'turnover' between different functional strategies, thus, from resource allocation on rapid growth and photosynthetic rate with larger leaf under favorable conditions to resource conservation in more denser and thicker tissues under harsher conditions.

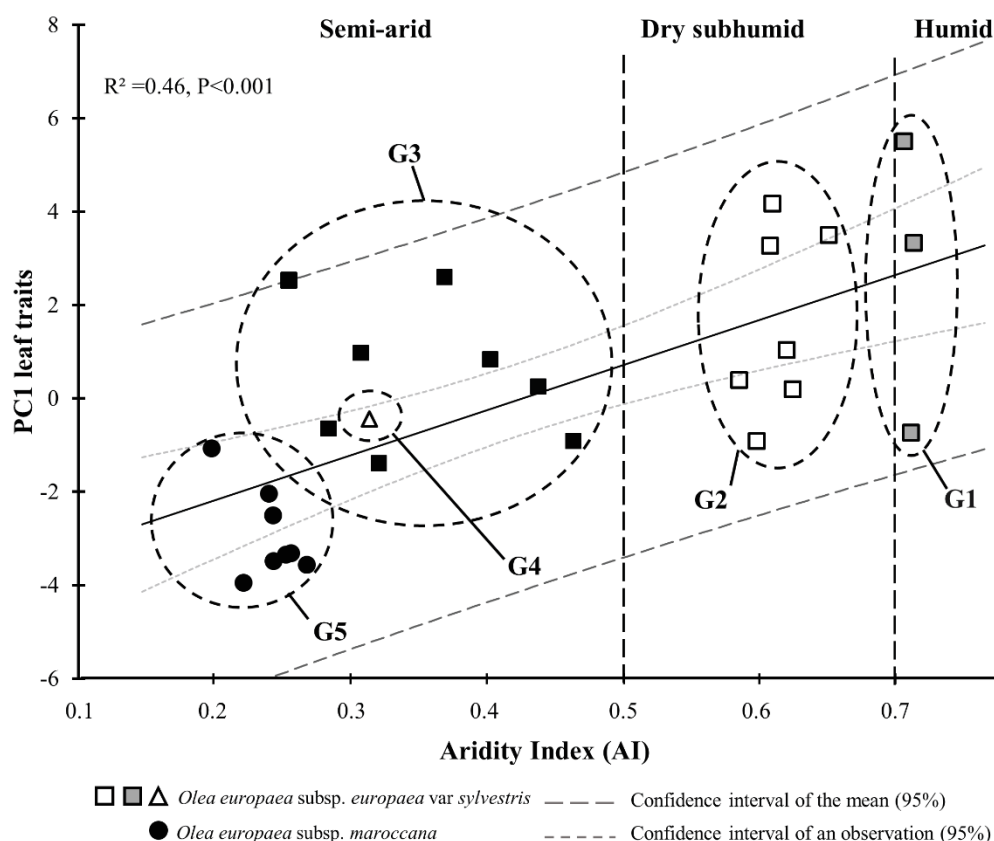


Figure 5. Relationship between PC1, representing the leaf economic spectrum and aridity index (AI).

However, we observed significant variation in both subspecies (Tab. 8) as a function of hierarchical levels (inter-population, intra-population and intra-individual) and the functional role of traits. These results suggest response based on regional and local environmental conditions (Albert et al., 2010; Messier et al., 2010). For example, in both subspecies (WO and MO), traits related to resources allocation (e.g. SLA, LDMC) express a significant variation at the intra-individual scale (Tab. 8), although, it seems to be more important for MO compared

to WO. These results suggest that local conditions influence the definition of competitive ability (high ALS) or tolerance (high LDMC, [Messier et al., 2010](#)). The significant variation in stomatal density among population for both subspecies suggests eco-physiological differences as response to variations in regional environmental conditions ([Bolnick et al., 2003](#); [Sides et al., 2014](#)). However, it should be noted that the measured variability of leaf traits may result from two different processes, genetic diversity or phenotypic plasticity ([Geber & Griffen, 2003](#); [Albert et al., 2010](#); [Niinments, 2014](#)) and the recognition of either process would require a suitable experimental protocol to evaluate genotype-environment interactions ([Pigliucci et al., 2006](#); [Frank, 2011](#); [Forsman, 2014](#)).

Comparative studies of plants and their functional traits have revealed different functional strategies that allow plants to cope with variations in environmental conditions ([Lavorel et al., 1997](#); [Wright et al., 2004](#); [Diaz et al., 2004](#); [Grime, 2001](#); [Pierce et al., 2017](#)). In this context, PCA showed that the positive correlation of SLA, height of plants (H) and DBH, and negative correlation of LDMC and leaf thickness (LT) with PC1 (Tab. 8) highlighted the existence of a foliar economic spectrum (LES) and a size variation axis in wild olive trees ([Diaz et al., 2004, 2016](#)). This axis expresses a continuum between a resource use strategy and a conservation strategy ([Wright et al., 2004](#); [Diaz et al., 2004](#); [Reich, 2014](#)). The negative correlation between SLA and LDMC supports the existence of this spectrum (Fig. 3, Tab. 6). In general, these results show that the wild olive (WO) tends towards the investment in the acquisition of resources and the ability to compete (SLA and H high) under favorable conditions, while the subspecies *O. e.* subsp. *maroccana* (MO) tends towards conserving resources and bearing stress conditions (high LDMC and LT), especially aridity. Moreover, the strong positive correlation of the CS dimension of CSR strategies with PC1 (LES, Tab. S5) and with aridity (Tab. 10) highlights a trade-off between 'acquisition / competition' and 'conservation / tolerance'. The PCA results show a positive correlation of PC3 with stomatal density (DS) and with altitude and thermal differences. This is in line with other studies showing DS variation with elevation and extreme temperatures ([Wang et al., 2011, 2015](#); [Liu et al., 2017](#)). These results can be seen as functional strategies allowing the wild olive tree, a long-lived species, to cope with variations and fluctuations in Mediterranean climatic and environmental conditions.

Conclusion

The functional traits of the wild olive tree vary along the latitudinal gradient in response to changes in climatic and vegetation conditions, reflecting different functional strategies. These

strategies express a high phenotypic plasticity i.e. the ability of the olive tree to respond to variations in environmental conditions at different spatial and organizational scales. Moreover, the comparison of the intraspecific variation of foliar traits of WO and MO suggests the establishment of adaptive strategies specific to each subspecies according to environmental conditions. From a climatic point of view, the present study provides several insights on the effect of climate on the expression and variation of leaf traits. These results can contribute to the development of Mediterranean woody plants response models according to new scenarios of climate change.

Acknowledgements

This research was funded by the TOUBKAL project (15/04, n°32525WH, 2015-2017) and the International Associated Laboratory - EVOLEA (INEE CNRS, France – Morocco). This work was also supported by PhD fellowship from the Moroccan Ministry of Research granted to Jalal Kassout (Excellency research grant - 024UAE2014). The authors thank members of the International Associated Laboratory - EVOLEA (INEE CNRS, France – Morocco), BioAgrobiodiversity team members, Sylvie Hurtrez and Christelle Hély Alleaume for helpful discussions and comments. We are very grateful to John Hodgson, Emmanuel Paradis and Allowen Evin for the statistical advice and to Abdeltif El Ouahrani for English improvement. This is the ISEM contribution n°ISEM-XXX.

Authors' contributions

JFT and MA conceived the study; JK, JFT and MA designed experiments and methodology; JK and MA collected the material and analysed the data; JK, JFT and MA led the writing of the manuscript.

References

Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, et al. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.

Auger, S. & Shipley, B. (2012). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J. Veg. Sci.*, 24, 419–428.

Barbéro M, Quézel P, Rivas-Martínez S. (1981). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9: 311–412.

Benabid A, Fennane M. (1994). Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie,

phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14: 21.

Benabid A. (1984). Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). Rabat: Institut scientifique Université Mohammed V.

Benabid, A. (1985). Les écosystèmes forestiers préforestiers et présteppiques du Maroc: diversité, répartition biogéographique et problèmes posés par leur aménagement. *Foret Méditerranéenne* VII: 53–64.

Besnard G, Rubio de Casas R, Christin PA, Vargas P. (2009). Phylogenetics of *Olea* (Oleaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequences: tertiary climatic shifts and lineage differentiation times. *Annals of Botany* 104: 143–160.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. a, Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161(1), 1–28. doi:10.1086/343878

Bonham CD. (2013). Measurements for terrestrial vegetation. Chichester, UK: Wiley.

Braun-Blanquet J., (1964). Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde. 3eéd., Springer, Wien-New York, 865 p.

Calow, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1, 57–61.

Chave, J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4–16.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. (2003). Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239–264.

Cornwell WK, Ackerly DD (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol Monogr* 79: 109–126.

de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W, Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Leps, J., Zobel, K., & Pärtel, M.(2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93(10), 2263–2273.

- Díaz S, Cabido M, Casanovas F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Emberger L. (1939). Aperçu général sur la végétation du Maroc : commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1:1.500.000. Morocco: Société des sciences naturelles et physiques du Maroc.
- Eggle U, Nyffeler R. (2009). Living under temporarily arid conditions succulence as an adaptive strategy. *British Cactus and Succulent Society*. 27:1336.
- Fajardo A, Siefert A. (2016). Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* 180: 951–959.
- Fajardo A, Siefert A. (2019). The interplay among intraspecific leaf trait variation, niche breadth and species abundance along light and soil nutrient gradients. *Oikos* 128: 881-891.
- Fajardo A, Piper FI. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189: 259–271.
- Fennane M. (1988). Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. Bulletin de l'Institut scientifique Rabat 12: 99–148.
- Fick S, Hijmans R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. (2000). Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964–977.

- Forsman, A. (2014). Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(1), 302–7. doi:10.1073/pnas.1317745111
- Frank SA. (2011). Natural selection. II. Developmental variability and evolutionary rate. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2310–2320.
- Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ. (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell and Environment* 32: 1737–1748.
- Garcia-Verdugo G, Forrest A. D., L. Balaguer, M. C. Fay, P. Vargas (2010). Parallel evolution of insular *Olea europaea* subspecies based on geographical structuring of plastid DNA variation and phenotypic similarity in leaf traits *Bot. J. Linn. Soc.* 162, 54.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, *et al.* (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69–83.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Geber, M. A., & Griffen, L. R. (2003). Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S21–S42. doi:10.1086/368233
- Givnish TJ. (1979). On the Adaptive Significance of Leaf Form. In: Solbrig T, Jain S, Johnson GB, Raven PH, *Topics in Plant Population Biology*. London: Macmillan Education, 375–407.
- Givnish TJ. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131–160.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bräthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., *et al.* (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.* 87, 111–127. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Green PS (2002). A revision of *Olea*. (Oleaceae). *Kew Bull* 2002; 57: 91-140

Grime JP. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd edn. Chichester: Wiley.

Grime, J. P. (1977). Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1169-1194.

Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259–281.

Hawkins B.A, Field R, Cornell H.V, Currie D.J, Guégan J.F, Kaufman D.M. et al. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.

Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP. (1999). Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282–294.

Hulshof CM, Swenson NG. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24: 217–223.

Iida Y, Poorter L, Sterck F, et al. (2014). Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology* 95: 353–363.

Ionesco T, Sauvage C. (1969). Fichier des espèces climax. *Al Awamia*. 105–124.

Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134–1140.

Kassout, J., Terral, J.-F., Hodgson, J. & Ater, M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE* 14(7): e0219908.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 474–478.

Legendre P, Legendre L. (2012). Numerical Ecology Developments in Environmental Modelling, 24 Third English Edition.

Lepš J. & Šmilauer P. (2003). Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press

Lepš, J., de Bello, F., Smilauer, P. & Dolezal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863.

Liu, C., He, N., Zhang, J., Li, Y., Wang, Q., Sack, L., & Yu, G. (2017). Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Functional Ecology*, 32(1), 20–28. doi:10.1111/1365-2435.12973

MacArthur, R.H. (1972). Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press, Princeton, NJ, US 269 pp.

Madani N, Kimball JS, Ballantyne AP, et al. (2018). Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Scientific Reports* 8: 2870. doi.org/10.1038/s41598-018-21172-9.

McDonald PG, Fonseca CR, Overton JM, Westoby M. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology* 17: 50–57.

McGill, B. J., Enquist B.J, Weiher E., and Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.

Médail F, Quézel P, Besnard G, Khadari B (2001). Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. subsp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas et al. a relictual olive tree from South West Morocco. *Bot J Linn Soc* 137:249–266

Médail F, Diadema K (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J Biogeogr* 36:1333–1345

Médail, F. & Quézel, P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84,112–127.

Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, Violle C, Enquist BJ. (2017). Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology*.

Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.

Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, *et al.* (2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25: 1167–1180.

Molina-Venegas R, Aparicio A, Lavergne S, Arroyo J. (2015). The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20151116.

Moran EV, Hartig F, Bell DM. (2016). Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* 22: 137–150.

Nicotra AB, Babicka N, Westoby M. (2002). Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130: 136–145.

Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS. (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154: 625–635.

Niinemets Ü. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist* 205: 79–96.

Oksanen JF, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, *et al.* (2015). vegan: community ecology package. R package version 2.2–1. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pausas J.G. (2004). Changes in Fire and Climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Climat change*. 63:337-350.

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, *et al.* (2013). New handbook for standardised

- measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444–457.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology*, 209(Pt 12), 2362–7. doi:10.1242/jeb.02070
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565–588.
- Poorter L, Bongers F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733–1743.
- Quézel P. & Médail F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p.
- R Development Core Team. (2015). R: The R Project for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, et al. (1999). Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, et al. (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471–482.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365–392.
- Reich PB. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits : which traits are the more reliable ? *Plant Ecology* 174: 37–48.
- Russo SE, Cannon WL, Elowsky C, Tan S, Davies SJ. (2010). Variation in leaf stomatal traits

of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *American Journal of Botany* 97: 1109–1120.

Sides, C. B., Enquist, B. J., Ebersole, J. J., Smith, M. N., Henderson, A. N., & Sloat, L. L. (2014). Revisiting darwins hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species ecological breadth? *American Journal of Botany*, 101(1), 56–62. doi:10.3732/ajb.1300284

Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso M V., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.

Southwood, T. R. E. (1988). Tactics, Strategies and Templets. *Oikos* 52:3-18.

Stein A, Gerstner K, Kreft H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters* 17: 866-880.

Terral, J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 27, 127-133.

UNEP (1997). World Atlas of desertification. Edited by Middleton L, Thomas D (eds), 2nd edition. Arnold, London. 182 p.

Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. (2012). A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* 15: 1149–1157.

Vile D, Garnier E, Shipley B, et al. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129–1136.

Violle C, Navas ML, Vile D, et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116: 882–892.

Wang R, Huang W, Chen L, Ma L, Guo C, Liu X. (2011). Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in north east China. *PLoS One*. 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026209>

Wang R, Yu G, He N, et al. (2014). Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a

function of plant functional type: evidence from Changbai Mountain, China. *PLoS ONE*, 9(12), e115395. doi:10.1371/journal.pone.0115395.

Weihner, E., & Keddy, P. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 323-335.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.

Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.

Witkowski ETF, Lamont BB. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486–493.

Woodward FI, Diament AD. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional ecology* 15, 351-359.

Wright I.J, Reich P.B, Westoby M, et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K. et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytol.* 166, 485–496.

Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, Cramer MD. (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology* 24: 485–492.

Zomer RJ, Bossio DA, Trabucco A, Yanjie L, Gupta DC, Singh VP, (2007). *Trees and water: smallholder agroforestry on irrigated lands in Northern India*. IWMI research report. 122.

Zomer RJ, Trabucco A, Bossio DA, Verchot LV. (2008). Climate change mitigation: a spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126: 67–80.

