

N° d'ordre...

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITÉ DJILLALI LIABES DE SIDI BEL ABBES  
FACULTÉ DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE  
Département des Sciences de l'Environnement

# ***THESE DE DOCTORAT EN SCIENCES***

*Présentée par*

*M<sup>lle</sup> BENNAOUM Zineb*

*Spécialité : Sciences de l'environnement*

*Option : Biodiversité végétale méditerranéenne : inventaire,  
valorisation et restauration*

## *Intitulé*

**Enveloppe écologique, caractères microphytodermiques et effets  
allélopathiques des composés phytochimiques des espèces du genre  
*Ruta* dans la région nord occidentale oranaise.**

*Soutenue le 27/11/2018*

*Devant l'honorable jury composé de :*

*Président :* Dr. MAHROUG Samira MC(A). Université Djillali Liabès S.B.A

*Examineurs:* Pr. IGHIL-HARIZ Zohra Professeur. Université ORAN 1, Ahmed Ben Bella

Pr. BELKHODJA Moulay Professeur. Université ORAN 1, Ahmed Ben Bella

*Promoteur :* Pr. BENHASSAINI Hachemi Professeur. Université Djillali Liabès S.B.A

**Année universitaire 2017 - 2018**

*Au terme de ce travail, il m'est agréable d'exprimer mes remerciements à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de cette thèse.*

*Tout d'abord, je tiens à remercier le professeur **Hachemi Benhassaini** qui a bien voulu assurer mon encadrement, pour m'avoir encouragé et conseillé, m'avoir fait confiance tout en me laissant une grande liberté.*

*Mes remerciements vont également à **Dr Samira Mahroug**, maître de conférence à l'université Université Djillali Liabès S.B.A pour avoir accepté de présider le jury de ma soutenance.*

*Ainsi qu'au **Pr Zohra Ighil-Hariz** et **Pr Moulay Belkhodja** professeurs à Université ORAN 1, Ahmed Ben Bella, pour avoir accepté de faire partie de mon jury, d'examiner mon travail et d'en être rapporteurs.*

-----  
*Ce mémoire est le fruit d'une collaboration avec le laboratoire des sciences chimiques et géologiques de l'université de Cagliari et le laboratoire de l'institut technique et industriel M. Giua, Cagliari, Italie.*

*Je tiens donc à remercier spécialement **Dr Danilo Falconieri**, **Pr Silvia Porcedda** et **Dr Alessandra Piras** qui ont eu la gentillesse de m'ouvrir les portes de leurs laboratoires et pour l'accueil conviviale et la confiance qu'ils m'ont accordée.*

*Un très grand merci au Directeur de CNCC et aux responsables de laboratoire de germination pour m'avoir permise l'accès à leur laboratoire et pour leur aide.*

*Je tiens à exprimer ma reconnaissance à Monsieur Guy Bouxin Docteur en Sciences botaniques, Université de Liège, qui nous a largement aidés dans le travail d'analyse statistique des données écologiques indispensable en grande partie dans ce travail.*

*Enfin, pour leur soutien sans faille et permanent, je remercie de tout cœur les membres de ma famille, Dr. Asma El Zerey-Belaskri ainsi que mes amies Tirse Malika, Mellah Rabha, Ouici Houria, Chabane Kheira et Benhamiche Samia.*

*Merci à tous !*

*Zineb B.*

La diversité des caractères écologiques, microphytodermiques (stomates, trichomes, cellules excrétrices) et phytochimiques ont une grande valeur dans les études systématiques et taxonomiques des plantes. Ce travail vise à recueillir le plus grand nombre de caractères qui peuvent distinguer taxonomiquement entre les espèces du genre *Ruta*. L'étude saisonnière a porté sur trois espèces à savoir *Ruta chalepensis*, *Ruta montana* et *Ruta angustifolia* sous deux bioclimats de l'Algérie nord occidentale. Elle cherche d'une part à caractériser les habitats propres à chaque espèce, à identifier les caractères microphytodermiques adaptatifs face aux conditions écologiques du milieu, et d'autre part à déterminer le lieu de formation et la caractérisation phytochimique des huiles volatiles chez ces espèces ainsi que leur pouvoir dans les interactions allélopathiques.

Les résultats montrent que les espèces du genre *Ruta* sont influencées par les facteurs écologiques du milieu et par l'ambiance de leurs cortèges floristiques correspondants, abritant ainsi des communautés végétales nettement différentes dans lesquelles se développent ces espèces. Les empreintes épidermiques foliaires chez les espèces en question ont révélé des feuilles amphystomatiques avec une dominance du type tétracytique et anomocytique. La structure, la forme, la taille et le nombre des stomates et des cellules sécrétrices variaient entre les différentes espèces et suivant les conditions écologiques saisonnières.

L'étude phytochimique manifeste une diversité remarquable de la composition des huiles essentielles tant sur le plan quantitatif que qualitatif, à la fois entre les espèces et les saisons. Par conséquent, différents chemotypes ont été retenus. Les principaux composants trouvés chez *R. montana* sont 2-undécanone suivi de (E) caryophyllène et caryophyllène oxyde. *R. angustifolia* et *R. chalepensis* se caractérisent par une majorité de 2-undécanone, 2-nonanone et 2-méthyl-octyl acetate. L'analyse multivariée des onze échantillons a suggéré que les principaux facteurs susceptibles d'influencer la composition chimique des huiles essentielles des feuilles étaient non seulement la période de collecte mais aussi l'origine géographique des espèces. Des effets inhibiteurs d'intensité variable ont été observés sur la germination et la croissance des graines de *Triticum aestivum* L. Ces composés volatiles possèdent un rôle écologique important, via leur potentiel allélopathique.