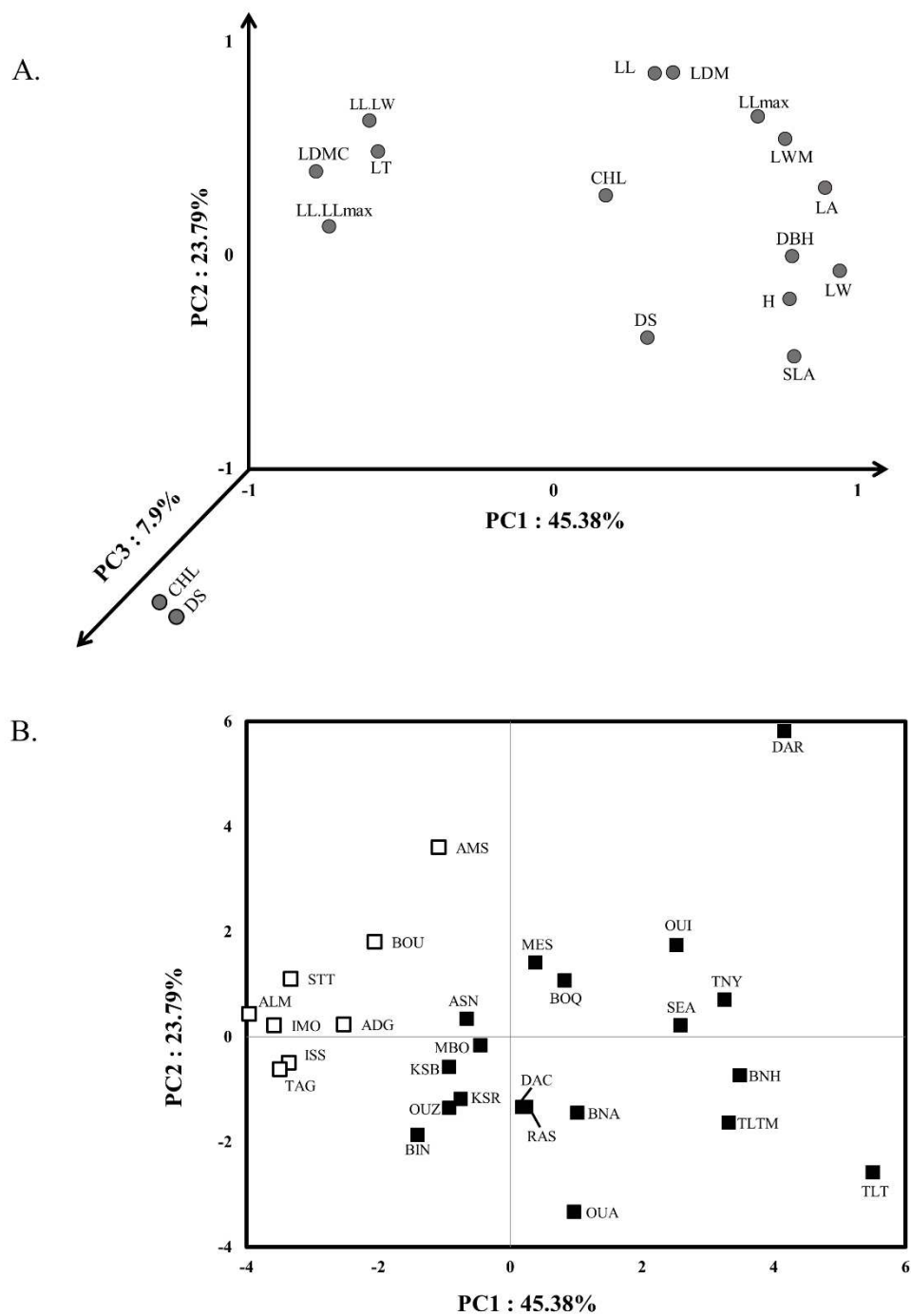


Figure S3. Principal component analysis (PCA) on functional leaf and size traits (A) and the studied populations (B). Black squares represent oleaster population, and white squares represent *Olea maroccana* populations (B).

Table S1. Leaf traits studied grouped according to putative function role.

Trait grouping	Traits	Abbr	Unit	Putative functional role	References
Ecophysiological (within leaf)	Relative chlorophyll content	CHL	SPAD unit	Photosynthetic rate and leaf life span	Poorter and Bongers, 2006
	Stomatal density	DS	no. of stomata abaxial surface mm ⁻²	Stomatal conductance and water balance	Chaves et al., 2003; Franks et al., 2009; Russo et al., 2010
	Leaf water content	LWC	g	Water balance	
	Specific leaf water content	SLWC	g H ₂ O cm ⁻²	Water balance	Hulshof and Swenson, 2010
	Leaf thickness	LT	mm	Resource acquisition and water balance	Givnish, 1979; Reich et al., 1998; Vile et al., 2005; Witkowski and Lamont, 1991
Morphological size and shape (whole leaf)	Leaf area	LA	cm ²	Resource capture, growth rate and water balance	Givnish, 1979, 1987; McDonald et al., 2003; Diaz et al., 2004, 2016; Yates et al., 2010
	Length	LL	cm	Light capture, resource capture and growth rate	Givnish, 1979, 1984; Fonesca et al., 2010; Yates et al., 2010
	Width	LW	cm		
	Length at maximum width	LL _{max}	cm		
	Length:width ratio	LL/LW		Light capture and thermoregulation	Nicotra et al., 2008, 2011
Length:LPL ratio	LL/LL _{max}		Light capture and thermoregulation		
Structural allocation (whole leaf)	Leaf fresh mass	LWM	g	Resource acquisition	Wilson et al., 1999; Roche et al., 2004
	Leaf dry mass	LDM	g	Resource acquisition	
	Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	Resource capture, water balance and growth rate	Reich et al., 1992, 1999; Wilson et al., 1999; Garnier et al., 2001; Westoby et al., 2002
	Leaf dry matter content	LDM C	mg g ⁻¹	Physical resistance, stress tolerance and growth rate	Westoby, 1998; Cornelissen et al., 2003; Wright et al., 2004; Roche et al., 2004
Plant size (whole plant)	Plant height	H	m	Light capture, competition rate, stress tolerance and growth rate	Westoby, 1998; Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009
	Diameter at breast height	DBH	cm	Resource capture, stress tolerance and growth rate	Iida et al., 2014

Table S2. Diversity indices per populations. Mean, maximal, minimal and standard-deviation are given

ID Site ¹	Species richness S	Shannon H'	Simpson D	Pielou evness E
TLTM	19	2.205	0.866	0.749
TLT	14	2.019	0.818	0.765
KSR	23	2.639	0.910	0.841
BNH	15	1.855	0.799	0.685
DAC	13	2.023	0.825	0.788
BNA	10	1.939	0.844	0.842
TNY	9	1.729	0.775	0.787
DAR	12	1.893	0.810	0.761
OUZ	10	1.952	0.831	0.847
MES	6	1.506	0.737	0.841
RAS	14	2.107	0.856	0.798
BOQ	9	1.840	0.818	0.837
MBO	11	1.229	0.609	0.512
SEA	4	0.728	0.505	0.525
OUA	13	1.383	0.655	0.539
KSB	25	2.197	0.836	0.682
BIN	16	1.923	0.827	0.693
ASN	11	1.755	0.801	0.732
OUI	9	1.553	0.773	0.707
ADG	7	1.188	0.671	0.610
ALM	9	1.740	0.796	0.792
BOU	11	1.681	0.788	0.701
IMO	8	1.629	0.780	0.783
STT	10	1.781	0.799	0.773
ISS	10	1.908	0.835	0.829
TAG	14	1.901	0.817	0.720
AMS	8	1.504	0.722	0.723
Mean ²	12 (4 – 25)	1.771 (0.728 – 2.640)	0.782 (0.506 – 0.910)	0.736 (0.512 – 0.847)
SD	4.76	0.372	0.086	0.096

¹ For sites full names see Table 1, ² Mean (min – max)

Table S3. Vegetation series and phytoecological associations of the studied wild olive populations.

ID Population	Vegetation series	Phytoecological associations
TLTM TLT KSR	Kermes oak Thermo-mediterranean serie	<i>Rusco hypophyllii-Quercetum cocciferaie</i> Benabid 1984
BNH DAC BNA TNY DAR OUZ MES	Oleaster and carob Thermo-mediterranean serie	<i>Tamo communis-Oleetum sylvestris</i> Benabid 1984
RAS BOQ SEA OUA	Barbary thuya mesophil serie	<i>Coronilla viminalis-Tetraclinetum</i> Barbéro, Quézel & Rivas-Martínez 1981
KSB BIN	Phoenicean juniper and barbary thuya serie	<i>Querco rotundifoliae-Tetraclinetum</i> Fennane 1988 <i>Polygalo balansae- Tetraclinetum</i> Quézel & Rivas-Martínez 1981
ASN OUIR		<i>Lavandulo dentatae-Tetraclinetum articulatae</i> Fennane 1988
MBO	Holm oak Thermo-mediterranean serie	<i>Smilaci mauritanicae-Quercetum rotundifoliae</i> Barbéro, Quézel & Rivas-Martínez 1981
ADG ALM BOU IMM STT ISS TAG AMS	Barbary thuya and argan serie	<i>Olea salicifoliae –Tetraclinetum</i> Benabid et Fennane 1994

Vegetation series relates to Benabid and Fennane (1994) and phytoecological association to Barbéro et al. (1981), Benabid (1984) and Fennane (1988).

Table S4. Mean phytocological associations and their characteristics plants.

Relevés N°	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16	R17	R18	R19	R20	R21	R22	R23	R24	R25	R26	R27	
Sites abbreviation	KSR	TLT	TLTM	BNA	BNH	DAR	DAC	OUZ	MES	TNY	BOQ	RAS	OUA	SEA	MBO	KSB	BIN	OUR	ASN	AMS	IMO	STT	TAG	BOU	ISS	ALM	ADG	
Altitude (m)	255	293	364	90	150	322	64	137	196	126	582	589	523	745	680	900	946	919	953	304	595	562	632	656	353	256	238	
Slope (%)	20	5	30	10	15	40	30	15	20	15	15	15	15	25	20	40	15	40	10	10	30	30	25	20	15	15	20	
Exposition (%)	SEE	SE	SEE	NE	N	SSE	SE	SE	SSE	SW	SSW	SE	SSE	SE	SE	SSE	NW	SE	SSE	SSE	NW	NW	NW	NE	NE	NNW	NE	
Tree cover (%)	50	90	50	10	10	15	20	10	80	40	50	60	20	20	70	20	0	20	20	50	40	40	30	10	40	30	30	
Tree cover high (m)	13	18	10	8	12	8	10	8	8	12	13	10	12	8	15	12	5	13	6	7	7	7	5	8	7	6	6	
<u>Characteristics of the association <i>Rusco hypophylli</i> - <i>Quercetum cocciferae</i></u>																												
<i>Quercus coccifera</i>	2	4	2
<i>Myrtus communis</i>	2	+	+
<i>Phillyria latifolia</i>	2	2	.	2	2	2
<u>Characteristics of the association <i>Tamo communis</i> - <i>Oleetum sylvestris</i></u>																												
<i>Olea e. subsp europaea</i> var <i>sylvestris</i>	2	4	4	3	4	4	3	4	4	4	4	2	4	2	2	2	3	2	2	.	.	2	+	2	.	+	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	2	.	.	2	2	.	.	.	2	.	.	+	.	+	2	+	+	2
<i>Tamus communis</i>	+	.	+
<i>Clematis cirrhosa</i>	+	2	2	+	+
<u>Characteristics of the association <i>Coronilla viminalis</i> - <i>Tetraclinetum</i></u>																												
<i>Rhus pentaphyllum</i>	2	+	3	+
<i>Tetraclinis articulata</i>	3	3	+	.	.	4	3	3	2	2	4	4	4	4	4	3	.	.
<i>Pistacia atlantica</i>	2
<i>Rhamnus lycioides</i>	2	.	.	2	+	.	.	+	+
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	2	.	.	2	2	.	.	.	2	.	.	+	.	+	2	+	+	2
<u>Characteristics of the association <i>Smilaci mauritannicae</i> - <i>Quercetum rotundifoliae</i></u>																												

<i>Quercus rotundifolia</i>	4	2	2
<i>Olea e. subsp europaea</i> var <i>sylvestris</i>	2	4	4	3	4	4	3	4	4	4	4	2	4	2	2	2	3	2	2	.	.	2	+	2	.	+	.
<i>Smilax aspera</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	2	.	.	2	2	.	.	.	2	.	.	+	.	+	2	+	+	2

Characteristics of the association *Quercus rotundifoliae* - *Tetraclinitum*

<i>Tetraclinis articulata</i>	3	3	+	.	.	4	3	3	2	2	4	4	4	4	3	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	2	.	.	2	2	.	.	.	2	.	.	+	.	+	2	+	+	2
<i>Juniperus oxycedrus</i>	2	.	+	+
<i>Quercus rotundifolia</i>	4	2	2
<i>Pinus halpensis</i>	+

Characteristics of the association *Polygala balansae* - *Tetraclinetum*

<i>Tetraclinis articulata</i>	3	3	+	.	.	4	3	3	2	2	4	4	4	4	3	.	.
<i>Polygala balansae</i>	+	+
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	2	.	.	2	2	.	.	.	2	.	.	+	.	+	2	+	+	2
<i>Juniperus phoenicea</i>	+	4	3

Characteristics of the association *Lavandula dentatae* - *Tetraclinetum articulataea*

<i>Tetraclinis articulata</i>	3	3	+	.	.	4	3	3	2	2	4	4	4	4	3	.	.
<i>Juniperus phoenicea</i>	+	4	3
<i>Lavandula dentata</i>	2	.	2	+	2	2	2	2	2	2	2	2	+
<i>Juniperus oxycedrus</i>	2	.	+	+
<i>Polygala balansae</i>	+	+

Characteristics of the association *Olea salcifoliae* - *Tetraclinetum*

<i>Olea e. subsp maroccana</i>	4	4	4	2	4	4	4	4
<i>Lavandula dentata</i>	2	.	2	+	2	2	2	2	2	2	2	2	+
<i>Genista ferox</i>	2	+	.	3	3	2	3	+

<i>Tetraclinis articulata</i>	3	3	+	.	.	4	3	3	2	2	4	4	4	4	3	.	.
<i>Euphorbia beaumierana</i>	2	.	.	.	3	.
<u>Characteristics of the association of higher level of the association and companion species</u>																											
<i>Pistacia lentiscus</i>	4	2	3	4	3	4	4	2	4	.	3	2	2	.	.	3	4	3	3	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Chamaerops humilis</i>	2	2	2	3	2	2	2	.	2	3	2	3
<i>Calycotome intermedia</i>	2	.	2	4	4	2	2	2	.	2	3	2	.	.	.	2
<i>Cistus monspeliensis</i>	4	.	3	3	2	2	2	3	2	+	2
<i>Cistus salvifolius</i>	2	.	3	2	+	2	2	2	.	.	+	+
<i>Asparagus albus</i>	.	2	2	2	.	+	+	+	.	+	+
<i>Cistus albidus</i>	2	.	.	.	2	.	2	2	.	.	.	2	.	3	2	3
<i>Argania spinosa</i>	4	2	3	3	2	4	4	4
<i>Asparagus acutifolius</i>	.	2	+	2	2	+	.	.	+	+
<i>Globularia alypum</i>	2	+	2	2	2	2
<i>Periploca laevigata</i>	.	.	+	2	+	3	2	+	.
<i>Rhus tripartitum</i>	2	.	+	+	3	3	2	.
<i>Erica arborea</i>	3	.	.	.	2	+	2	3
<i>Crataegus oxyacantha</i>	+	.	.	3	2	+	.	.	.	+
<i>Daphne gnidium</i>	2	.	+	.	.	+	.	+	.	2
<i>Rosa canina</i>	+	.	+	.	.	2	.	.	+	.	.	2
<i>Ziziphus lotus</i>	+	+	+	2	2
<i>Phylleria angustifolia</i>	2	2	2	2
<i>Chamaerops humilis</i> var. <i>argentea</i>	+	.	.	+	+	+
<i>Lavandula multifida</i>	2	2	.	+	.	+
<i>Phillyrea media</i>	2	2	.	.	.	2	.	.	2
<i>Osyris quadripartita</i>	+	+	2	.	2	.	.
<i>Thymus satureioides</i>	2	.	.	.	4	2	+
<i>Aristolochia baetica</i>	+	.	.	+	+
<i>Arbutus unedo</i>	2	2	2

Table S5. Environmental variables used to characterize wild olive population.

Environmental variables	Abbreviation (units)
<i>Natural variables</i>	
Total cover	RT (%)
Tree cover	RA (%)
Shrub cover	Ra (%)
Herbaceous cover	RH (%)
Tree maximum height	Hm (m)
Shrub maximum height	Ha (m)
pH	
Altitude	Alt (m)
Slope	PNT (°)
Orientation	EXP
<i>Anthropogenic variables</i>	
Wood-cutting	CB
Grafting	GR
Fire	IN
Grazing	PR
<i>Climatic variables</i>	
Mean annual temperature	MAT (° C)
Mean annual Mean annual of the warmest month	MAWM (° C)
Mean annual Mean annual of the coldest month	MACM (° C)
Mean annual precipitation	MAP (mm)
Potential evapotranspiration	PET (mm)
Solar irradiation	AIR (kJ m ⁻² day ⁻¹)
Aridity index	AI (unitless)

Table S6. Pearson correlation between the mean values of the studied leaf traits (n=27).

Traits	CHL	DS	LT	LA	LL	LW	LL _{max}	LL.LW	LL.LL _{max}	LWM	LDM	SLA	LDMC	H
CHL	1													
DS	0.076	1												
LT	0.205	-0.255	1											
LA	0.219	0.232	-0.428	1										
LL	0.253	-0.014	0.167	0.618	1									
LW	0.189	0.316	-0.602	0.887	0.223	1								
LL _{max}	0.235	0.009	-0.055	0.763	0.812	0.524	1							
LL.LW	-0.045	-0.350	0.621	-0.375	0.476	-0.735	0.087	1						
LL.LL _{max}	-0.063	-0.193	0.373	-0.515	-0.019	-0.659	-0.571	0.569	1					
LWM	0.200	-0.094	-0.180	0.843	0.638	0.717	0.804	-0.215	-0.462	1				
LDM	0.254	-0.235	0.125	0.638	0.782	0.360	0.752	0.177	-0.161	0.823	1			
SLA	0.062	0.538	-0.662	0.606	-0.021	0.767	0.256	-0.675	-0.575	0.268	-0.187	1		
LDMC	-0.114	-0.347	0.501	-0.514	0.066	-0.722	-0.304	0.676	0.641	-0.440	0.116	-0.838	1	
H	-0.024	0.234	-0.522	0.565	0.092	0.643	0.369	-0.461	-0.511	0.421	0.094	0.692	-0.625	1
DBH	0.045	0.083	-0.399	0.582	0.203	0.618	0.485	-0.376	-0.529	0.583	0.300	0.575	-0.601	0.896

Values in bold are statistically significant at $P < 0.05$.