**Mots clés :** *Ruta* ; Habitat ; Stomate ; Cellules sécrétrices ; Chémotype, Allélopathie.

The diversity of ecological, micro-phytoderms (stomata, trichomes, secretory cavities) and phytochemical characters have great value in plants systematic and taxonomic studies. This work aims to collect as many characters as can be distinguished taxonomically between species of the genus *Ruta*. The seasonal study to be carried out on three species (*R. chalepensis*, *R. montana* and *R. angustifolia*) under different bioclimates of northwestern Algeria. On the one hand, it seeks to characterize the habitats specific to each species, to identify the adaptive microphytodermic characteristics in the ecological conditions of the environment, and on the other hand to determine the place of formation and the phytochemical characterization of the volatile oils in these species as well as their power in allelopathic interactions.

The results show that the species of the genus *Ruta* are influenced by the ecological factors of the environment and by the atmosphere of their corresponding floristic processions, thus sheltering distinctly different plant communities in which these species develop. Foliar epidermal imprints in this species revealed an amphystomatic leaves with a dominance of tetracytic and anomocytic type. The structure, shape, size and number of stomata and secretory cells varied among different species and seasonal ecological conditions.

The phytochemical study shows a significant diversity in the composition of essential oils both quantitatively and qualitatively, between species and seasons. As a result, different chemotypes have been selected. The main components found in *R. montana* are 2-undecanone followed by (E) caryophyllene and caryophyllene oxide. The majority of 2-undecanone, 2-nonanone and 2-methyloctyl acetate characterizes *R. angustifolia* and *R. chalepensis*. The multivariate analysis of the eleven samples suggested that the main factors that could influence the chemical composition of the leaf essential oils were not only the collection period but also the geographical origin of species. Inhibitory effects with variable intensity were observed on germination and seed growth of *Triticum aestivum* L. These volatile compounds have an important ecological role, via their allelopathic potential.

**Keywords:** *Ruta*; Habitat; Stomata; secretory cavities; Chemotype, Allelopathy.

التنوع في المعايير البيئية والدراسات الميكرومرفولوجية (الوبرات المسامات والخلايا الافرازية) والكيمياء النباتية لديها أهمية كبيرة في الدراسات المنهجية والتصنيفية للنباتات. هذه الدراسة تهدف الى جمع أكبر عدد من البيانات التي تستطيع التمييز تصنيفيا بين انواع الفيجل. الدراسة الفصلية اهتمت بثلاث أنواع من النباتات وهي كالآتي

*Ruta. chalepensis, Ruta. montana, Ruta. angustifolia*

وذلك في مختلف مناخات الشمال الغربي للجزائر. هي تهدف من ناحية الي تمييز مناطق تواجد كل صنف ومن ناحية ثانية الي إبراز انواع المسامات طبيعة الجيوب الافرازية إبراز المعيار الكيميائي لكل نبتة وقدراتها الاليلوباتيكية لزيوتها الطبيعية.

النتائج تظهر ان أصناف نبتة الفيجل تتأثر بالعامل الاكولوجي للوسط الذي تعيش فيه وبجو مواكبا الأزهرية التي تنتمي اليها. كما ان نتائج الدراسات الميكرومرفولوجية تبين ان وريقات نباتات الفيجل ينتمون الى صنف amphystomatique

مع تشخيص 8 انواع من المسامات التي تتميز بالنوعين *tétracytique* و *anomocytique* اللذان يتواجدان بكثرة مقارنة مع الأنواع الاخر. حجم المسامات وكثرة الخلايا الافرازية تكون بكثرة في فصل الربيع والصيف عند *R. montana* التي لا تتأثر بالعامل الفصلي. شكل وحجم المسامات والخلايا الافرازية يتغير بتغير الأصناف والفصول.

التغيرات الكمية والنوعية لمكونات الزيوت الطبيعية بين مختلف الأصناف والفصول عالية جدا ونتيجة لذلك لوحظ ظهور مختلف الأصناف الكيماوية (Chemotypes) اهم الأصناف المتحصل عليها عند *R. montana* هي

2-undecanone (E) caryophyllène et caryophyllène

النبنتين الأخرتين تميزن بكثرة 2-undecanone, 2-nonanone 2-methyloctyl acetate

النتائج الإحصائية للعينات تقترح ان أكثر العوامل عرضة للتأثير في التركيبة الكيميائية للزيوت الطبيعية للأوراق كانت في ذات الألوان الفصول والموقع الجغرافي.

وقد لوحظت تأثيرات مثبطة على إنبات ونمو بذور القمح. هذه المكونات المتبخرة تتميز بامتلاكها دورا ايكولوجيا مهما بواسطة التأثير الاليلوباتيكي والذي قد يكون مصدرا يستفيد به المزارعون.

الكلمات المفتاحية : نبتة الفيجل ; الوسط ; المسامات ; الخلايا الافرازية ; الصنف الكيماوي ; الاليلوباتي

## Liste des figures

<b>Figure 01</b> : Diversité $\alpha$ , évaluée par la richesse spécifique -----	6
<b>Figure 02</b> : Diversité $\beta$ , évaluée par la richesse spécifique -----	6
<b>Figure 03</b> : Coupe transversale dans le limbe d'une feuille d' <i>Ilexaquifolium</i> -----	14
<b>Figure 04</b> : Structure de la feuille -----	14
<b>Figure 05</b> : Schéma d'un stomate -----	18
<b>Figure 06</b> : Les quatre types fondamentaux de stomates chez les dicotylédones -----	21
<b>Figure 07</b> : Processus d'ouverture et de fermeture des stomates -----	24
<b>Figure 08</b> : Trois types de trichomes sur calice de <i>Lavandula angustifolia</i> -----	28
<b>Figure 09</b> : Coupe transversale montrant un canal résinifère d'origine schizogène dans l'aiguille de Pin -----	28
<b>Figure 10</b> : Poches sécrétrices dans le fruit du citronnier, <i>Citrus limon</i> -----	29
<b>Figure 11</b> : Vaisseaux laticifères d' <i>Euphorbia splendens</i> à gauche, avec grains d'amidon de forme allongée et de <i>Tragopogon</i> à droite -----	29
<b>Figure 12</b> : Les grandes voies métaboliques présidant à la production des molécules aromatiques -----	41
<b>Figure 13</b> : Schéma des interactions des plantes avec leur environnement via les COV -----	47
<b>Figure 14</b> : Classification des <i>Rutaceae</i> selon APG IV -----	56
<b>Figure 15</b> : Arbre phylogénétique de la tribu <i>Ruteae</i> -----	58
<b>Figure 16</b> : Répartition du genre <i>Ruta</i> dans le monde selon la littérature -----	60
<b>Figure 17</b> : Feuilles de <i>Ruta chalepensis</i> L. -----	62
<b>Figure 18</b> : Fleur de <i>Ruta chalepensis</i> L. -----	62
<b>Figure 19</b> : Le fruit en capsule de <i>Ruta chalepensis</i> L. -----	62
<b>Figure 20</b> : Différence morphologique entre les deux sous espèces au niveau de la bractée --	63
<b>Figure 21</b> : Feuilles de <i>Ruta montana</i> (Clus) L. -----	66
<b>Figure 22</b> : Fleurs de <i>Ruta montana</i> (Clus) L. -----	66
<b>Figure 23</b> : fruits en capsule de <i>Ruta montana</i> (Clus) L. -----	66
<b>Figure 24</b> : Localisation de la zone de Tessala -----	71
<b>Figure 25</b> : Carte d'occupation des sols des monts du Tessala -----	71
<b>Figure 26</b> : Localisation de la zone de Béni Saf -----	73
<b>Figure 27</b> : Carte d'occupation des sols de la zone de Béni Saf -----	73
<b>Figure 28</b> : Méthode de suivi du transect écologique -----	76
<b>Figure 29</b> : Principe de calcul de l'indice de Fridley -----	78
<b>Figure 30</b> : Technique d'empreinte épidermique -----	80
<b>Figure 31</b> : Appareil d'Hydrodistillation de type Clevenger -----	81
<b>Figure 32</b> : Représentation superposée des types biologiques et des saisons sur le cercle de corrélation -----	101
<b>Figure 33</b> : Classement des espèces selon l'indice de spécialisation de Fridley -----	104
<b>Figure 34</b> : Relation entre l'indice de spécialisation et la fréquence des espèces -----	104
<b>Figure 35</b> : Représentation des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances -----	109
<b>Figure 36</b> : Représentation des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances -----	110
<b>Figure 37</b> : Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Tessala -----	111
<b>Figure 38</b> : Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Béni-saf -----	111

<b>Figure 39</b> : Différentes Formes des stomates chez le genre <i>Ruta</i> étudié observés au microscope optique (X400) -----	113
<b>Figure 40</b> : Epiderme inférieur des folioles des espèces du genre <i>Ruta</i> étudiés observés au microscope (X100) -----	114
<b>Figure 41</b> : Forme des cellules épidermiques près de la nervure principale -----	115
<b>Figure 42</b> : Les types stomatiques observés chez les folioles des espèces du genre <i>Ruta</i> ----	117
<b>Figure 43</b> : Cercle de corrélation suivant l'analyse en composante principale (PCA) -----	119
<b>Figure 44</b> : Observation microscopique des cavités sécrétrices et des trichomes au niveau des folioles des espèces étudiées -----	121
<b>Figure 45</b> : Rendement en l'huile essentielle pour les trois espèces étudiées -----	123
<b>Figure 46</b> : Structure chimique de quelques molécules présentes dans l'huile essentielle des espèces étudiées répartie par famille phytochimique -----	128
<b>Figure 47</b> : ACP biplot des constituants de l'huile essentielle des espèces étudiées suivant la saison à laquelle elles appartiennent -----	131
<b>Figure 48</b> : Dendrogramme de l'analyse hiérarchique de onze échantillons d'huile essentielle par le biais du coefficient de similarité Pearson R -----	131
<b>Figure 49</b> : Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur les conditions écologiques -----	134
<b>Figure 50</b> : Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur les caractères morphologiques -----	134
<b>Figure 51</b> : Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur la présence des types stomatiques -----	134
<b>Figure 52</b> : Dendrogramme représentant la similarité entre les trois taxons comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basés sur les caractères des composés phytochimiques -----	134
<b>Figure 53</b> : Dendrogramme montrant les relations de parenté entre les taxons du genre <i>Ruta</i> étudiés sur la base de l'UPGMA -----	136
<b>Figure 54</b> : Effet des huiles essentielles sur la germination de <i>Triticum aestivum</i> L. -----	139
<b>Figure 55</b> : Effet des huiles essentielles sur la croissance de la racine de <i>Triticum aestivum</i> L. -----	139
<b>Figure 56</b> : Effet de l'huile essentielle de <i>Ruta angustifolia</i> sur la croissance de <i>Triticum aestivum</i> -----	140
<b>Figure 57</b> : Effet de l'huile essentielle de <i>Ruta chalepensis</i> sur la croissance de <i>Triticum aestivum</i> -----	141
<b>Figure 58</b> : Effet de l'huile essentielle de <i>Ruta montana</i> sur la croissance de <i>Triticum aestivum</i> -----	142