Table S7. Summary of the CCA ordination of the studied populations and leaf traits (A), and Results from correlations between leaf traits and the canonical scaling ordination using *envfit* analysis (B).

(A)

Axes	1	2	3	
Eigenvalues	0.750	0.372	0.327	
Species-environment Correlations	0.981	0.958	0.966	
Cumulative percentage variance of species data	16	23,92	30.91	
Cumulative percentage variance of species- traits relation	24.82	37.12	47.95	
sum of all eigenvalues				4.693
sum of all canonical eigenvalues				3.026
Monte Carlo test for all axes (n=999)				F=1.330, P=0.005

(B)

Trait variables	CCA1	CCA2	r ²	Pr(>r)	Sig
LW	-0.998	0.062	0.789	0.001	***
LL.LW	0.975	-0.220	0.748	0.001	***
LL.LL _{max}	0.951	-0.310	0.585	0.001	***
SLA	-0.997	-0.079	0.531	0.001	**
LA	-0.990	-0.144	0.495	0.001	***
LDMC	0.976	-0.218	0.488	0.001	***
DS	-0.870	-0.493	0.375	0.007	**
H	-0.915	0.404	0.340	0.008	**
LT	0.977	0.214	0.308	0.013	*
LWM	-0.990	0.139	0.245	0.027	*
DBH	-0.972	0.234	0.209	0.069	
LL _{max}	-0.999	-0.008	0.172	0.110	
CHL	-0.771	-0.637	0.084	0.362	
LL	0.248	-0.969	0.081	0.380	
LDM	-0.933	-0.359	0.021	0.783	

Significant values (p<0.01) are in bold, *** p<0.001, ** p<0.01, *p<0.05.

Table S8. Values of C and S dimensions for each population, and strategy classes.

Population	Population ID	C%	S%	Strategy Classes
1. Tlat Taghramt Med	TLTM	15.67	84.33	S
2. Tlat Taghramt	TLT	19.28	80.72	S/CS
3. Ksar Sghir	KSR	10.12	89.88	S
4. Bni Harchin	BNH	18.49	81.51	S/CS
5. Dar Chaoui	DAC	11.19	88.81	S
6. Bni Arous	BNA	16.46	83.54	S/CS
7. Tnin Sidi Yamani	TNY	18.37	81.63	S/CS
8. Dar Akoubaa	DAR	13.93	86.07	S
9. Ouezzene	OUZ	10.33	89.67	S
10. Mesmouda	MES	11.66	88.34	S
11. Ras Ejrey	RAS	13.14	86.86	S
12. Bouqachmir	BOQ	13.42	86.58	S
13. Moulay Bouazza	MBO	12.11	87.89	S
14. Sebt Ait-Rahou	SEA	14.89	85.11	S
15. Oulad Aissa	OUA	12.39	87.61	S
16. El Ksiba	KSB	9.67	90.33	S
17. Bin Ouidane	BIN	9.13	90.87	S
18. Asni	ASN	11.99	88.01	S
19. Ouirgane	OUI	13.82	86.18	S
20. Adghil	ADG	8.68	91.32	S
21. Alma	ALM	6.79	93.21	S
22. Boulbaz	BOU	9.96	90.04	S
23. Immouzzet	IMO	7.04	92.96	S
24. Souk Tlalt Tankert	STT	7.58	92.42	S
25. Issi	ISS	6.72	93.28	S
26. Taghart	TAG	8.35	91.65	S
27. Amskroud	AMS	10.85	89.15	S

Table S9. Spearman's pairwise correlations between traits, PC1 and C dimension.

Traits	C dimension	
	r_s	P
CHL	0.228	0.252
DS	0.335	0.088
LT	-0.631	0.001
LA	0.861	0.000
LL	0.360	0.065
LW	0.909	0.000
LL _{max}	0.747	0.000
LL.LW	-0.654	0.000
LL.LL _{max}	-0.614	0.001
LWM	0.780	0.000
LDM	0.202	0.310
SLA	0.839	0.000
LDMC	-0.841	0.000
H	0.824	0.000
DBH	0.722	0.000
PC1	0.965	0.000
PC2	-0.155	0.438

Table S10. Linear regression of PCA1, PCA3 with climatic variables.

Axes	Climatic variables	R²	P value	Relationship direction
PCA1	AI	0.46	< 0.001	+
	MAP	0.49	< 0.0001	+
	AIR	0.47	< 0.0001	-
	MAWA	0.18	0.0271	+
	MACO	0.00	0.886	-
	PET	0.01	0.557	+
	MAT	0.04	0.315	+
	ALT	0.03	0.367	+
PCA3	ALT	0.16	0.039	+
	MAWA	0.37	< 0.005	+
	MACO	0.27	0.005	-
	PET	0.41	< 0.005	+
	MAT	0.001	0.862	-
	MAP	0.0004	0.917	-
	AIR	0.02	0.476	+
	IA	0.03	0.385	-

Table S11. Identified species and abbreviation.

	Scientific name	Abbreviation
1	<i>Arbutus unedo</i>	Ar-un
2	<i>Argania spinosa</i>	Ar-sp
3	<i>Aristolochia baetica</i>	Ar-ba
4	<i>Artemisia herba-alba</i>	Ar-he
5	<i>Asparagus acutifolius</i>	As-ac
6	<i>Asparagus albus</i>	As-al
7	<i>Bryonia dioica</i>	Br-di
8	<i>Calycotome intermedia</i>	Ca-in
9	<i>Ceratonia siliqua</i>	Ce-si
10	<i>Chamaerops humilis</i>	Ch-hu
11	<i>Chamaerops humilis</i> var. <i>argentea</i>	Ch-hu-ar
12	<i>Cistus albidus</i>	Ci-al
13	<i>Cistus crispus</i>	Ci-cr
14	<i>Cistus monspeliensis</i>	Ci-mo
15	<i>Cistus salvifolius</i>	Ci-sa
16	<i>Cistus villosus</i>	Ci-vi
17	<i>Clematis cirrhosa</i>	Cl-ci
18	<i>Clematis flammula</i>	Cl-fl
19	<i>Crataegus laevigata</i>	Cr-la
20	<i>Crataegus oxyacantha</i>	Cr-ox
21	<i>Cytisus arboreus</i>	Cy-ar
22	<i>Daphne gnidium</i>	Da-gn
23	<i>Erica arborea</i>	Er-ar
24	<i>Eryngium tricuspdatum</i>	Er-tr
25	<i>Euphorbia beaumierana</i>	Eu-be
26	<i>Fumana laevipes</i>	Fu-la
27	<i>Genista ferox</i>	Ge-Fe
28	<i>Genista tricuspdata</i>	Ge-tr
29	<i>Globularia alypum</i>	Gl-al
30	<i>Hedera helix</i>	He-he
31	<i>Juniperus oxycedrus</i>	Ju-ox
32	<i>Juniperus phoenicea</i>	Ju-ph
33	<i>Laurus nobilis</i>	La-no
34	<i>Lavandula dentata</i>	La-de
35	<i>Lavandula multifida</i>	La-mu
36	<i>Lavandula stoechas</i>	La-st
37	<i>Lonicera implexa</i>	Lo-im
38	<i>Myrtus communis</i>	My-co
39	<i>Olea europaea</i> subsp. <i>europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	Ol-eu
40	<i>Olea europaea</i> subsp. <i>maroccana</i>	Ol-ma
41	<i>Ononis natrix</i>	On-na
42	<i>Osyris quadripartita</i>	Os-qu
43	<i>Periploca laevigata</i>	Pe-la

44	<i>Phylleria media</i>	Ph-me
45	<i>Phylleria angustifolia</i>	Ph-an
46	<i>Phylleria latifolia</i>	Ph-la
47	<i>Pinus halpensis</i>	Pi-ha
48	<i>Pistacia atlantica</i>	Pi-at
49	<i>Pistacia lentiscus</i>	Pi-le
50	<i>Polygala balansae</i>	Po-ba
51	<i>Quercus coccifera</i>	Qu-co
52	<i>Quercus rotundifolia</i>	Qu-ro
53	<i>Quercus suber</i>	Qu-su
54	<i>Rhamnus lycioides</i>	Rh-ly
55	<i>Rhus pentaphyllum</i>	Rh-pe
56	<i>Rhus tripartitum</i>	Rh-tr
57	<i>Rosa canina</i>	Ro-ca
58	<i>Rosa micrantha</i>	Ro-mi
59	<i>Rubia peregrina</i>	Ru-pe
60	<i>Rubus ulmifolius</i>	Ru-ul
61	<i>Smilax aspera</i>	Sm-as
62	<i>Tamus communis</i>	Ta-co
63	<i>Tetraclinis articulata</i>	Te-ar
64	<i>Thymus satureioides</i>	Th-sa
65	<i>Viscum album</i>	Vi-al
66	<i>Ziziphus lotus</i>	Zi-lo

**SYNTHÈSE ET DISCUSSION
GÉNÉRALE**



Matorral à oléastre, région Ksar Sghir, nord du Maroc (Photo : H. M'hammad).

Synthèse et disussion générale

Les écosystèmes naturels, représentent des réservoirs de la diversité biologique et génétique constituant la base des systèmes alimentaires et agricoles, traditionnels et modernes. Les communautés végétales auxquelles appartient l'olivier sauvage, ancêtre des variétés cultivées, ne déroge pas à la règle. Plus encore, ils possèdent une dimension paysagère et culturelle incommensurable en incarnant l'emblème de la Méditerranée, arbre qui fédère les peuples et les civilisations méditerranéennes. Au Maroc, l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) est représenté par deux sous-espèces, *O. e.* subsp *europaea* var. *sylvestris* (oléastre, WO) et *O. e.* subsp. *maroccana* (MO), endémique du sud-ouest du pays. Ces deux sous-espèces sont associées à plusieurs types de communautés végétales dont la diversité et la structure varient en fonction du contexte écologique et géographique (Benabid, 1984, 1985 ; Médail et al., 2001). Dans le contexte actuel des changements globaux (en particulier changement climatique avec l'augmentation des épisodes de sécheresse et des pressions anthropiques), ces communautés sont fortement impactées et leur pérennité semble compromise à moyen et long termes.

Notre travail aborde la question de l'impact des changements globaux sur les communautés à olivier sauvage (WO et MO). En effet, l'intérêt considérable de ces communautés implique l'évaluation de leur vulnérabilité et de leur résilience. Ces approches sont un préalable pour les études concernant la biologie de la conservation de ces communautés. La conservation de ces communautés se justifie amplement pour au moins deux aspects majeurs : i) leur valeur patrimoniale (biologique et culturelle) pour la biodiversité régionale et mondiale, ii) leur intérêt en tant que réservoir de diversité et de ressources génétiques importantes pour élargir la base génétique de l'olivier cultivée, en ce qui concerne WO.

Plus précisément, l'objectif de ce travail est de contribuer à améliorer et compléter les connaissances sur les communautés végétales à olivier sauvage et mettre en évidence les stratégies fonctionnelles mises en place par l'arbre pour maintenir son fonctionnement dans un milieu hétérogène et changeant. Pour ce faire, nous avons étudié les deux sous-espèces d'olivier sauvage le long d'un gradient latitudinal au Maroc par le biais de deux approches complémentaires : une approche communauté et une approche fonctionnelle appliquée à des traits foliaires et des traits anatomiques du bois.

Ainsi, nous avons abordé l'évaluation de la réponse des traits foliaires de l'oléastre (la sous-espèce la plus étendue au Maroc) face à un gradient climatique. L'évaluation de l'ampleur

de la variation intraspécifique a pris en compte différents niveaux d'organisation (inter-population, intra-population et intra-individu) (Chapitre 1). Les traits foliaires de l'olivier sauvage (WO et MO) ont été analysés pour rechercher une éventuelle différenciation fonctionnelle entre les deux sous-espèces, avant de les confronter avec l'analyse phytoécologique pour comprendre la relation entre ces traits et les facteurs environnementaux agissant sur la structure des communautés (Chapitre 3). L'analyse de la variation de traits anatomiques du bois, en particulier les caractères impliqués dans la conduction de la sève brute, a été également réalisée pour essayer de mettre en évidence une éventuelle réponse au niveau du fonctionnement hydraulique de l'arbre face à un gradient biogéographique, bioclimatique et de végétation (Chapitre 2).

Ainsi, l'approche fonctionnelle a permis de caractériser les stratégies fonctionnelles de l'olivier sauvage au Maroc et qui peuvent être interprétées comme des variations de l'aptitude adaptative de l'espèce face aux variations des conditions environnementales (Chapitre 1 et 3). Ces stratégies s'expriment par les variations et les compromis des traits aussi bien entre les populations qu'au sein de celles-ci. Elles peuvent être expliquées par des processus d'adaptations locales et/ou de la plasticité (Byars et al., 2007 ; Albert et al., 2010a).

Chez l'oléastre, l'analyse des données a permis mettre en évidence l'existence de deux principales dimensions de variation des traits fonctionnels foliaires (Chapitre 1). La première dimension reflète le spectre économique foliaire (LES) qui correspond à une stratégie d'utilisation de ressources (Wright et al., 2004). En effet, la corrélation négative entre traits d'acquisition (ex. SLA, H) et traits de conservation (ex. LDMC, LT) représente un compromis de base pour le spectre économique foliaire (Diaz et al., 2004 ; Reich, 2014 ; Figure D1). La deuxième dimension, représente un gradient de taille liée à la hauteur végétative des individus, et qui reflèterait l'aptitude de l'espèce à la compétition (Diaz et al., 2004). Ce gradient pourrait être interprété dans un sens comme une réponse de productivité élevée dans des conditions favorables (Liang et al., 2016 ; Rey et al., 2016), et dans le sens contraire, par l'effet négatif de la limitation des ressources (Kempes et al., 2011) ou l'action de perturbations anthropiques (ex. coupe du bois, feu). Ces résultats sont en accord avec les résultats disponibles dans la littérature, qui montrent l'existence de deux dimensions de variation, le LES et la taille des plantes aussi bien à l'échelle interspécifique (Wright et al., 2004 ; Diaz et al., 2004), qu'à l'échelle intraspécifique (Albert et al., 2010). Cependant, ces deux dimensions de variation identifiées chez l'oléastre semblent non corrélées au climat. Toutefois, en distinguant les traits suivant leur rôle fonctionnel et on se limitant aux traits écophysiologiques ou 'mécanistiques' (*sensu*

[Brodrribb, 2017](#)), on peut parler d'une troisième dimension de variation corrélée avec les variations des paramètres climatiques. Nous avons pu montrer (Chapitre 1) que l'oléastre en réponse à une augmentation de l'aridité et de l'altitude montre une tendance à la diminution de la densité stomatique, de la teneur en eau foliaire et de la taille des feuilles. Ces résultats vont dans le même sens que ceux de Wang et al. ([2011, 2015](#)) à savoir, l'existence d'une plasticité physiologique de la densité stomatique en fonction de l'aridité et de l'altitude. De plus, Egli & Nyffeler ([2009](#)) et Tozer et al. ([2015](#)) montrent que sous conditions défavorables les plantes développent des feuilles plus petites avec une densité de tissus plus élevée. Ces résultats suggèrent que l'oléastre met en place des réponses au niveau des traits fonctionnels pour le maintien des processus physiologiques de la plante sous des contraintes climatiques ([Vendramani et al., 2002 ; Egli & Nyffeler, 2009 ; Ogburn & Edward, 2010](#)). De plus, la coordination entre traits foliaires et la taille de plante le long d'un gradient entre acquisition et conservation des ressources suggère une coordination à l'échelle de la plante concernant la gestion des ressources qui impacte directement ou indirectement ses performances ([Reich, 2014](#)).

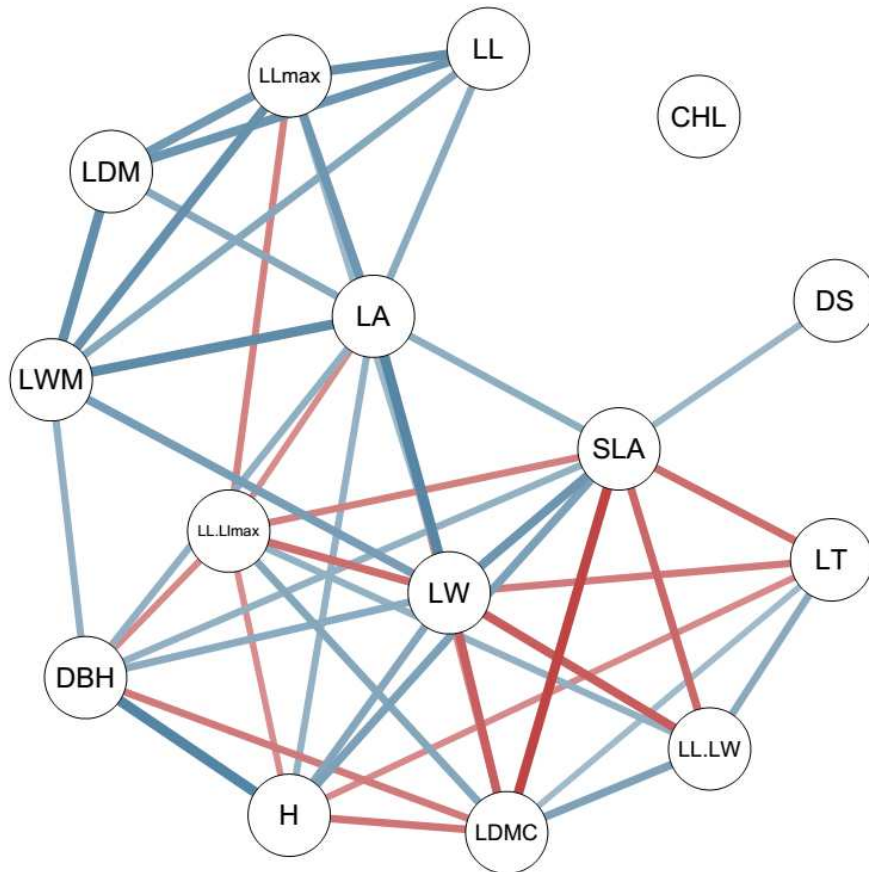


Figure D1. Réseau des corrélations (avec $r > 0,5$) des traits foliaires et de la taille des oliviers sauvages au Maroc. Les corrélations négatives sont en rouge et les corrélations positives en bleu. L'intensité de la couleur est proportionnelle à la corrélation. SLA : surface spécifique foliaire ; LDMC : teneur en matière sèche ; LT : épaisseur de feuilles ; LA : surface foliaire ; LL : longueur de feuilles ; LW : largeur des feuilles ; LL_{max} : longueur de la plus grand largeur ; LL.LL : rapport entre longueur et largeur ; LL.LL_{max} : rapport entre longueur et LL_{max} ; LDM : poids frais ; LWM : poids sec ; H : hauteur de la plante ; DBH : diamètre à la hauteur de poitrine.

D'autre part, nos travaux (Chapitre 1) ont mis en évidence une variabilité intraspécifique importante différente selon le rôle fonctionnel du trait et le niveau de variabilité considérée (interpopulation, intrapopulation et intra individus). La quantification de cette variabilité nous a permis de montrer que :

- les traits écophysologiques (ex. densité stomatique) répondent surtout à l'échelle régionale au niveau inter-population,
- les traits fonctionnels liés à l'utilisation et la conservation de ressources (ex. SLA, LDMC) possèdent une variabilité importante à l'échelle de l'arbre (intra-individu),
- la variabilité des traits morphologiques est plus importante entre les arbres de la même population, c'est-à-dire au niveau intra-population.

Les variations de l'expression des traits en fonction des conditions du milieu ([Herrera et al., 2015](#) ; [Messier et al., 2017](#)), pourraient expliquer les modifications des réponses fonctionnelles, le long des gradients environnementaux ([Albert et al., 2010](#) ; [Messier et al., 2010](#) ; [Hulshof & Swenson, 2010](#) ; [Gratani et al., 2013](#)). Il apparaît alors que les populations d'oléastre répondent aux conditions changeantes (ex. variation climatique) à travers des traits mécanistiques et à la variation de conditions locales (ex. ressource hydriques, compétition) par le biais de traits morphologiques et par des traits d'allocation de ressources à l'échelle des arbres (ex. hauteur, exposition).

Il est d'usage pour les approches concernant la diversité et les groupes fonctionnels d'utiliser des valeurs moyennes des traits par espèce. Ce type d'approche nous semble être réductionniste car elle ignore la composante « variabilité intraspécifique » et sous-estime l'importance de la variation réelle des traits fonctionnels foliaires ([Albert et al., 2010](#) ; [Messier et al., 2010](#)).

Dans le chapitre 3, les traits foliaires et la taille des individus ont été étudiés le long d'un transect nord-sud pour WO et au sud-ouest du Maroc pour MO. L'objectif était de révéler les différentes stratégies d'utilisation de ressources du milieu et de les mettre en rapport avec les facteurs agissant sur la structure des communautés végétales des deux sous-espèces.

Dans des milieux riches en ressources, l'oléastre (WO) présente des valeurs élevées de surface spécifique foliaire (SLA) et de taille d'arbre (H et DBH important) ce qui lui confère une capacité d'acquisition rapide de ressources (Figure D2). En effet, des valeurs importantes de SLA sont souvent associées à une forte teneur en azote foliaire et donc à un fort taux de respiration et d'assimilation des nutriments ([Wright et al., 2004](#)) et par conséquent, une

croissance rapide (Reich et al., 1999). Ainsi, une hauteur végétative et un diamètre de tronc (DBH) important seraient associés à une forte capacité de compétition et d'exploration du milieu (Ida et al., 2014). Cette stratégie est alors supposée reposer sur un retour rapide sur investissement dans la croissance grâce à un taux métabolique élevé qui favorise le prélèvement rapide des ressources. Ainsi, *Olea e. subsp. maroccana* (MO) se distingue par une teneur foliaire en matière sèche (LDMC) plus élevée et des feuilles plus épaisses (LT) et plus étroites. MO, se développant dans des conditions plus stressantes (aridité, ressources hydriques faibles), semble investir plutôt dans la conservation de ressources (Figure D2). La teneur élevée de LDMC permettrait de limiter les pertes d'eau (Wilson et al., 1999), d'assurer un investissement supérieur des ressources dans la construction des tissus plus denses et épaisses (Wilson et al., 1999). Mais, en contrepartie, il peut diminuer la fraction des ressources allouée à la croissance (Reich et al., 1999). Ces résultats sont en accord avec ceux de Garcia-Verdugo et al. (2010) révélant des valeurs faibles de SLA et de taille des feuilles chez MO par rapport à WO, traduisant des stratégies fonctionnelles distinctes, et avec les résultats obtenus à l'échelle interspécifique (Reich et al., 1999 ; Reich, 2014 ; Diaz et al., 2016) et au niveau intraspécifique (Albert et al., 2010 ; Hulshof & Swenson, 2010). En plus, la caractérisation des stratégies CSR (Grime, 2001 ; Pierce et al., 2017) a permis de confirmer l'existence d'un compromis, graduel du nord au sud, entre acquisition et conservation chez l'olivier sauvage (Chapitre 3, Figure D3) variant suivant un gradient d'aridité. Ces différentes stratégies sont à relier avec le milieu mais aussi avec les capacités intrinsèques de chaque sous-espèce. Nous avons observé que sous climat humide l'oléastre (WO) tend vers l'acquisition des ressources (fort SLA), alors qu'avec une transition vers des conditions plus arides, une tendance vers la conservation est notée pour les deux sous-espèces (WO et MO) (fort LDMC). Ces résultats sont concordant avec plusieurs études qui montrent une relation entre les stratégies fonctionnelles de plantes et les conditions climatiques et la disponibilité des ressources (Wright et al., 2005 ; Auger & Shipley, 2012 ; Asner et al., 2016 ; Anderegg et al., 2018).

Toutefois, la variabilité intraspécifique exprimée par les traits foliaires de MO montre des différences en comparaison avec l'oléastre (Chapitre 3). Ces divergences peuvent être en partie expliquées par des stratégies fonctionnelles différentes mises en place par les deux sous-espèces en fonction de l'environnement (Grime, 2001), ou par les différences génétiques entre WO (diploïde) et MO (hexaploïde) (Besnard et al., 2007). En effet, les traits écophysologiques de MO (à l'exception de la densité stomatique) expriment une variation importante à l'échelle intrapopulation. Les traits d'allocation de ressources (ex. LDMC) montrent une variabilité plus

élevée à l'échelle intra-individu en comparaison avec WO. Ces résultats suggèrent que les réponses ecophysiologiques et l'utilisation des ressources de MO sont fonction des conditions écologiques, lesquelles sont peu fluctuantes chez cette sous-espèce puisque son aire de répartition est restreinte. Il faut noter que la variation intraspécifique des traits peut résulter de deux processus différents, la diversité génétique ou la plasticité phénotypique (Geber & Griffen, 2003 ; Albert et al., 2010). Toutefois, la reconnaissance de l'un ou l'autre des deux processus nécessiterait un protocole expérimental adapté pour évaluer les interactions génotype-environnement (Pigliucci et al., 2006 ; Frank, 2011 ; Forsman, 2014).

Au regard des résultats obtenus, il semblerait que l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) puisse mettre en place des stratégies adaptatives pour faire face aux variations des conditions d'environnement. En effet, lorsqu'elles évoluent dans des milieux soumis à des conditions stressantes, notamment de stress hydrique, les plantes s'adaptent par la mise en place de stratégies adaptatives favorisant la tolérance et/ou la survie à ces conditions (Grubb, 1998 ; Craine, 2009). Alors que, la différenciation génétique des oléastres (Khadari et al., in prep) et la relative séparation géographique des deux sous-espèces WO et MO pourrait être liée à des caractères potentiellement adaptatif permettant de maintenir la performance de l'olivier dans son milieu. Un investissement supérieur des ressources dans la production des tissus denses (Wilson et al., 1999) et dans la production de métabolites secondaires participe à la protection de la plante contre les stress biotiques et abiotiques (Sarath et al., 2014), mais, en contrepartie, peut diminuer la fraction des ressources allouée à la croissance (Reich et al., 1999).

L'analyse phytoécologique s'appuyant sur les relevés floristiques et prenant en considération les caractéristiques du milieu de chaque population (ici population se réfère au site d'échantillonnage) a permis de montrer que les variations des communautés à olivier sauvage est liée principalement aux variations des paramètres climatiques (Chapitre 3). Très largement distribuées au Maroc, les communautés à oléastre présentent une diversité spécifique plus élevée en comparaison avec les communautés de MO dont l'aire de répartition est beaucoup plus réduite. L'hétérogénéité climatique et topographique du milieu et l'histoire biogéographique peuvent expliquer les différences de composition et de diversité entre ces deux types de communautés (Molina-Venegas et al., 2015). En effet, les influences méditerranéennes (thermo-mésoméditerranéennes pour l'oléastre (WO)) et macaronésiennes (inframéditerranéennes pour *maroccana* (MO)) expliqueraient les différences observées entre les communautés associées aux deux sous-espèces. Ces deux régions ont été reconnues comme

des zones refuges de diversité distinctes durant la dernière période glaciaire (Médail & Quézel, 1997 ; Médail & Diadema, 2009). D'autre part, sur la base de données génétiques récentes (marqueurs nucléaires et chloroplastiques neutres), les populations de ces deux régions sont clairement différenciées (Khadari et al., en préparation), probablement en raison d'un isolement géographique ancien et de la rupture ou de la limitation du flux génique datant au moins de la transition Pliocène – Pléistocène (-2,6 Ma). La ségrégation de l'aire de distribution en deux entités distinctes à caractéristiques climatiques différentes peut être invoqué dans la structuration géographique « nord – centre » des communautés.

Les communautés à oléastre et de celles à *O. e.* subsp. *maroccana* semblent être principalement influencées par des paramètres climatiques :

- l'aridité, résultante des faibles taux de précipitations et une augmentation de l'irradiation solaire pour la sous-espèce *maroccana*,
- les températures maximales du mois le plus chaud, l'évapotranspiration et l'altitude pour les communautés à oléastre.

Ces facteurs peuvent être considérés comme des filtres environnementaux agissant à différentes échelles et influençant la composition et la diversité des communautés végétales (MacArthur, 1972 ; Hawkins et al., 2003 ; Moles et al., 2014 ; Stein et al., 2014). Ainsi, au regard des résultats obtenus, il semblerait que les contrastes climatiques et l'histoire biogéographique jouent un rôle majeur dans la structuration géographique des communautés à olivier sauvage au Maroc.

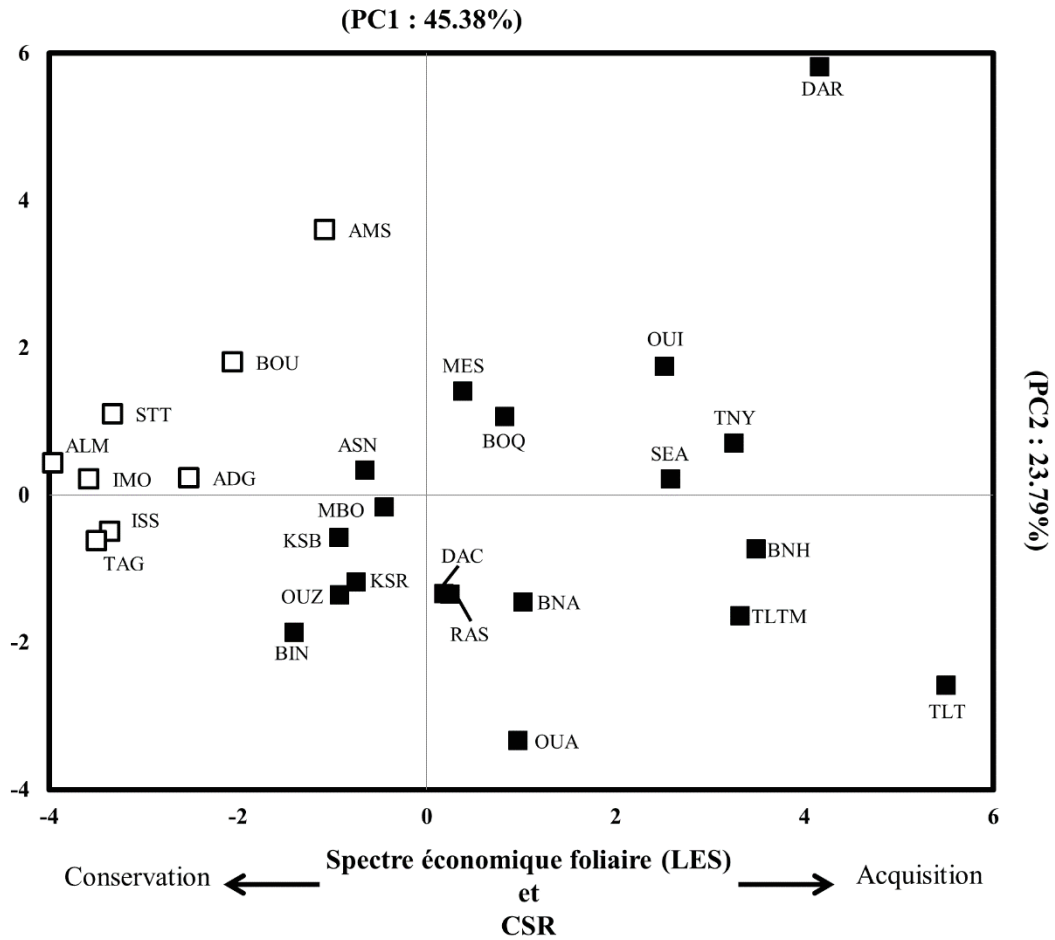


Figure D2. Analyse en Composante Principale des traits foliaires et de taille des plante pour 27 populations à *O. e. subsp e. var sylvestris* (■) et à *O. e. subsp maroccana* (□). Pour les abréviations des traits et de populations voir Chapitre 3.

Parallèlement aux traits foliaires, un des objectifs de ce travail était d'examiner la variation et la plasticité des éléments anatomiques du bois impliqués dans la conduction de la sève brute selon un gradient géographique et climatique nord-sud (aridité croissante) (Chapitre 2) et les confronter aux données issues de l'analyse des traits foliaires. Nos résultats indiquent que les populations expriment des réponses fonctionnelles différentes en fonction du climat, de la végétation et des conditions locales. Toutefois, la variation des traits anatomiques d'olivier sauvage, en particulier de la surface des vaisseaux (SVS), est expliquée en grande partie (78% de la variance totale) par la taille des branches (BD), donc par l'âge et la circonférence du cambium, bien que nous ayons travaillé sur des branches non charpentières. L'augmentation de SVS est liée au volume de sève véhiculé pour maintenir les processus physiologiques de l'arbre sous des conditions de stress hydrique, et assurer l'efficacité de conduction. Aussi, la relation entre SVS et la taille de la branche est modulée par la disponibilité en eau et les caractéristiques de végétation, tels que le type de recouvrement. Ces résultats semblent concordants avec plusieurs études mettant en relation les traits hydrauliques, la performance des plantes et la disponibilité en eau (genre *Olea* (Terral et al., 2004) ; plusieurs genres des forêts tropicales (Rowland et al., 2015) ; échelle du globe (Anderegg et al., 2016) ; genre *Callitris* (Larter et al., 2017)), et avec l'âge et la croissance des plantes (olivier (Terral, 2000) ; vigne sauvage et cultivée (Limier et al., 2018)). Avec l'âge, la densité des vaisseaux (DVS) diminue alors que la surface (SVS) augmente. Cette relation peut être considérée comme un compromis entre efficacité (SVS élevé / DVS plus faible) et sécurité de conduction (SVS faible et DVS plus élevé) (Terral et Arnold-Simard, 1996 ; Anderegg et al., 2015). Toutefois, toutes les populations ne suivent pas ce modèle, telles que les populations sous des conditions favorables en termes de disponibilité d'eau (climat humide et subhumide (voir chapitre 2)), pour lesquelles SVS et DVS sont corrélés négativement. Ces stations suggèrent que les conditions locales interviennent dans l'expression de cette relation. Par ailleurs, nos résultats montrent qu'au niveau des populations caractérisées par un recouvrement végétatif relativement important ce type de corrélation correspondrait à un compromis permettant de maintenir l'efficacité de conduction, comme l'ont suggéré Terral et al. (2004), Rowland et al. (2015) et Anderegg et al. (2016). Les traits anatomiques du bois, notamment la surface des vaisseaux, peuvent être considérés comme des traits pertinents pour comprendre les réponses adaptatives de l'arbre dans son environnement.