## *Liste des tableaux*

<b>Tableau 01</b> : Principales familles présentes dans les huiles essentielles -----	38
<b>Tableau 02</b> : Caractéristiques morphologiques de trois espèces du genre <i>Ruta</i> -----	68
<b>Tableau 03</b> : Inventaire floristique de la zone d'étude -----	92
<b>Tableau 04</b> : Composition floristique par famille -----	98
<b>Tableau 05</b> : Composition floristique par type biogéographique -----	99
<b>Tableau 06</b> : Type biologique -----	101
<b>Tableau 07</b> : Groupe d'espèces spécialistes en fonction de l'indice de Fridley -----	105
<b>Tableau 08</b> : Groupe d'espèces généralistes en fonction de l'indice de Fridley -----	106
<b>Tableau 09</b> : Groupe d'espèces intermédiaires en fonction de l'indice de Fridley -----	106
<b>Tableau 10</b> : Caractéristiques quantitatives et qualitatives des stomates chez les espèces étudiées -----	118
<b>Tableau 11</b> : Caractéristiques quantitatives des cavités sécrétrices des taxons étudiés -----	120
<b>Tableau 12</b> : Composition chimique des huiles essentielles par saison -----	124
<b>Tableau 13</b> : Pourcentages des familles de composés des huiles essentielles -----	126
<b>Tableau 14</b> : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction de leur écologie -----	133
<b>Tableau 15</b> : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction des caractères morphologiques -----	133
<b>Tableau 16</b> : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction de la présence de divers types stomatiques -----	133
<b>Tableau 17</b> : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction des caractères phytochimiques de leurs huiles essentielles -----	133
<b>Tableau 18</b> : Matrice de distance entre les trois taxons basée sur les quatre caractères étudiés - -----	136
<b>Tableau 19</b> : Activité des huiles essentielles des espèces du genre <i>Ruta</i> étudiées sur la germination et la croissance de la radicule embryonnaire du blé tendre -----	138

# Table des matières

Introduction générale	1
-----------------------	---

## Synthèse bibliographique

### Chapitre I : Espèce, habitat et biodiversité

1. Introduction	3
2. Notion d'habitat	4
3. Grille phytosociologiques	4
4. Comment étudier la biodiversité	5
4.1. Niveaux de l'étude	6
4.2. Décomposition de la diversité	7
4.3. Les critères souhaitables d'une mesure de biodiversité	7
5. L'homogénéisation biotique	8
6. Mesurer l'homogénéisation fonctionnelle	9
6.1. Notion de spécialisation des espèces	9
6.2. Quantification de la spécialisation des espèces	10

### Chapitre II : Intérêt taxonomique de la microphytodermie

1. Introduction	12
2. Structure de la feuille	13
3. Les stomates	17
3.1. Définition d'un stomate	17
3.2. Cellule de gardes et cellules subsidiaires	19
3.3. Les divers systèmes de classification des stomates	20
3.3.1. Les classifications morphologiques	20
3.3.2. Les classifications ontogéniques	22
3.4. La conductance et la régulation des mouvements stomatique	22
4. Les trichomes	25
4.1. Définition des trichomes	25
4.2. Rôle des trichomes	25
4.3. Type des trichomes	26
5. Appareils excréteurs	27
5.1. Les poches schizogènes	27
5.2. Les poches schisolysigènes	27

### Chapitre III : Les Huiles essentielles : caractéristiques et interactions allélopathiques

1. Introduction	12
2. Les huiles essentielles	32
2.1. Genres producteurs d'HE dans le règne végétal	33
2.2. Lieux de formation et d'accumulation	34
2.3. Variations spatiales et temporelles de la production et de l'émission des huiles essentielles	34
2.4. Caractéristiques des huiles essentielles	36
2.4.1. La composition chimique	36
2.4.1.1. Groupe des terpénoïdes	36

2.4.1.2. <i>Groupe des composés aromatiques</i> -----	36
2.4.1.3. <i>Composés d'origines diverses</i> -----	37
2.4.2. <i>Origine biochimique des constituants volatils</i> -----	39
2.4.2.1. <i>Biosynthèse des terpènes</i> -----	40
2.4.2.2. <i>Biosynthèse des dérivés du phénylpropane</i> -----	42
2.4.3. <i>Caractéristiques physico-chimique</i> -----	42
2.4.4. <i>Notion de chémotype</i> -----	43
2.4.5. <i>Rôles écophysologiques et biologiques des Huiles Essentielles</i> -----	44
3. <i>Interactions allélopathiques</i> -----	48
3.1. <i>Effets des substances allélochimiques sur les plantes</i> -----	49
3.2. <i>Voies de libération des substances allélochimiques</i> -----	51
3.3. <i>Signification écologique des substances allélochimiques</i> -----	52