Dans les chapitres 1 et 3 nous avons montré une variation des traits foliaires caractérisant un continuum entre acquisition et conservation de ressources en fonction des conditions

écologiques. Ainsi, nous montrons que la variation des traits hydrauliques du bois est modulée par la disponibilité en ressources hydriques (Chapitre 2). En effet, sous conditions humides (disponibilité d'eau) les valeurs élevées de SLA et l'augmentation de la surface des vaisseaux (SVS) souligne une forte activité respiratoire donc un taux rapide d'acquisition et de croissance (Terral et al., 2004 ; Wright et al., 2004). De plus, Rosas et al. (2019) montrent une relation négative entre LMA ($1/SLA$) avec la densité du bois et la conductivité hydraulique. Ceci souligne une relation positive entre l'acquisition de ressources et la conduction hydraulique sous des conditions favorables. Alors que sous des conditions plus arides, les valeurs élevées de LDMC et la corrélation négative entre la surface et la densité des vaisseaux, montrent que l'olivier sauvage limite les pertes d'eau avec un investissement dans la construction des feuilles plus épaisses (Reich et al., 1999) et met en place un compromis entre efficacité et sécurité de conduction pour faire face au problème de cavitation (Terral et Arnold-Simard, 1996 ; Terral et al., 2004 ; Anderegg et al., 2015). Ces résultats suggèrent une coordination entre les traits aériens et hydrauliques le long du continuum 'acquisition/conservation' pour maintenir les processus physiologiques et par conséquent la performance de l'olivier dans son environnement. Par conséquent, il convient d'être prudent dans la recherche et l'analyse de patrons de coordination entre les traits foliaires et hydrauliques, puisque les différences de variation hydraulique peuvent être principalement liées à la disponibilité immédiate des ressources en eau (Terral et al., 2004 ; Rowland et al., 2015), alors que les traits foliaires montrent des réponses en fonction des niveaux écologiques et spatiaux étudiés (Messier et al., 2010, 2017 ; Kassout et al., 2019).

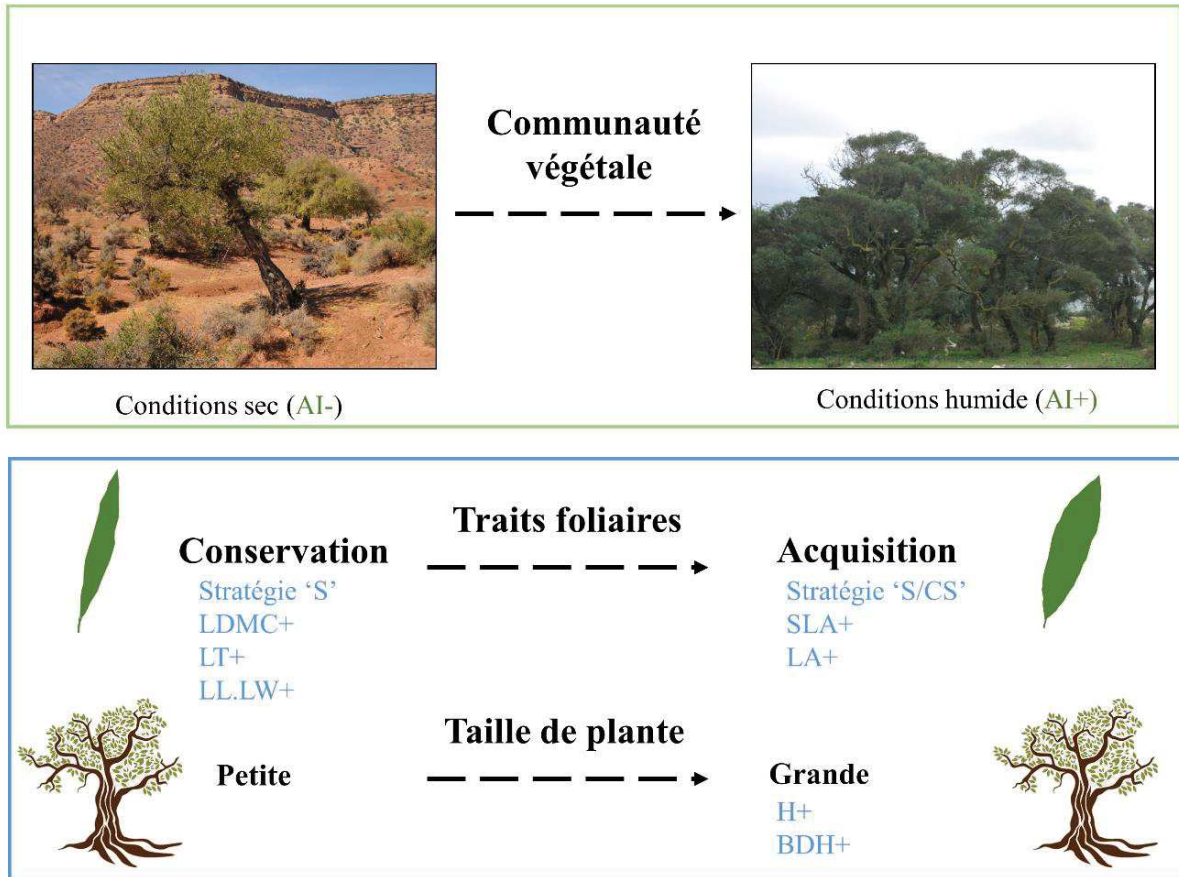


Figure D3. Schéma résumant les stratégies fonctionnelles chez l’olivier sauvage au Maroc en fonction de l’aridité (Photos et réalisation : J. Kassout).

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale et perspectives

Le compartiment sauvage non domestiquée de l'olivier *Olea europaea* a suscité beaucoup d'intérêt eu égard à l'importance du compartiment domestiqué de l'espèce. En termes de questionnement scientifique, la majorité des travaux consacrés à ce compartiment correspond à des approches de génétique ou de morphométrie en relation avec l'histoire évolutive et la domestication de l'olivier et relatifs aux ressources génétiques. Par contre, les études écologiques et l'investigation des réponses adaptatives à gradients environnementaux chez les populations sauvages (spontanées) en particulier, sont beaucoup moins nombreuses. Pourtant, le compartiment sauvage de cette espèce méditerranéenne sclérophylle à travers sa diversité génétique et sa large aire de distribution, représente un bon modèle pour l'étude des réponses des populations à des gradients environnementaux et des milieux changeants. Au Maroc, l'aire de distribution des populations sauvages (spontanées) de l'olivier s'étend le long d'un gradient latitudinal que nous assimilons à un gradient d'aridité. L'échantillonnage le long de ce transect bioclimatique avec un dispositif hiérarchisé a permis d'étudier 27 populations (19 populations de la variété *sylvestris* de la sous-espèce *europaea* et 8 populations de la sous-espèce endémique *maroccana*). En se basant sur ce dispositif d'échantillonnage et en utilisant des protocoles standardisés, cette thèse contribue à :

- (i) évaluer la variabilité intraspécifique des traits foliaires et anatomiques du bois à différents niveaux d'organisation (interpopulations, intrapopulations et intraindividus) le long d'un gradient d'aridité,
- (ii) étudier les stratégies fonctionnelles déployées par les deux sous-espèces d'olivier sauvage interprétées comme des réponses adaptatives, et
- (iii) mettre en évidence la relation de ces stratégies avec la différenciation et l'écologie des communautés végétales où les populations étudiées ont été échantillonnées.

Les résultats obtenus ont nécessité un énorme investissement en temps que ce soit pour l'échantillonnage de terrain, la préparation des échantillons, l'acquisition des données que pour les analyses et la rédaction de synthèses :

- i) au niveau des traits fonctionnels foliaires 270 arbres et 8100 feuilles ont été analysés à travers 15 traits mesurés,

- ii) au niveau des traits anatomiques du bois 351 échantillons ont été analysés et 3 traits anatomiques mesurés en plus du diamètre d'échantillons,
- iii) pour chaque site d'échantillonnage, des relevés de la végétation ligneuse ont été réalisés.

Cependant, l'analyse critique de ces résultats pose de nouvelles questions sur la pertinence, l'efficacité des dispositifs et des protocoles utilisés ainsi que sur de nouveaux objectifs, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives de recherche sur cette thématique.

En ce qui concerne l'étude des traits fonctionnels, nous avons mis en évidence l'existence d'une importante variabilité intraspécifique des traits fonctionnels foliaires suivant la nature du trait (écophysiologique, morphologique, d'allocation des ressources ou de taille) et le niveau d'organisation considéré (interpopulation, intrapopulation ou intraindividu). Par exemple, chez l'oléastre, la variabilité des traits écophysiologiques s'exprime surtout au niveau interpopulation. Par contre, les traits d'allocation des ressources expriment le maximum de variabilité à l'échelle de l'individu et cela chez les deux sous-espèces. Cette variabilité indépendamment du niveau considéré, traduit un important potentiel adaptatif des réponses fonctionnelles et des compromis entre les traits. Le déterminisme de cette variabilité peut correspondre à l'expression de la diversité génétique et/ou de la plasticité phénotypique. Le dispositif utilisé dans cette étude ne permet pas de reconnaître l'origine de la variabilité mise en évidence. De toute façon, c'est l'amplitude de cette variabilité qui explique la différenciation des stratégies fonctionnelles adoptées.

Les stratégies fonctionnelles mises en évidence chez l'olivier sauvage lui permettent d'adapter ses performances en réponse aux variations des conditions environnementales. Nos résultats ont permis de mettre en évidence l'existence d'un spectre économique foliaire (LES) et des stratégies adaptatives selon le modèle CSR de Grime. Ces stratégies consistent en des compromis entre les traits, qu'on peut résumer en un continuum entre deux pôles, l'acquisition et la conservation des ressources suivant les conditions environnementales (essentiellement la disponibilité de l'eau). Ainsi, dans des conditions favorables (sous bioclimats subhumides et humides), l'oléastre favorise l'exploitation rapide des ressources hydriques disponibles. Alors que les deux sous espèces privilégient plutôt la conservation ou le stockage des ressources dans des conditions défavorables sous bioclimat semi-aride et/ou des milieux ouverts fortement perturbés.

D'autre part, au niveau des traits anatomiques du bois, l'analyse des résultats a permis d'établir des normes de réaction impliquant des traits déterminants dans la conduction de la sève brute. Ainsi, nous avons mis en évidence l'existence d'une variabilité des traits modulée (fortement contrôlée) par le diamètre de la branche, donc par l'âge de cette dernière. La prise en compte de cette source de variabilité et à l'aide de modèles linéaires, les variations du caractère « Surface de vaisseaux (SVS) » mettent en lumière un gradient de stratégie privilégiant :

- d'un côté, l'efficacité de conduction (vaisseaux larges et généralement peu nombreux) dans les environnements où les ressources hydriques sont présentes et disponibles, par exemple les milieux préforestiers faiblement perturbés soumis à des conditions bioclimatiques subhumides à humides) à,
- d'un autre côté, la sécurité de conduction (vaisseaux étroits et généralement plus nombreux) dans les environnements où les ressources hydriques sont rares et/ou à disponibilité faible tels que les zones les plus arides et/ou fortement perturbées (faible couvert végétal).

Ce travail a donc permis d'améliorer notre compréhension des stratégies fonctionnelles morpho-anatomiques (foliaires et anatomiques) mises en place par l'olivier sauvage soumis à des conditions environnementales hétérogènes et changeantes. Les données éco-anatomiques font écho aux résultats obtenus à partir de l'analyse des traits foliaires indiquant de manière concomitante que l'aridité / la diminution des précipitations dont l'effet peut être renforcé par l'ouverture du milieu ou minimisé par l'apport de ressources hydriques supplémentaires (cours d'eau), a un impact majeur sur le fonctionnement de l'arbre, et donc des populations et des communautés.

L'étude des communautés végétales où l'olivier sauvage (WO et MO) est représenté au Maroc, a permis de recenser une diversité importante aussi bien aux niveaux spécifique qu'au niveau des formations et séries de végétations. Cette diversité s'exprime tout au long de l'aire de distribution des deux sous-espèces étudiées et paraît être déterminée par les variations des paramètres écologiques déterminants. Ce travail a effectivement montré que les variables climatiques, en particulier l'aridité, sont les principaux facteurs expliquant la diversité et la répartition des communautés à olivier sauvage. En effet, la répartition de l'espèce suivant le gradient latitudinal correspond à une transition des bioclimats humide et subhumide au nord vers des bioclimats aride au sud. Ce gradient bioclimatique correspond au niveau des communautés végétales à la succession de séries et formations végétales différenciées. Ainsi,

on passe progressivement des séries thermoméditerranéennes sous bioclimats humide et surtout subhumide au nord (série à chêne kermès, série à oléastre et caroubier), à des séries thermoméditerranéennes sous climat semi-aride au centre (série à chêne vert, série mésophile à thuya et série à thuya et genévrier) vers des séries inframéditerranéennes sous climats semi-aride à aride (série à thuya et arganier). Cette différenciation des séries de végétation le long du gradient d'aridité correspond également à une différenciation des stratégies fonctionnelles opposant nettement les deux sous-espèces, notamment par les analyses canoniques associant données floristiques et données fonctionnelles foliaires. De même pour l'oléastre, on observe la même structuration opposant les deux pôles nord et centre.

L'analyse et la synthèse des résultats obtenus nous a mis face à des questionnements qui apporteraient un nouvel éclairage et des angles de vues intéressants, ouvrant ainsi la voie à de nouvelles perspectives de recherches permettant de préciser ou compléter les apports et la contribution du présent travail. Nous pensons particulièrement aux points suivants :

- (1) L'apport des données de la diversité et la structure génétique des populations d'olivier sauvages nous semble particulièrement intéressant afin de clarifier la relation génotype-phénotype. Dans ce cas, la caractérisation génétique des individus s'avère très importante pour distinguer les vraies formes sauvages des formes férales et s'assurer de l'identification des formes de *maroccana* à cause des convergences morphologiques possibles entre les différentes formes.
- (2) Une autre question que notre dispositif d'échantillonnage n'a pas tout à fait pris en compte, mais qui nous semble fort intéressante : considérer la sympatrie entre les deux sous-espèces qui permettrait de comparer les traits fonctionnels des populations dans cette situation.
- (3) Enfin, nous pensons également, qu'il serait intéressant d'intégrer d'autres types de traits d'histoire de vie liés à la reproduction et à la dispersion : traits relatifs au fruit et au noyau, d'autant plus que nous disposons d'outils morphométriques performants pour développer ce type d'approche.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

Abedi M, Bartelheimer M, Poschlod P. (2013). Aluminium toxic effects on seedling root survival affect plant composition along soil reaction gradients - a case study in dry sandy grasslands. *J Veg Sci. J*, 24: 1074–1085.

Abrams P. (1995). Monotonic or unimodal diversity–productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019–2027.

Ackerly D, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Randall Linder C, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, et al. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions? *Bioscience* 50: 979–995.

Aksehirli-Pakyurek M, Koubouris GC, Petrakis P V., Hepaksoy S, Metzidakis IT, Yalcinkaya E, et al. (2017). Cultivated and Wild Olives in Crete, Greece—Genetic Diversity and Relationships with Major Turkish Cultivars Revealed by SSR Markers. *Plant Mol Biol Report*. 35: 575–585.

Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217–225.

Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, et al. (2010a). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.

Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S. (2010b). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*. 24: 1192–1201.

Alcántara JM, Rey PJ (2003). Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1168–1176.

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.

Anderegg LD. & HilleRisLambers J. (2015). Drought stress limits the geographic ranges of two tree species via different physiological mechanisms. *Glob. Change Biol.*, 22, 1029–1045.

Anderegg WRJ. & Meinzer FC. (2015). Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. In U. Hacke (eds.), *Functional and ecological xylem anatomy*, 235-253.

Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AFA, Choat B, Jansen S. (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 5024–5029.

Anderegg LDL, Berner LT, Badgley G, Sethi ML, Law BE, HilleRisLambers J. (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* 21: 734–744.

Armas C, Rodríguez-Echeverría S, Pugnaire FI. (2011). A field test of the stress gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science* 22: 818–827.

Arnan X, López BC, Martínez-Vilalta J, Estorach M, Poyatos R. (2012). The age of monumental olive trees (*Olea europaea*) in northeastern Spain. *Dendrochronologia*. 30: 11–14.

Asner G.P., Knapp D.E., Anderson C.B., Martin R.E. & Vaughn N. (2016). Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 113, E4043–E4051.

Ater M, Hmimsa Y. (2013). Agrodiversité des agroécosystèmes traditionnels du pays Jbala (Rif, Maroc) et produits de terroirs. In Ilbert H., Tekelioglu Y., Çagatay S., Tozanli S. (eds.). *Indications Géographiques, dynamiques socio-économiques et patrimoine bio-culturel en Turquie et dans les pays méditerranéens*. Montpellier : CIHEAM. p. 197-208. *Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens*. 104.

Ater M., Barbara H. & Kassout J. (2016). Importance des variétés locales, de l'oléastre et des pratiques traditionnelles de l'oléiculture dans la région de Chefchaouen (Nord du Maroc). In M. Ater, L. Essalouh, H. Ilbert, A. Moukhli & B Khadari (Eds.), *L'Oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques* (pp. 109-121). Montpellier: CIHEAM – *Options Méditerranéennes A* (118).

Auger S. & Shipley B. (2012). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J. Veg. Sci.*, 24, 419–428.

Aumeeruddy-Thomas Y. (2010). Des clones aux semis : domestication des arbres en méditerranée, un continuum entre nature et culture. Exemples de *Ficus carica* L., *Olea europaea* L. et *Castanea sativa* Mill. In Delhon, C., Théry Parisot, I., and Thiébault, S. (eds.), *Des Hommes et des plantes : exploitation du milieu et des ressources végétales de la préhistoire à nos jours* ; APDCA éditions, Antibes, pp 379–390.

Aumeeruddy-Thomas Y., Hmimsa Y., Ater M. & Khadari B. (2014). Beyond the divide between wild and domesticated: spaciality, domesticity and practices pertaining to fig (*Ficus*

carica L.) and olive (*Olea europaea* L.) agroecosystems among Jbala communities in Northern Morocco. In A. Chevalier, E. Marinova, L. Peña-Chocarro (Eds.), *Plants and People. Choices and diversity through time* (pp. 191-197). Oxford: Oxbow Books (EARTH).

Aumeeruddy-Thomas Y, Bailly A, Hmimsa Y, Alleaume S (2016). Grafted oleaster-olive agrosylvopastoral systems in Northern Morocco. In: Thié'bault S, Moatti JP (eds) *The Mediterranean Region Under Climate Change. A scientific Update.*, Chapter 3, Local knowledge, Scientific knowledge and food security in the Mediterranean, coordinated by S. Thié'bault and Y. Aumeeruddy-Thomas, Eds IRD. ALLENI, Paris, pp 381–394.

Aumeeruddy-Thomas Y, Moukhli A, Haouane H, Khadari B. (2017). Ongoing domestication and diversification in grafted olive–oleaster agroecosystems in Northern Morocco. *Regional Environmental Change* 17:1315–1328.

Baas P. (1982). Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy – History and new perspectives in wood anatomy. The Hague. 252 p.

Bacelar EA, Correia CM, Moutinho-Pereira JM et al (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology* 24:233–239.

Baldoni L, Tosti N, Ricciolini C, Belaj A, Arcioni S, Pannelli G, Germana MA, Mulas M, Porceddu A (2006). Genetic structure of wild and cultivated olives in the Central Mediterranean Basin. *Ann Bot* 98:935–942.

Barazani O, Westberg E, Hanin N, et al. (2014). A comparative analysis of genetic variation in rootstocks and scions of old olive trees: a window into the history of olive cultivation practices and past genetic variation. *BMC Plant Biology* 14: 146.

Barazani O, Keren-Keiserman A, Westberg E, et al. (2016). Genetic variation of naturally growing olive trees in Israel: from abandoned groves to feral and wild? *BMC Plant Biology* 16: 261.

Barazani O, Waitz Y, Tugendhaft Y, et al. (2017). Testing the potential significance of different scion/rootstock genotype combinations on the ecology of old cultivated olive trees in the southeast Mediterranean area. *BMC Ecology* 17: 3.

Barbéro M, Quézel P, Rivas-Martínez S. (1981). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9: 311–412.

Bartolini G, Prevost G, Messeri C, Carignani C. (2005). Olive germplasm: cultivars and world-wide collections. FAO/Plant Production and Protection, Rome. Available at: <http://www.apps3.fao.org/wiews/olive/oliv.jsp>

- Belaj A, León L, Satovic Z, De La Rosa R. (2011). Variability of wild olives (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris*) analyzed by agromorphological traits and SSR markers. *Scientia Horticulturae* 129: 561–569.
- Belyea L. R. & Lancaster J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86 : 402-416.
- Benabid A. (1984). Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). Rabat: Institut scientifique Université Mohammed V.
- Benabid A. (1985). Les écosystèmes forestiers préforestiers et présteppiques du Maroc: diversité, répartition biogéographique et problèmes posés par leur aménagement. *Forêt Méditerranéenne* VII: 53–64.
- Benabid A, Fennane M. (1994). Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14: 21.
- Bennett AC, McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira KJ. (2015). Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat Plants* 1: 15139.
- Berke SK. (2010). Functional Groups of Ecosystem Engineers: A Proposed Classification with Comments on Current Issues. *Integr Comp Biol.* 50: 147–157.
- Bertness MD, Callaway RM. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191–193.
- Besnard G, Baradat P, Bervillé A (2001a). Genetic relationships in the olive (*Olea europaea* L.) reflect multilocal selection of cultivars. *Theor Appl Genet* 102:251–258.
- Besnard G, Baradat P, Chevalier D, Tagmount A, Bervillé A. (2001b). Genetic differentiation in the olive complex (*Olea europaea* L.) revealed by RAPDs and RFLPs in the rRNA genes. *Genetic Resources and Crop Evolution* 48: 165-182.
- Besnard G., Khadari B., Baradat, P. & Bervillé, A. (2002). *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theor. Appl. Genet*, 104: 1353-1361.
- Besnard G, Rubio de Casas R, Vargas P (2007). Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *J Biogeogr* 34:736–752.
- Besnard G, Rubio de Casas R, Christin PA, Vargas P. (2009). Phylogenetics of *Olea* (Oleaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequences: tertiary climatic shifts and lineage differentiation times. *Annals of Botany* 104: 143–160.

- Besnard G, El Bakkali A, Haouane H, et al. (2013a). Population genetics of Mediterranean and Saharan olives: geographic patterns of differentiation and evidence for early-generations of admixture. *Annals of Botany* 112: 1293–1302.
- Besnard G, Khadari B, Navascués M, et al. (2013b). The complex history of the olive tree: from Late Quaternary diversification of Mediterranean lineages to primary domestication in the northern Levant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122833.
- Besnard G, Terral J.-F., & Cornille, A. (2017). On the origins and domestication of the olive: A review and perspectives. *Annals of Botany*, 121, 385-403. [https://doi: 10.1093/aob/mcx145](https://doi.org/10.1093/aob/mcx145).
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.Y., Boeu, G. (2010). The Mediterranean region: biological diversity through time and space. Oxford: Oxford University Press. 376 pp.
- Blonder B, Violle C, Enquist BJ. (2013). Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides* (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* 101: 981–989.
- Bolnick D. I., Svanbäck R., Fordyce J. a, Yang L. H., Davis J. M., Hulsey C. D., & Forister M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161(1), 1–28.
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol*. 26: 183–192.
- Bonham CD. (2013). Measurements for Terrestrial Vegetation Measurements.
- Bosso L., Di Febbraro M., Cristinzio G., Eoina A. and Russo D. (2016). Shedding light on the effects of climate change on the potential distribution of *Xylella fastidiosa* in the Mediterranean basin. *Biological Invasions*.
- Bourgeon O., Pagnoux C., Mauné S., García Vargas E., Ivorra S., Bonhomme V., Ater M., Moukhli A., Terral J.-F. (2017). Olive tree varieties cultivated for the great Baetican oil trade between the 1st and the 4th centuries AD: morphometric analysis of olive stones from Las Delicias (Ecija, Province of Seville, Spain). *Vegetation History and Archaeobotany* 27, 3: 463–476.
- Braun-Blanquet (1932). Plant sociology: The study of plant communities. Hafner Publishing Company, New York, 439 p.
- Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde (3rd edition). Springer, Wien - New-York, 865 p.
- Breton C., Tersac, M. and A. Bervillé. (2006). Genetic diversity and gene flow between the wild olive (oleaster, *Olea europaea* L.) and the olive: several plio-pleistocene refuge zones in

the Mediterranean basin suggested by simple sequence repeats analysis. *J Biogeogr* 33(11):1916–1928

Brodribb T. J. (2009). Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci.* 177, 245–251.

Brodribb T.J. (2017). Progressing from “functional” to mechanistic traits. *New Phytol.* 215: 9–11.

Brun J. P. (1986). L’oléiculture antique en Provence. Les huileries du département du Var, Revue archéologique de Narbonnaise, suppl. 15, Paris, Éditions du CNRS, 307 p.

Brun J. P. (2004). Le vin et l’huile dans la Méditerranée antique. St Etienne (France): Ed Errance.

Buchman N, Cuddington K, Lambrinos J. (2007). A historical perspective on ecosystem engineering.

Byars SG, Papst W, Hoffmann AA. (2007). Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61: 2925–2941.

Calow P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*,1, 57–61.

Carlquist S., (1988). Comparative Wood Anatomy - Systemic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer Verlag, Berlin.

Carrión J.S., Dupré M., Fumanal M.P. & Montes R. (1995). A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science*, 22, 355–367.

Carrión Y, Ntinou M, Badal E (2010). *Olea europaea* L. in the North Mediterranean Basin during the Pleniglacial and the Early-Middle Holocene. *Quat Sci Rev* 29:952–968.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Funct Plant Biol.* 30: 239–264.

Chave J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4–16.

Connor D. (2005). Adaptation of olive (*Olea europaea* L.) to water-limited environments. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 1181–1189. [https://doi: 10.1071/AR05169](https://doi.org/10.1071/AR05169).

Contento A, Ceccarelli M, Gelati MT, Maggini F, Baldoni L et al (2002). Diversity of *Olea* genotypes and the origin of cultivated olives. *Theor Appl Genet* 104:1229–1238.

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. (2003). A handbook of protocols for standardized

and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.

Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., et al. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11: 1065-1071.

Cornwell WK, Ackerly DD (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol Monogr* 79: 109–126.

Craine J.M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J. (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* 16: 563-574.

Craine JM. (2009). Resource strategies of wild plants. Princeton: Princeton University Press.

Cramer W., Guiot J., Fader M., Garrabou J., Gattuso J.-P., et al. (2018). Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8 (11), 972 - 980.

Cuevas J. and Polito V.S (1997). Compatibility relationships in ‘Manzanillo’ olive. *Hort Science* 32: 1056-1058.

Dai A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3: 52–58.

de Bello F., Thuiller W., Leps J., Choler P., Clement J.C., Macek P., Sebastia M.T. & Lavorel S. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 475-486.

de Bello F., Price J.N., Münkemüller T., Liira J., Zobel M., Thuiller W, Gerhold P., Götzenberger L., Lavergn, S., Leps J., Zobel K., & Pärtel, M. (2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93(10), 2263–2273.

De Ollas C., Morillón R., Fotopoulos V., Puértolas J., Ollitrault P., Gómez-Cadenas A., Arbona V. (2019). Facing Climate Change: Biotechnology of Iconic Mediterranean Woody Crops. *Frontiers in Plant Science*.

de Saporta G. (1873). Etudes sur la végétation du sud-est de la France à l'époque Tertiaire. Révision de la flore des Gypses d'Aix. *Annales des Sciences Naturelles de Paris* 17(Suppl. 1): 1–181.

Diaz S, Cabido M, Casanovas F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.

- Díaz S., Noy-Meir I. & Cabido M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz S., Lavorel S., De Bello F., Quétier F., Grigulis K. & Robson M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Díez CM, Trujillo I, Martínez-Urdiroz N, Barranco D, Rallo L, Marfil P, et al. (2015). Olive domestication and diversification in the Mediterranean Basin. *New Phytol.* 206: 436–447.
- Díez CM, Moral J, Barranco D, Rallo L. (2016). Genetic Diversity and Conservation of Olive. Genetic Resources. pp. 337–356.
- Dixon HH, Joly J (1894). On the ascent of sap. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B* 186: 563-576.
- Durand A. (2007). Statuts pour l'olivier au Moyen Age : le regard des agronomes. In : Durand A. (éd.). *Plantes exploitées, plantes cultivées : cultures, techniques et discours. Etudes offertes à Georges Comet.* Aix-en-Provence : PUP. p.47-62.
- Eckstein D. and Frisse E. (1979). Environmental influences on the vessel size of beech and oak. *IAWA Bulletin*, 2-3, 36-37.
- Eggl U, Nyffeler R. (2009). Living under temporarily arid conditions - succulence as an adaptive strategy. *British Cactus and Succulent Society*. 27: 13–36.
- Ellstrand N. C (2003). *Dangerous liaisons? When cultivated plants mate with their wild relatives.* Johns Hopkins University Press, Baltimore; USA. 244 pp.
- Elton C. (2001). *Animal ecology.* University of Chicago Press.
- Emberger L. (1939). *Aperçu général sur la végétation du Maroc : commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1:1.500.000.* Morocco: Société des sciences naturelles et physiques du Maroc.
- Emberger L. (1971). *Carte phytogéographique du Maroc.* Masson et Cie.
- Evans C. (1972). *The Quantitative Analysis of Plant Growth.* University of California Press.
- Fajardo A, Piper FI. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree

- species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytol.* 189: 259–271.
- Fajardo A, Siefert A. (2016). Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia.* 180: 951–959.
- Fajardo A, Siefert A. (2019). The interplay among intraspecific leaf trait variation, niche breadth and species abundance along light and soil nutrient gradients. *Oikos* 128: 881–891.
- FAO and Plan Bleu report (2018). State of Mediterranean forests 2018. The Food and Agriculture Organization of the United Nations and Plan Bleu, regional activity center of UN Environment/Mediterranean Action Plan, Roma, Italy. 331 p.
- Fennane M. (1988). Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. *Bulletin de l'Institut scientifique Rabat* 12: 99–148.
- Fick S, Hijmans R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315.
- Figueiral I, Terral JF (2002). Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 21: 549–558.
- Fisher RA, Koven CD, Anderegg WRL, Christoffersen BO, Dietze MC, Farrior CE, et al. (2018). Vegetation demographics in Earth System Models: A review of progress and priorities. *Glob Chang Biol.* 24: 35–54.
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. (2000). Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964–977.
- Food, Agriculture Organization of the United Nations Statistical Database (FAOSTAT). (2012). Production statistics of crops, Online database, <http://www.faostat.fao.org/>.
- Foucault B. (de), 1986. La phytosociologie sigmatiste : une morphophysique. Lille, 147 p.
- Forsman A. (2014). Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(1), 302–7.
- Frank SA. (2011). Natural selection. II. Developmental variability and evolutionary rate. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2310–2320.
- Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ. (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell and Environment* 32: 1737–1748.

- Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, Craine JM, McCormack ML, Violle C, et al. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *J Ecol.* 105: 1182–1196.
- Gabaldón-Leal C., Ruiz-Ramos M., de la Rosa R., León L., Belaj A., Rodríguez A., Santos C. and Lorite IJ. (2017). Impact of changes in mean and extreme temperatures caused by climate change on olive flowering in southern Spain. *International Journal of Climatology*, 37 (S1), 940-957.
- García-González I. & Eckstein D. (2003). Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology*, 23, 497–504.
- García-Verdugo C., Fay M.F., Granado-Leal C., De Casas R.R., Balaguer L., Besnard G. and Vargas P. (2009). Genetic diversity and differentiation processes in the ploidy series of *Olea europaea* L.: a multiscale approach from subspecies to insular populations. *Molecular Ecology* 18 (3), 454-467.
- García-Verdugo G, Forrest A. D., L. Balaguer, M. C. Fay, P. Vargas (2010). Parallel evolution of insular *Olea europaea* subspecies based on geographical structuring of plastid DNA variation and phenotypic similarity in leaf traits *Bot. J. Linn. Soc.* 162, 54.
- Garnier E, Laurent G. (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* 128: 725–736.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, et al. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152: 69–83.
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M-L., Roumet C., Debussche M., Laurent, G. Blanchard, A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., & Toussaint J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Garnier E, Navas M-L. (2012a). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron Sustain Dev.* 32: 365–399.
- Garnier E., & Navas M.-L. (2012b). Diversité fonctionnelle des plantes. de boeck Editions.
- Gates DM. (1975). Introduction: Biophysical Ecology. *Pers Bioph Eco.* 1–28.
- Gates D.M. (1980). Biophysical ecology. Springer-Verlag, Berlin, 611 p.
- Géhu J.M., 1992. Réflexions sur les fondements syntaxonomiques nécessaires à une synthèse des végétations à l'échelle du continent européen et esquisse d'un synsystème dans l'optique de la phytosociologie Braun-Blanqueto-Tüxenienne. Ebauche de synsystème pour la France. *Annali di Botanica*, 1, 131-147.

Geber M. A., & Griffen L. R. (2003). Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S21–S42.

Ghallab A. (2018). Modélisation de la distribution potentielle actuelle des espèces forestières majeures dans le Rif occidental et prédiction de l'impact du changement climatique. Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan, Maroc.

Gibelin A-L, Déqué M. (2003). Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Clim Dyn.* 20: 327–339.

Givnish TJ. (1979). On the Adaptive Significance of Leaf Form. In: Solbrig T, Jain S, Johnson GB, Raven PH, *Topics in Plant Population Biology*. London: Macmillan Education, 375–407.

Givnish TJ. (1984). Leaf and Canopy Adaptations in Tropical Forests.

Givnish TJ. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131–160.

Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K. A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., et al. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.* 87, 111–127.

Gratani L., Catoni R., & Varone L. (2013). Morphological, anatomical and physiological leaf traits of *Q. ilex*, *P. latifolia*, *P. lentiscus*, and *M. communis* and their response to Mediterranean climate stress factors. *Botanical Studies*, 54(1), 1–12.