#### ***Chapitre IV : Famille des Rutaceae : Caractéristiques du genre Ruta***

1. <i>Aperçu sur la famille des Rutaceae</i> -----	54
2. <i>Position des Rutaceae dans les différents systèmes de classifications</i> -----	55
3. <i>Aperçu sur le genre Ruta</i> -----	59
4. <i>Ecologie des espèces du genre Ruta</i> -----	59
5. <i>Présentation des espèces étudiées</i> -----	61
5.1. <i>Ruta chalepensis L.</i> -----	61
5.1.1. <i>Caractéristiques morphologiques</i> -----	61
5.1.2. <i>Synonymies</i> -----	64
5.1.3. <i>Classification botanique</i> -----	64
5.2. <i>Ruta montana (Clus) L.</i> -----	65
5.2.1. <i>Caractères morphologique</i> -----	65
5.2.2. <i>Synonymies</i> -----	67
5.2.3. <i>Classification botanique</i> -----	67

### ***Partie expérimentale***

#### ***Chapitre V : Matériels et méthodes***

1. <i>Choix et localisation des sites d'étude</i> -----	69
1.1. <i>Zone de Tessala</i> -----	69
1.2. <i>Zone de Béni-Saf (station Sidi Djelloul)</i> -----	72
2. <i>Approche bioclimatique des stations d'étude</i> -----	74
2. <i>Etude écologique</i> -----	75
2.1. <i>Echantillonnage et inventaire de végétation</i> -----	75
2.2. <i>Estimation de la diversité</i> -----	77
2.2.1. <i>La Fréquence</i> -----	77
2.2.2. <i>La richesse spécifique</i> -----	77
2.2.3. <i>Indice de similitude</i> -----	78
2.2.4. <i>Indice de Fridley</i> -----	78
3. <i>Etude microphytodermique</i> -----	79
4. <i>Etude phytochimique et allélopathique</i> -----	81
4.1. <i>Hydrodistillation</i> -----	81
4.2. <i>Analyses par CPG/SM</i> -----	82
4.3. <i>Interprétation du chromatogramme</i> -----	83
4.4. <i>Bioessais</i> -----	84

5. Etude statistique pour l'exploration de données : le data mining -----	85
5.1. Analyses multivariées : Description de l'ordination et de la classification des données----	85
5.1.1. Ordination -----	85
5.1.2. La classification de données (Clustering) -----	87
5.2. Les tests statistiques appliqués -----	88
5.2.1. Analyse de variance (ANOVA) -----	88
5.2.2. Box & Whiskers Plot ou la boîte à moustaches de TUKEY-----	89
5.3. Logiciels utilisés -----	89

## ***Chapitre VI : Résultats***

1. Etude écologique -----	90
1.1. Bioclimat -----	90
1.2. Analyse floristique -----	91
1.2.1. Composition floristique par famille -----	97
1.2.2. Composition floristique par type biogéographique -----	97
1.2.3. Variation saisonnière de la composition floristique en fonction des types biologiques ----	100
1.2.4. Indices de la diversité floristique -----	102
1.2.4.1. La fréquence -----	102
1.2.4.2. Indices de Sorensen (Cs) -----	102
1.2.4.3. Indices de Fridley -----	103
1.3. Communautés végétale -----	107
1.3.1. Signification écologique des axes factoriels (NSCA) -----	107
1.3.2. Analyse de la dispersion horizontale de la végétation -----	108
2. Etude microphytodermique -----	112
2.1. Type, forme et taille stomatique -----	112
2.2. Système excréteurs -----	120
3. Analyse phytochimique -----	123
3.1. Rendement en huile essentielle -----	123
3.2. Analyse chromatographique (GC-MS) -----	123
3.3. Analyses statistiques -----	129
4. Degré d'affinité (PA) entre les trois espèces -----	132
5. Etude allélopathique -----	137

## ***Chapitre VII : Discussion***

1. Autoécologie et habitat de Ruta sp. -----	143
2. Caractéristiques microphytodermique -----	147
3. Chemotype et Variation spatiotemporelle de la production des HEs au sein du genre Ruta --	152
4. Degré d'affinité (PA) entre les taxons -----	156
5. De la phytochimie vers l'allélopathie -----	158
Conclusion et perspectives -----	161
Références bibliographiques -----	165
Annexe	

# *Introduction*

---

Les multiples événements paléogéographiques et les cycles climatiques contrastés ont permis l'émergence d'une biodiversité végétale inhabituellement élevée sur les écosystèmes méditerranéens (Bouazza *et al.* 2001). Plusieurs auteurs ont écrit sur l'hétérogénéité de cette flore (Alcaraz 1991 ; Mahboubi 1995 ; Bouazza *et al.* 2001 ; Ghezlaoui *et al.* 2009). Cependant, la conservation et la gestion durable de cette biodiversité est à ce jour une énigme pour la communauté scientifique. Bon nombre de ces espèces reste méconnu sur le plan, écologique, microphytodermique et chimiotaxonomique, au moment où, la biologie de la conservation qui est née suite à la prise de conscience de cette crise d'érosion, considère la caractérisation et la classification des différents taxons comme une priorité scientifique pour le maintien et l'évolution de la biodiversité.