Green P. S. and Wickens G. E. (1989). The *Olea europaea* complex. The Davis & Hedge Festschrift, ed. Kit an. Edinburgh University press, pp. 287-299.

Green PS. (2002). A revision of *Olea* (Oleaceae). *Kew Bulletin* 57, 91-140.

Grime JP. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.

Grime JP. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.

Grime J. P. (1977). Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1169-1194.

Grime JP., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259–281.

Grime JP. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910

- Grime JP. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd edn. Chichester: Wiley.
- Grime JP, Hodgson J, Hunt R. (2007). *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. Castlepoint Press.
- Grime JP. & Pierce S. (2012). *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Gross N, Börger L, Soriano-Morales SI, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero JL, García-Gómez M, Valencia-Gómez E, Maestre FT. (2013). Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*. 101:637–649.
- Grubb PJ. (1998). A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 3–31.
- Grubb PJ. (2016). Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecology & Diversity* 9: 3–33.
- Guinochet M., 1973. *La phytosociologie*. Collection d'écologie I. Masson éd., Paris, 227 p.
- Hacke U.G., Stiller V., Sperry J.S., Pittermann J. & McCulloh K.A. (2001). Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol*, 125, 779–786.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689–701.
- Hajek P, Kurjak D, von Wühlisch G, Delzon S, Schuldt B. (2016). Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten european beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in Plant Science* 7: 1–14.
- Haouane H., El Bakkali A., Moukhli A., Tollon C., Santoni S., Oukabli A., El Modafar C., Khadari B (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* 39:1083-94.
- Haouane H. (2012). *Origines, domestication et diversification variétale chez l'olivier (Olea europaea L.) à l'ouest de la Méditerranée*. PhD thesis, Montpellier SupAgro, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Morocco. 323 p.
- Hawkins B.A, Field R, Cornell H.V, Currie D.J, Guégan J.F, Kaufman D.M. et al. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.

Herrera C. M. (2009). *Multiplicity in unity : plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press.

Herrera C. M., Medrano, M., & Bazaga, P. (2015). Continuous within-plant variation as a source of intraspecific functional diversity: patterns, magnitude, and genetic correlates of leaf variability in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 102(2), 225–232.

Hetherington AM, Woodward FI. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908.

Hickler T, Vohland K, Feehan J, Miller PA, Smith B, Costa L, et al. (2012). Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Glob Ecol Biogeogr.* 21: 50–63.

Hmimsa Y. and Ater M. (2008). Agrodiversity in the traditional agrosystems of the Rif mountains (North of Morocco). *Biodiversity: Journal of Life on Earth* 9 (1-2), 78–81.

Hochberg U, Rockwell FE, Holbrook NM, Cochard H. (2018). Iso/Anisohydry: A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends Plant Sci.* 23: 112–120.

Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP. (1999). Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282–294.

Hu Y-K, Pan X, Liu G-F, Li W-B, Dai W-H, Tang S-L, Zhang Y-L, Xiao T, Chen L-Y, Xiong W, et al. (2015). Novel evidence for within-species leaf economics spectrum at multiple spatial scales. *Frontiers in Plant Science* 6: 1–9.

Hubbell S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.

Hulshof CM, Swenson NG. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24: 217–223.

Hutchinson G. (1957). The multivariate niche. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol*

Iida Y, Poorter L, Sterck F, et al. (2014). Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology* 95: 353–363.

Ilbert H. and Lamina O. (2016). La question de l'origine dans les marchés oléicoles mondialisés : mirage ou réalité ? In M. Ater, L. Essalouh, H. Ilbert, A. Moukhli & B Khadari (Eds.), *L'Oléiculture au Maroc de la préhistoire à nos jours : pratiques, diversité, adaptation, usages, commerce et politiques* (pp. 109-121). Montpellier: CIHEAM – Options Méditerranéennes A (118).

- Ionesco T, Sauvage C. (1969). Fichier des espèces climax. Al Awamia.105–124.
- IPCC (2007). IPCC Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment. In: (ed. Press CU). Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, UK
- IPCC (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. In: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Qin, D., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.-K., Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M. (Eds.), A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, p. 582.
- IPCC (2013). IPCC Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- IPCC (2014). IPCC Climate Change: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II, and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA
- Jakobsson, A. & Eriksson, O. (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88, 494-502.
- Janick J. (2005). The origins of fruits, fruit growing and fruitbreeding. *Plant Breeding Review* 25, pp. 255-321.
- Janick J. and Paull R. E. (2008). The encyclopedia of fruit and nuts. CAB International, Wallingford, UK.
- Joshi J, Schmid B, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Good J, Harris R, et al. (2001). Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecol Lett.* 4: 536–544.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134–1140.
- Kaniewski D, Van Campo E, Boiy T, Terral JF, Khadari B, Besnard G. (2012). Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidences from the Middle East. *Biological Reviews* 87: 885–899.
- Kassout J., Terral J.-F., Hodgson J. & Ater M. (2019). Trait-based plant ecology a flawed tool in climate studies? The leaf traits of wild olive that pattern with climate are not those routinely measured. *PLoS ONE* 14(7): e0219908.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, et al. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Glob Chang Biol.* 17: 2905–2935.

- Keddy P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kempes CP, West GB, Crowell K& Girvan M. (2011). Predicting maximum tree heights and other traits from allometric scaling and resource limitations. *PLoS ONE* (6):e20551.
- Khadari (2005). Domestication et flux de gènes chez une espèce méditerranéenne, ligneuse et pérenne, l'Olivier, *Olea europaea* L. Thèse de l'Université Abdelmalek Essaadi, Faculté des Sciences. Tetouan, 529p.
- 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 Genet Genomes* 4:213–221
- Khadari B, El Bakkali A. (2018). Primary Selection and Secondary Diversification: Two Key Processes in the History of Olive Domestication. *International Journal of Agronomy*, Hindawi, 18: 1-9.
- Kislev M.E. Nadel D. and I. Carmi. (1992). Epipalaeolithic (19.000BP) cereal and fruit diet at Ohalo II, Sea of Galilee, Israel. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73, 161-166.
- Klein T, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Bloemen J, De Kauwe MG, Hudson P, et al. (2018). Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecol Res.* 33, 839-855.
- Kooyers NJ. (2015). The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant science: an international journal of experimental plant biology* 234: 155–62.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J. (2014). Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia.* 175: 1337–1348.
- Lambers H, Poorter H. (1992). Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Adv Ecol Res.* 23: 187–261.
- Lambers H. (2008). Plant water relations. In: Lambers H, Chapin FS, Pons TL eds. *Plant physiological ecology*. New York: Springer, 163–224.
- Lamy JB, Delzon S, Bouche PS, Alia R, Vendramin GG, Cochard H, Plomion C. (2014). Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist* 201: 874–886.
- Larter M, Pfautsch S, Domec J-C, et al. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callistris*. *New Phytologist* 215: 97, 112.

- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 474–478.
- Lavorel S., & Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C, Urcelay C. (2007). Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Diane E. Pataki LFP, ed. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 149–164.
- Leal S., Sousa V. & Pereira H. (2007). Radial variation of vessel size and distribution in cork oak wood (*Quercus suber* L.). *Wood Science and Technology*, 41, 339-350.
- Legendre P, Legendre L. (2012). *Numerical Ecology Developments in Environmental Modelling*, 24 Third English Edition.
- Lemke IH, Kolb A, Diekmann MR. (2012). Region and site conditions affect phenotypic trait variation in five forest herbs. *Acta Oecologica*. 39: 18–24.
- Lepš J. & Šmilauer P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press.
- Lepš J., de Bello F., Šmilauer P. & Dolezal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863.
- Lewington A, Parker. (1999). *Ancient trees : trees that live for a thousand years*. Batsford.
- Liang J. et al. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, 6309.
- Limier B., Ivorra S., Bouby L., Figueiral I., Chabal L., Cabanis M., Ater M., Lacombe T., Ros J., Bremond L., Terral J.-F. (2018). Documenting the history of the grapevine and viticulture: A quantitative eco-anatomical perspective applied to modern and archaeological charcoal. *Journal of Archaeological Science*, 100, 45-61.
- Liu C., He N., Zhang J., Li Y., Wang Q., Sack L., & Yu G. (2017). Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Functional Ecology*, 32(1), 20–28.
- Lloret F., Escudero A., Maria Iriondo, J., Martinez-Vilalta, J., Valladares, F. (2012). Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Glob. Change Biol.* 18, 797–805.

- Lortie C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433-438.
- Loumou A, Giourga C (2003). Olive groves: “The life and identity of the mediterranean”. *Agric Hum Values* 20:87–95.
- Lumaret R, Ouazzani N. (2001). Plant genetics: Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature*. 413: 700–700.
- Lumaret R., Ouazzani N., Michaud H., Vivier G., Deguilloux M.-F. and F. Di Giusto. (2004). Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343–351.
- Mabry C.M. & Fraterrigo J.M. (2009). Species traits as generalized predictors of forest community response to human disturbance. *Forest Ecology and Management* 257: 723-730.
- MacArthur R.H, and Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The american naturalist* 101:377-385.
- MacArthur R.H (1972). Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press, Princeton, NJ, US 269 pp.
- Madani N, Kimball JS, Ballantyne AP, Affleck DLR, van Bodegom PM, Reich PB, et al. (2018). Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Sci Rep*. 8: 2870.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar Cet al. (2012). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214–218.
- Magdelaine J. and J. C. Ottaviani. (1984). L’occupation pre et proto historique de l’Abri de Scaffa Piana près de Saint Florent. Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse. 647: 39-48.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- Males J. (2017). Secrets of succulence. *J Exp Bot*. 68: 2121–2134.
- MAPM, Ministère de l’Agriculture et de la Pêche Maritime. (2008). Plan Maroc vert. Rabat : MAPM. 32 p.
- Marguerie D., Bernard, V., Bégin, Y., Terral, JF., (2010). Dendroanthracologie, In : Payette S., Filion L. (Eds.), La Dendroécologie : principes, méthodes et applications. Presses de l’Université Laval, Québec, Québec, pp. 311-347.

- Mariscal M. J., Orgaz, F. & Villalobos, F. (2000). Modeling and measurement of radiation interception by olive canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100, 183-197.
- Martínez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herrero A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nolè A, Poyatos R, et al. (2009). Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184: 353–364.
- McDonald PG, Fonseca CR, Overton JM, Westoby M. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology* 17: 50–57.
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol Evol.* 26: 523–532.
- McGill B. J., B. J. Enquist E. Weiher, and Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.
- Médail F. & Quézel P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84,112–127.
- Médail F, Quézel P, Besnard G, Khadari B (2001). Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. subsp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas et al. a relictual olive tree from South West Morocco. *Bot J Linn Soc* 137:249–266.
- Médail F, Diadema K (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J Biogeogr* 36:1333–1345.
- Meerts P. (1990). Plasticité phénotypique et différenciation génotypique chez *Polygonum aviculare* L. Interprétation évolutive et adaptative. Université Libre de Bruxelles, Belgique.
- Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martínez-Vilalta J, Hölttä T. (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist* 208: 396–409.
- Merilä J., Hendry A.P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7: 1-14.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, Violle C, Enquist BJ. (2017). Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology*.

- Michaletz ST, Weiser MD, Zhou J, Kaspari M, Helliker BR, Enquist BJ. (2015). Plant thermoregulation: energetics, trait-environment interactions, and carbon economics. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 714–724.
- Migliore J, Baumel A, Juin M, Médail F. (2012). From Mediterranean shores to central Saharan mountains: key phylogeographical insights from the genus *Myrtus*. *Journal of Biogeography* 39: 942–956.
- Mitchell RM, Bakker JD. (2014). Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *hypochaeris radicata*. *PLoS One*. 9.
- Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, *et al.* (2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25: 1167–1180.
- Molina-Venegas R, Aparicio A, Lavergne S, Arroyo J. (2015). The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20151116.
- Moran EV, Hartig F, Bell DM. (2016). Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* 22: 137–150.
- Moritz C. & Agudo R. (2013). The future of species under climate change: resilience or decline? *Science* 341, 504–8.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navas M-L, Violle C (2009). Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecol* 10:131–137.
- Newton C, Lorre C, Sauvage C, Ivorra S, Terral JF. (2014). On the origins and spread of *Olea europaea* L. (olive) domestication: evidence for shape ariation of olive stones at Ugarit, Late Bronze Age, Syria: a window on the Mediterranean basin and on the westward diffusion of olive varieties. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 567–575.
- Newton C, Terral JF, Ivorra S. (2006). The Egyptian olive (*Olea europaea* subsp. *europaea*) in the later first millennium BC: origins and history using the morphometric analysis of olive stones. *Antiquity* 80: 405–414.
- Nicault A., Bégin Y., Guiot J. (2010). Standardisation des séries dendrochronologiques, In: Payette S., Filion L. (Eds.), *La Dendroécologie: Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Québec, Québec, pp. 199-227.
- Nicotra A, Babicka N, Westoby M. (2002). Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent

contrasts. *Oecologia*. 130: 136–145.

Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS. (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African Pelargonium species. *Oecologia*. 154: 625–635.

Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, Jones CS, Niklas KJ, Royer DL, et al. (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Funct Plant Biol*. 38: 535–552.

Niinemets Ü. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist* 205: 79–96.

Ogburn RM, Edwards EJ. (2010). The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. *Adv Bot Res*. 55: 179–225.

Oksanen JF, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, et al. (2015). vegan: community ecology package. R package version 2.2–1. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Ozenda P. (1975). Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. Doc Cartogr écologique. XVI: 1–32.

Padilla FM, Pugnaire FI. (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol*. 21: 489–495.

Palamarev E. (1989). Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Syst Evol*. 162: 93–107.

Paradis E., Claude J. and Strimmer K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R Language. *Bioinformatics* 20 (2), 289–290.

Parmesan C, Hanley ME. (2015). Plants and climate change: complexities and surprises. *Ann Bot*. 116: 849–864.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*. 37, 637–669.

Pausas J.G. (2004). Changes in Fire and Climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Climat change*. 63:337–350.

Pereira H. M. et al. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–501

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, et al. (2013).

New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot.* 61: 167.

Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444–457.

Pignatti S., 2000. La phytosociologie braun-blanquetiste et ses perspectives. Coll. Phytos., XXVII, Données de la phytosociologie sigmatiste, Bailleul, 1997, 1-15.

Pigliucci M., Murren C. J., & Schlichting C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology*, 209(Pt 12), 2362–7.

Pinheiro J., Bates D., Debroy S., Sarkar D., R Core Team (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-141. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Poirier M, Durand J-L, Volaire F. (2012). Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Glob Chang Biol.* 18: 3632–3646.

Polade SD, Pierce DW, Cayan DR, Gershunov A, Dettinger MD. (2014). The key role of dry days in changing regional climate and precipitation regimes. *Sci Rep.* 4: 4364.

Pons A., and Quézel P. (1985). The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In Gomez-Campo, C. (ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean area*, 25 – 43.

Pontes L. da S., Soussana J.-F., Louault F., Andueza D. & Carrère P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* 21: 844-853.

Poorter L, Bongers F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*. Ecological Society of America. 87: 1733–1743.

Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565–588.

Pritsa TS, Voyiatzis DG, Voyiatzi CJ, Sotiriou MS (2003). Evaluation of vegetative growth traits and their relation to time to first flowering of olive seedlings. *Austr J Agric Res* 54:371–376

Quantum Gis Development Team. (2015). *Système d'Information Géographique Libre et Open Source*. Available: <https://www.qgis.org/fr>.

Quézel P. & Médail F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p.

- Quintana-Seguí P., Martín E., Sánchez, Zribi M., Vennetier M., Vicente-Serrano S. and Vidal J.-P. (2016). Drought: observed trends, future projection. In: J.-P. Moatti and S. Thiébaud eds. The Mediterranean region under climate change. A scientific update. IRD eds., Marseille, France. pp. 123-131.
- R Development Core Team. R. (2015). The R Project for Statistical Computing . Available: <https://www.r-project.org/>
- Rameau J.C., 1987. Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France. Thèse Doct. ès Sc. Nat., Univ. de Besançon, 344 p.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365–392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, *et al.* (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471–482.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, *et al.* (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969
- Reich PB., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M.& Walters M.B. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Reich PB. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Rey P.L, Alcantara J.M, Manzaneda A.J and Sanchez-Lafuente A.M. (2016). Facilitation contributes to Mediterranean woody plant diversity but does not shape the diversity–productivity relationship along aridity gradients. *New Phytologist* 211: 464-476.
- Rhizopoulou S. (2007). *Olea europaea* L. A Botanical Contribution to Culture. *Am J Agric Environ Sci.* 2: 382–387.
- Riley FR. (2002). Olive oil production on bronze age Crete: nutritional properties, processing methods and storage life of Minoan olive oil. *Oxford J Archaeol.* 21: 63–75.
- Rivas-Martínez S. (1987). Memoria y mapas de series de vegetación de España. 1:400.000.
- Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits : which traits are the more reliable ? *Plant Ecology* 174: 37–48.

- Rodríguez-Sánchez F, Guzmán B, Valido A, Vargas P, Arroyo J. (2009). Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus* L., Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography* 36: 1270–1281.
- Ros J., Terral J.-F., Ivorra S., Kassout J., Ruas M. -P., Ettahiri A.S., Fili A. and van Staëvel J.-P. (in prep.). First insights into the eco-anatomical plasticity and the exploitation and use of the Argan tree wood (*Argania spinosa* (L.) Skeels) at the local geographical scale (Îgîlîz, Tifigit, Morocco) during the Middle Ages.
- Rosas T, Mencuccini M, Barba J, Cochard H, Saura-Mas S, Martínez-Vilalta J. (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*. 233: 632-646.
- Rosenfeld, J. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162.
- Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, et al. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528: 119–122.
- Rubio De Casas R, Balaguer L, Manrique E, Pérez ME, Vargas P. (2002). On the historical presence of the wild olives *Olea europaea* L. var. *sylvestris* (Miller) Leh. In the Eurosiberian North of the Iberian Peninsula. An del Jardín Botánico Madrid.
- Rubio de Casas R, Besnard G, Schönswetter P, Balaguer L, Vargas P. (2006) Extensive gene flow blurs phylogeographic but not phylogenetic signal in *Olea europaea* L. *Theoretical and Applied Genetics* 113:575–583.
- Rugini E., Pannelli, G., Ceccarelli, M. and Muganu M. (1996). Isolation of triploid and tetraploid olive (*Olea europaea* L.) plants from mixoploid cv Frantoio and Leccino mutants by in vivo and in vitro selection. *Plant Breed.* 115:23-27.
- Rugini E, Baldoni L, Muleo R, Sebastiani L. (2016). The olive tree genome. Cham: Springer International Publishing AG.
- Russo SE, Cannon WL, Elowsky C, Tan S, Davies SJ. (2010). Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *American Journal of Botany* 97: 1109–1120.
- Sack L, Ball MC, Brodersen C, et al. (2016). Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function. *Plant Cell and Environment* 39: 2085–2094.
- Sala O.E., Chapin F.S.I., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., HuberSanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld,

- M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Sarath G, Baird LM, Mitchell RB. 2014. Senescence, dormancy and tillering in perennial C4 grasses. *Plant Science* 217–218: 140–151
- Schlichting CD, Levin DA. (1986). Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biol J Linn Soc.* 29: 37–47.
- Schlichting CD, Levin DA. (1988). Phenotypic Plasticity in Phlox. I. Wild and Cultivated Populations of *P. drummondii*. *Am J Bot.* 75: 161.
- Schuepp PH. (1993). Tansley Review No. 59 Leaf boundary layers. *New Phytol.* 125: 477–507.
- Schweingruber F.H. and Borner A. (2018). The plant stem. A microscopic aspect. Springer. 207 p.
- Settele J, Scholes R, Brando P, Chini LP, Zealand N, France FC (2014) Terrestrial and Inland Water Systems. In CB Field, VR Barros, D D.J., KJ Mach, MD Mastrandrea, TE Bilir, M Chatterjee, KL Ebi, YO Estrada, RC Genova, et al., eds, Clim. Chang. Impacts, Adapt. Vulnerability. Part A Glob. Sect. Asp. Contrib. Work. Gr. II to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp 271–359
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535–541.
- Shipley B, De Bello F, Cornelissen JHC, et al. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.
- Sides C. B., Enquist B. J., Ebersole J. J., Smith M. N., Henderson A. N., & Sloat L. L. (2014). Revisiting darwins hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species ecological breadth? *American Journal of Botany*, 101(1), 56–62.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso M V., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.
- Skelton RP, West AG, Dawson TE. (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 5744–9.
- Sneath PHA, Sokal RR. (1973). Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. *Syst Zology*.

- Sofo A., Manfreda S., Fiorentino M., Dichio B. & Xiloyannis C. (2008). The olive tree: a paradigm for drought tolerance in Mediterranean climates. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 12, 293–301.
- Sokal RR, Braumann CA. (1980). Significance Tests for Coefficients of Variation and Variability Profiles. *Syst Zool.* 29: 50.
- Sokal RR. and Rohlf F.J. (1995). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd Edition, W.H. Freeman and Co., New York. 776 p.
- Soliveres S, Smit C, Maestre FT. (2015). Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biological Reviews* 90: 297–313.
- Southwood T. R. E. (1988). Tactics, Strategies and Templets. *Oikos* 52:3-18.
- Spennemann D. H. R. and Allen L.R. (2000). Feral olives (*Olea europaea*) as future woody weeds in Australia: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 40 (6):889-901
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment* 31: 632–645.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*. 17: 866-880.
- Steppe K, Sterck F, Deslauries A (2015). Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. *Trends Plant Sci.* 20(6):335-43.
- Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor MM, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (2013). IPCC, 2013: Climate Change : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Suc JP. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429–432.
- Taïqui L, Bensalah H, Seval E. (2009). La conservation des sites naturels sacrés au Maroc: est-elle incompatible avec le développement socio-économique?. *MEDITERRANEA, Serie de Estudios Biologicos*, 20.
- Taudiere A. (2013). Co Coexistence des espèces et variations des traits intra et interspécifiques : le cas de communautés d'arbres tropicaux en Guyane. Rapport de stage M2 EGB. Université de Montpellier2, France. 41p.

- Terral J.-F. & Arnold-Simard G. (1996). Beginnings of olive cultivation in Eastern Spain in relation to Holocene bioclimatic changes. *Quaternary Research*, 46, 176-185.
- Terral J.-F. (1997a). Débuts de la domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale, mise en évidence par l'analyse morphométrique appliquée à du matériel anthracologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 324 (5), 417-425.
- Terral J.-F. (1997b). La domestication de l'olivier (*Olea europaea* L.) en Méditerranée nord-occidentale : approche morphométrique et implications paléoclimatiques. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2, 2 volumes.
- 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. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 153, 71-92.
- Terral J.-F. (2000). Exploitation and management of the olive tree during prehistoric times in Mediterranean France and Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 27, 127-133.
- Terral J.F. (2002). Quantitative anatomical criteria for discriminating wild grapevine (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*) from cultivated vines (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*). *British Archaeological Reports (International Series)* 1063, 59–64.
- Terral J.-F., Alonso N., Buxo R., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marinval P., Perez G., Pradat B. & Alibert P. (2004a). Historical Biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to Biological and Archaeological material. *Journal of Biogeography* 31: 63-77.
- Terral J.-F., Badal E., Heinz C., Roiron P., Thiébaud S. & Figueiral I. (2004b). A hydraulic conductivity model points to post-Neogene survival of the Mediterranean Olive in riparian habitat. *Ecology*, 85 (11), 3158-3165.
- Terral J.-F. & Durand A. (2006). Bio-archaeological evidence of olive tree (*Olea europaea* L.) irrigation during the Middle Ages in Southern France and North Eastern Spain. *J. Archaeol. Sci.*, 33, 718-724.
- Tilman D. (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. (No. 26). Princeton University Press.
- Tozer WC, Rice B, Westoby M. (2015). Evolutionary divergence of leaf width and its correlates. *Am J Bot.* 102: 367–378.
- Tyree MT, Zimmermann MH. (2002). Xylem structure and the ascent of sap. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Science & Business Media.

- UNEP (1997). World Atlas of desertification. Edited by Middleton L, Thomas D (eds), 2nd edition. Arnold, London. 182 p.
- Valencia-Gomez E, Maestre FT. (2013). Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 101: 637–649.
- Valladares F., (2008). A mechanistic view of the capacity of forest to cope with climate change. In: Bravo, F., Le May, V., Jandl, R., von Gadow, K. (Eds.), *Managing Forest Ecosystems: the Challenge of Climate Change*. Springer Verlag, Berlin.
- Van den Oever L., Baas P. and Zandee M. (1981). Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bull.*, new series 2, 3 – 24.
- Vargas P., Muñoz Garmendia F., Hess J. and Kadereit J. (2001). *Olea europaea* subsp. *guanchica* and subsp. *maroccana* (Oleaceae), two new names for olive tree relatives. *Ann. Jard. Bot. Madrid* 58, 360–361.
- Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. (2012). A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* 15: 1149–1157.
- Vautard R, Gobiet A, Sobolowski S, Kjellström E, Stegehuis A, Watkiss P, et al. (2014). The European climate under a 2 °C global warming. *Environ Res Lett.* 9: 34006.
- Vellend M. (2001). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12, 545-552.
- Vendramini F, Diaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*. 154:147–157.
- Vile D, Garnier E, Shipley B, et al. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129–1136.
- Villemur P., Musho U. S., Delmas J. M., Maamar M and Ouksili A. (1984). Contribution à l'étude de la biologie florale de l'olivier (*Olea europaea* L.) : stérilité mâle, flux pollinique et période effective de pollinisation. *Fruits*, 39, 467–473.
- Violle C, Navas ML, Vile D, et al. (2007). Let the concept of trait be functional ! *Oikos*. 116: 882–892.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 244–252.

Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J, and Melillo J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277:494–499.

Vogiatzakis IN, Mannion AM, Griffiths GH. (2006). Mediterranean ecosystems: problems and tools for conservation. *Prog Phys Geogr Earth Environ*. 30: 175–200.

Volaire F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology* 24: 2929–2938.

Von Arx G., Crivellaro A., Prendin A.L., Cuter K. and Carrer M. (2016). Quantitative wood anatomy – Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7: 781.

Vose R.S. et al., (2012). NOAA's merged land-ocean surface temperature analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93(11), 1677–1685.

Voulgaridis E. (1990). Wood cell morphology characteristics of some oak species and mediterranean shrubs. *European Journal of Wood and Wood Products*, 48, 261-267.

Wang R, Huang W, Chen L, Ma L, Guo C, Liu X. (2011). Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in north east China. *PLoS One*.

Wang R, Yu G, He N, et al. (2014). Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: evidence from Changbai Mountain, China. *PLoS ONE*, 9(12), e115395.

Wang R, Yu G, He N, Wang Q, Zhao N, Xu Z, et al. (2015). Latitudinal variation of leaf stomatal traits from species to community level in forests: linkage with ecosystem productivity. *Sci Rep*. 5: 14454.

Warton D.I., Wright I.J., Daniel S. Falster D.S. and Westoby M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Review* 81, 259–291.

Warton D.I., Duursma R. A., Falster D.S. and Taskinen S. (2012). SMATR 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 257-259.

Weiherr E., & Keddy P. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 323-335.

Weiherr E., Clarke G.D.P., & Keddy P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.

Wellstein C, Chelli S, Campetella G, Bartha S, Galiè M, Spada F, et al. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats.

Biodivers Conserv. 22: 2353–2374.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.

Westoby M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil.* 199: 213–227.

Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.

Witkowski ETF, Lamont BB. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486–493.

Woodcock DW. (1989). Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Revue canadienne de recherche forestière* 19(5), 639-644.

Woodward FI, Diament AD. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional ecology* 15, 351-359.

World Meteorological Organization. (1986). Report of the International Conference on the Assessment of the Role of Carbon Dioxide and of Other Greenhouse Gases in Climate Variations and Associated Impacts. International Council of Scientific Unions. Available: http://library.wmo.int/pmb_ged/wmo_661_en.pdf.

Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducouso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H. (2011). Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31: 1175–1182.

Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falster D.S., Garnier, E., Hikosaka, K. et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166, 485–496.

Wuebbles, D. J., D. R. Easterling, K. Hayhoe, T. Knutson, R. E. Kopp, J. P. Kossin, K. E. Kunkel, A. N. LeGrande, C. Mears, W. V. Sweet, P. C. Taylor, R. S. Vose, and M. F. Wehner (2017). Our Globally Changing Climate. Climate Science Special Report: Fourth National Climate Assessment, Volume I. Wuebbles, D. J., D. W. Fahey, K. A. Hibbard, D. J. Dokken, B. C. Stewart, and T. K. Maycock, Eds., U.S. Global Change Research Program, Washington, DC, USA, 35–72.

Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, Cramer MD. (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology* 24: 485–

492.

Zgallaï H, Steppe K, Lemeur R. (2007). Étude des caractères morphologiques des plantes de tomate soumises à un déficit hydrique en milieu hydroponique. *Sci Chang planétaires / Sécheresse*. 18: 57–64.

Zohary D. and Spiegel-Roy P. (1975). Beginnings of fruit growing in the old world, *Science*, 187: 319-327.

Zohary D, Hopf M, Weiss E. (2012). Domestication of plants in the Old World: the origin and spread of cultivated plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. Oxford: Oxford University Press.

Zomer R.J., Trabucco A., Bossio D.A., van Straaten O. and Verchot L.V. (2008). Climate Change Mitigation: A Spatial Analysis of Global Land Suitability for Clean Development Mechanism Afforestation and Reforestation. *Agric. Ecosystems and Envir.* 126, 67-80.

Zomer RJ, Bossio DA, Trabucco A, Yuanjie L, Gupta DC, Singh VP. Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India. IWMI Research Report 122. 200.

Résumé

Dans le contexte actuel des changements globaux, il est important d'étudier les stratégies adaptatives des plantes en réponse aux changements environnementaux. L'olivier (*Olea europaea* L.), espèce emblématique méditerranéenne, semble vulnérable aux changements anthropiques et climatiques que connaît son aire de distribution. Au Maroc, l'aire de distribution des populations sauvages (spontanées) de cette espèce s'étend du nord au sud un gradient d'aridité croissante. L'échantillonnage le long de ce gradient a permis d'étudier 27 populations (19 populations appartenant à *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris* et 8 populations de *Olea europaea* subsp. *maroccana*). Cette thèse explore, (i) la variabilité intraspécifique des traits foliaires et anatomiques du bois à différents niveaux d'organisation (interpopulation, intrapopulation et intraindividu) le long d'un gradient d'aridité (ii) les stratégies fonctionnelles déployées par les deux sous-espèces d'olivier sauvage interprétées comme des réponses adaptatives (iii) la relation de ces stratégies avec la différenciation et l'écologie des communautés végétales où les populations étudiées ont été échantillonnées. Les résultats montrent que les principaux facteurs écologiques expliquant la diversité des communautés végétales à olivier sauvage sont de nature climatique. Nos résultats montrent également que la variation des traits fonctionnels foliaires de l'oléastre (*O. e.* subsp. *e.* var. *sylvestris*) exprime la capacité de l'espèce à utiliser les ressources disponibles pour répondre à la variation de conditions climatiques, particulièrement l'aridité. En outre, l'analyse de la variabilité intraspécifique des traits foliaires chez les deux sous-espèces d'olivier sauvage met en évidence l'existence d'un compromis entre acquisition et conservation des ressources en fonction du climat et du type de communauté végétale. Au niveau des traits anatomiques du bois, nos résultats révèlent un patron de variation lié à des paramètres biogéographiques, climatiques et de végétation permettant à l'olivier sauvage d'adapter ses performances de conduction de la sève brute et par conséquent de s'acclimater à des conditions écologiques de plus en plus stressantes, notamment l'aridification du milieu. La différenciation des populations d'olivier sauvage le long du gradient latitudinal sur le plan des traits fonctionnels foliaires et du bois correspond également à une différenciation des communautés végétales dont ces populations font partie. Finalement, cette étude a permis d'élargir notre compréhension des stratégies adaptatives de l'olivier sauvage (*Olea europaea* L.) au Maroc qui devront faire face dans les décennies à venir à des conditions de plus en plus arides.

Mots clés : *Olea europaea* L., Maroc, traits fonctionnels foliaires, traits anatomiques du bois, stratégies adaptatives, communautés végétales.

Abstract

In the current context of global changes, it is mainly important to study adaptive plant strategies in response to environmental changes. Olive (*Olea europaea* L.), emblematic Mediterranean species, seems vulnerable to the effect of anthropogenic and climatic changes under its distribution area. The Moroccan range of wild (spontaneous) populations of this species extends along a latitudinal gradient integrated into an aridity gradient. Sampling along this gradient made it possible to study 27 populations (19 populations of *sylvestris* variety of the *europaea* subspecies, and 8 population of the endemic subspecies *Olea maroccana*). This thesis explores, (i) Intraspecific variability of leaf and wood anatomical traits along aridity gradient at different organization levels (interpopulation, intrapopulation and intraindividual level) (ii) the functional strategies deployed by the two wild olive subspecies interpreted as adaptive responses (iii) the relationship of these strategies with the plant communities differentiation and ecology where the studied populations were sampled. The obtained results confirm the climatic aspect of the gradient underlying this work, because they show that the main ecological factors explaining the diversity of wild olive plant communities are of climatic nature. Our results show that functional leaf traits variation of oleaster (*O. e.* subsp. *e.* var. *sylvestris*) expresses the ability of the species to use available resources to respond to changing climatic conditions, particularly aridity. Moreover, analysis of the leaf traits intraspecific variability of the two wild olive subspecies highlights the existence of a trade-off between resources acquisition and conservation according to climate and plant community type. For wood anatomical traits, our results show a pattern of variations in response to biogeographic, climatic and vegetation gradients allowing the wild olive to maintain its sap conduction performance and consequently adapt to changes in ecological stressful conditions, in particular to aridity and aridification. The differentiation of wild olive populations along the latitudinal gradient by functional leaf and wood traits corresponds also to a differentiation of plant communities, which these populations are part of. Finally, this study has greatly expands our understanding of adaptive strategies of olive tree (*Olea europaea* L.) in Morocco in response to a latitudinal gradient of aridity.

Keywords: *Olea europaea* L., Morocco, functional leaf traits, wood anatomical traits, adaptive strategies, plant community