Cette diversité végétale offre à nos sens un bouquet invisible et enivrant lorsque l'air s'emplit de l'arôme des fleurs sauvages. Ces plantes sont une source immense de molécules chimiques complexes exploitées par l'homme dans plusieurs industries telles que l'industrie cosmétique, l'industrie agro-alimentaire et l'industrie pharmaceutique (Guitton, 2010). La diversité de ces molécules naturelles qui ne sont pas essentielles à la viabilité des plantes reste un mystère pour les biologistes qui essayent de décrypter leur rôle dans la nature. De même, l'élucidation des voies de biosynthèse conduisant à des produits naturels originaux est un champ d'investigation inépuisable pour les scientifiques. Ces composés sont sources de plaisirs olfactifs et gustatifs car ils confèrent leurs arômes aux fruits et feuilles dont nous agrémentons nos repas. Toutefois, la production et l'accumulation de ce type de métabolites dit « secondaires », qui inhibent et / ou stimulent la germination et le développement d'autres plantes, se voit comme un mécanisme important dans les interactions entre les espèces. Ces plantes aromatiques très riches en principes actifs, peuvent jouer un rôle important dans les interactions plantes-plantes et constituer ainsi, une source primaire du potentiel allélopathique. Les *Rutaceae* font partie de cette végétation représentée en Algérie essentiellement par deux genres à savoir le genre *Citrus* et le genre *Ruta*. Ces derniers regroupent des espèces spontanées, présentes dans les régions tempérées et chaudes.

Les essences végétales sont élaborées par les plantes au sein des cellules sécrétrices. Ce sont des tissus spécialisés dans la synthèse de certaines substances : essences, tannins, résines, latex, etc. Leur élaboration est totalement tributaire des facteurs de l'environnement (Benabdelkader, 2012). Ces cellules qui sont situées dans les parenchymes des parties aériennes

des plantes font l'objet de la micropytodermie foliaire. Cette discipline qui a vu le jour depuis déjà 1889 par Vesque, porte un intérêt sans cesse pour la systématique.

Parmi les Rutaceae, le genre *Ruta* se prête *à priori* comme un modèle idéal pour comprendre l'intérêt des caractères morphologiques, écologiques, micropytodermiques et phytochimiques dans la systématique. De plus, l'étude des huiles essentielles se voit comme une entité importante pour décrypter la structuration et l'origine de la diversité de ces composés organiques volatiles, puisqu'ils ont fait depuis quelques années l'objet d'une prospection poussée de leur intérêt en chimiotaxonomie et en pharmacologie. Trois espèces du genre *Ruta* se trouvent dans le nord occidental d'Algérie en l'occurrence : *Ruta angustifolia* Pers. ; *Ruta chalepensis* L. et *Ruta montana* Clus (L.).

Les observations sur terrain du comportement de ces espèces potentiellement toxiques, qui croient séparément en développant chacune son propre écosystème, nous ont poussés à étudier et à appréhender leur comportement vis à vis de leur environnement. Dans ce travail de thèse, nous déterminons dans un premier volet l'autoécologie et l'habitat propre à chaque espèce, ainsi que les traits micromorphologiques inductibles devant les variations des conditions environnementales. Dans une autre partie, nous décrivons comment, où et par quelle voie ces espèces produisent-elles les essences volatiles. Nous définissons le chemotype spécifique du genre *Ruta* au sein des Rutaceae. De plus, nous évoquons l'intérêt des huiles essentielles dans les fondements de l'allélopathie afin de comprendre le rôle et l'importance des molécules chimiques dans les interactions plantes-plantes.

Ce manuscrit est soutenu par une revue bibliographique, traitant en générale l'habitat et l'écologie des espèces, la valeur des traits micropytodermiques et leur intérêt dans le domaine de la systématique ainsi que les caractéristiques chimiques et le rôle éco-physiologique des huiles essentielles dans les interactions allélopathiques. Cette synthèse bibliographique est complétée par la présentation de la famille des Rutaceae, les genres affiliés et leurs emplacements taxonomiques dans les différents systèmes de classification. Un deuxième volet du manuscrit s'intéresse aux méthodologies utilisées lors de la réalisation de la thèse. Cette partie est argumentée par les résultats obtenus, suivis d'une discussion qui donnera une signification scientifique à ce travail. Enfin, cette thèse est achevée par une conclusion où les réflexions et les perspectives de recherche apportent un certain nombre de suggestions à prendre en compte pour un éventuel suivi de ce travail entrepris.

# *Synthèse bibliographique*

---

*Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes,  
mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements ».*  
Charles Darwin, *L'Origine des espèces* (1859)

*Espèce, habitat et biodiversité*

---

*Partie 1- Chap. 1*

## 1. Introduction

La gestion de la biodiversité est actuellement une question préoccupante. Une grande variabilité au sein des facteurs environnementaux tels que : le climat, la géologie, ou la géographie expliquent en partie cette diversité. Cependant, la caractérisation, la classification et la conservation des différents taxons est une priorité scientifique pour son évolution.

A l'échelle planétaire, l'ensemble des activités humaines (changements d'occupation du sol, surexploitation des ressources, introduction d'espèces exotiques...) ont un impact négatif sur la biodiversité et sont en conséquence qualifiés d'actions anthropozoogènes. Néanmoins, ils n'ont conduit que rarement à des extinctions globales des espèces, la plupart du temps, ils induisent des extinctions locales ou des variations d'abondance (Hooper *et al.*, 2005). Le déclin ou la disparition d'une espèce peut perturber les réseaux d'interactions interspécifiques (Chapin *et al.*, 2000).

Selon Vitousek *et al.* (1997) la principale cause d'érosion de la biodiversité dont fait partie le très médiatique « changement climatique », correspond aux modifications des cycles biogéochimiques. Les facteurs écologiques sont très nombreux et chacun d'eux peut agir de différentes manières (Dajoz, 2006). Les caractéristiques des habitats propres aux différentes espèces végétales sont en outre le domaine d'étude pour comprendre la mise en place des espèces et leur répartition (Lavergne, 2003).

Cette notion d'habitat est devenue d'actualité dans la gestion des milieux naturels et donc forestiers depuis la mise en place de la directive « Habitat » (Rameau, 2001). Selon Chesson (2000) et Silvertown, (2004), il existe plusieurs modèles théoriques qui tentent d'expliquer comment des espèces peuvent se trouver au même endroit sans qu'une seule ne prenne le dessus. Parmi eux, la théorie basée sur la différenciation de niche est la plus utilisée depuis longtemps qui permet dans de nombreux cas de bien comprendre la coexistence des espèces et son maintien.

Cette différence entre espèces est apparût lorsque l'homme renonça au fixisme et à l'anthropocentrisme pour considérer l'évolution des espèces (Piroux, 2002). Tous les taxons ont le même ancêtre commun, des modifications se sont empilées depuis cet ancêtre produisant ainsi la diversité du vivant que nous observons aujourd'hui (Piroux, 2002).

Les différents traits des espèces influencent leurs interactions avec leur environnement et avec les autres espèces. Ces traits étant le produit de l'évolution, on s'attend alors à ce que les espèces proches phylogénétiquement partagent des similitudes ; un tel patron est appelé conservatisme de niche (Turcati, 2011). Selon Losos (2008) et Wiens *et al.* (2010), il correspond à la conservation de caractères écologiques au cours du temps et entre espèces proches.

Darwin a soulevé un paradoxe à propos de ces similitudes entre espèces proches (Cavender-Bares *et al.*, 2009). D'un côté, les espèces similaires d'un point de vue écologique, doivent avoir les mêmes exigences environnementales et donc occuper des habitats similaires. D'un autre côté, les similitudes écologiques entre espèces proches doivent conduire à une forte compétition et donc devrait sélectionner des traits divergents ; à terme, les espèces proches phylogénétiquement devraient être différentes écologiquement.

## 2. Notion d'habitat

Par habitat, on entend un ensemble indissociable comprenant :

- une faune avec des espèces ayant tout ou une partie de leurs diverses activités vitales sur l'espace considéré,
- une végétation (herbacée, arbustive et arborescente),
- un compartiment stationnel caractérisé par des conditions climatiques, un sol et un matériau parental avec certaines propriétés physico-chimiques.

La végétation, par son caractère intégrateur (des conditions de milieu et de fonctionnement des écosystèmes), est considérée comme le meilleur indicateur de tel ou tel habitat et doit permettre leur détermination. La notion d'habitat ainsi définie par Rameau (2001) correspond à la notion de "biotope", où l'outil fondamental pour la caractérisation des types d'habitats est la grille phytosociologique avec ses différents niveaux de classification (en particulier les alliances et les associations végétales).

## 3. Grille phytosociologique

Le concept phytosociologique a été formulé à Montpellier par Flahault (1897). Selon lui, « Une association est l'ensemble des espèces adaptées aux mêmes conditions physicochimiques et qui se font nécessairement cortège ».

Plus tard en 1910, Flahaut et Schröter écrivirent : « Une association végétale est une communauté végétale de composition floristique déterminée, présentant une physionomie uniforme, et croissant dans des conditions stationnelles uniformes ».

Braun-Blanquet (1915), donna la définition suivante : « Une association est un groupement végétal plus ou moins stable, en équilibre avec le milieu ambiant, caractérisée par une composition floristique déterminée, dans laquelle certains éléments exclusifs, ou à peu près, appelés espèces caractéristiques, indiquent par leur présence une écologie particulière et autonome ».

Partant de relevés exhaustifs des espèces présentes sur l'aire d'un relevé, la phytosociologie conduit à la définition de communautés végétales ou associations végétales caractérisées par l'ensemble de leurs espèces et plus particulièrement par des espèces exclusives ou électives (qui en constituent les espèces caractéristiques) (Rameau, 2001).

Les associations végétales sont classées dans un système emboîté, chaque unité des différents niveaux étant caractérisée par un ensemble d'espèces et étant dénommée par un binôme latin.

Les associations végétales représentent les unités fondamentales de la végétation ; outre leur cortège floristique, elles sont caractérisées par des données écologiques et dynamiques propres et par une certaine distribution géographique.

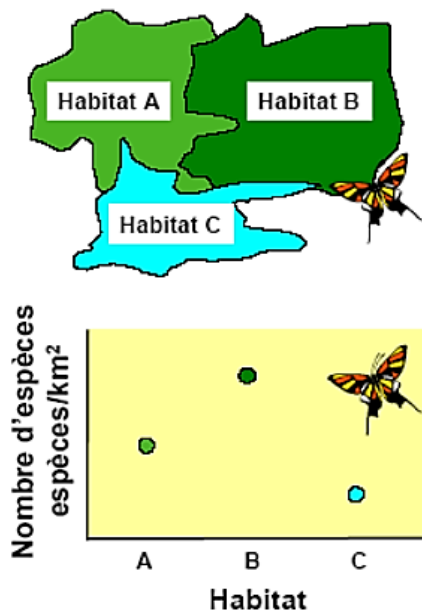
#### **4. Comment étudier la biodiversité ?**

Pour analyser et essayer de gérer cette situation, il faut mesurer, chiffrer et donc recueillir sur le terrain des données. Si nous sommes sur le point de conserver autant de biodiversité qu'il est possible avec des ressources limitées, nous devons savoir où se trouve la plus grande part de biodiversité et pour ça nous aurons besoin d'être capable de la mesurer (Williams et Humphries, 1994). Pour évaluer l'impact d'une pollution par exemple sur la faune et la flore d'une région, ou pour estimer quelles régions actuellement concentrent le plus de diversité, il faut des moyens de classer, de comparer ces données. Ce rôle est joué par des fonctions statistiques appelées "indices" dont les valeurs numériques sont appelées "mesures" (Pavoine, 2005).

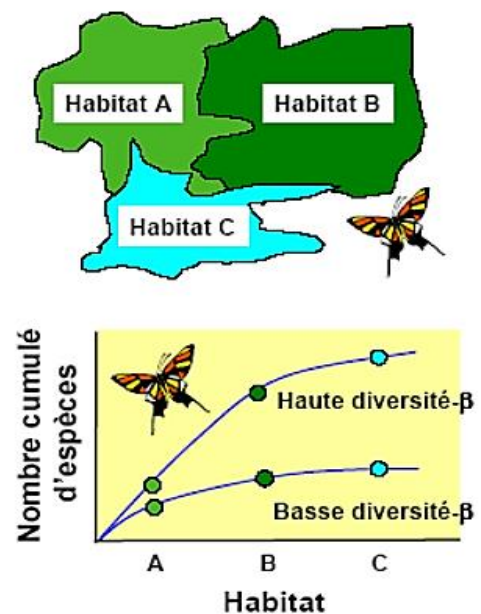
#### 4. 1. Niveaux de l'étude

La diversité est classiquement estimée à plusieurs niveaux emboîtés, nommés  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$ , par Whittaker (1960), qui a nommé la diversité  $\alpha$  locale qu'il mesurait avec l'indice alpha de Fisher et a utilisé les lettres suivantes selon ses besoins.

- La diversité  $\alpha$  est la diversité locale, mesurée à l'intérieur d'un système délimité (Figure 1). Plus précisément, il s'agit de la diversité dans un habitat uniforme de taille fixe (Marcon, 2010).
- La diversité  $\beta$  est selon Marcon (2010) le taux de remplacement des espèces le long d'un gradient (topo-graphique ou d'habitats par exemple) (Figure 2).
- Enfin, la diversité  $\gamma$  est similaire à la diversité  $\alpha$ , prise en compte sur l'ensemble du système étudié.



**Figure 01** : Diversité  $\alpha$ , évaluée par la richesse spécifique. L'habitat B possède la plus grande richesse.



**Figure 02** : Diversité  $\beta$ , évaluée par la richesse spécifique.

(Figures issues de Morin et Findlay, 2001 in Marcon, 2010).

## 4. 2. Décomposition de la diversité

La décomposabilité de la diversité est une propriété essentielle car elle permet les changements d'échelle.

D'après Marcon (2010), la distinction entre les diversités  $\alpha$  et  $\beta$  dépend de la finesse de la définition de l'habitat. La distinction de nombreux habitats diminue la diversité  $\alpha$  au profit de la diversité  $\beta$ . Il est donc important de définir une mesure qui ne dépende pas de ce découpage, donc une mesure additive décrivant la diversité totale, décomposable en la somme (ou le produit) convenablement pondérée de toutes les diversités  $\alpha$  des habitats (diversité intra) et de la diversité  $\beta$  inter-habitat.

Jurasinski *et al.* (2009) distinguent plusieurs types de mesures de diversité :

- La diversité d'inventaire (inventory diversity), qui traite des données récoltées sur une unité spatiale,
- La diversité de différenciation (differentiation diversity), qui mesure à quel point les unités spatiales sont différentes, ce qui correspond à la définition de la diversité  $\beta$ ,
- La diversité proportionnelle (proportional diversity), diversité qui se construit par différence ou rapport des diversités  $\gamma$  et  $\alpha$ .

## 4. 3. Les critères souhaitables d'une mesure de biodiversité

Une mesure de biodiversité, qu'elle intègre ou non les traits des espèces, doit respecter un certain nombre de critères, doit être répétable, largement acceptée et facilement compréhensible pour être exploitable scientifiquement (Balmford *et al.*, 2005). En d'autres termes, elle doit permettre de mesurer la biodiversité en différentes échelles spatio-temporelles.

A l'échelle des communautés, les trois principaux aspects pris en compte dans les mesures de biodiversité sont le nombre d'espèces, l'équitabilité entre espèces et les différences entre espèces (Purvis & Hector, 2000).

(1) Le nombre d'espèces ou richesse spécifique est la mesure de biodiversité la plus utilisée (Purvis & Hector, 2000 ; Devictor *et al.*, 2010). Ceci est sans doute dû au fait que la diversité des espèces est la facette la plus visible de la biodiversité (Purvis & Hector, 2000) mais doit aussi être en lien avec la disponibilité en données : de nombreuses données

naturalistes consistent en des listes d'espèces associées à un lieu donné (Buckland *et al.*, 2005 ; Muratet *et al.*, 2009). De façon générale, la richesse spécifique diminue avec la latitude et l'altitude. Elle est généralement plus faible sur les îles, où elle décroît avec la distance au continent, source de migrations (Marcon, 2010).

(2) L'équitabilité entre espèces tient compte des différences d'abondance entre espèces et est atteinte quand toutes les espèces ont la même abondance. Mesurer l'équitabilité permet de faire la distinction entre des communautés dominées par quelques espèces qui représenteraient la majorité des individus, et des communautés au sein desquelles les différentes espèces auraient des abondances similaires (Turcati, 2011).

Mesurer la biodiversité via la richesse spécifique, l'équitabilité entre espèces ou une combinaison des deux ne tient pas compte des différences entre espèces et de ce fait implique une hypothèse très forte, qui n'est pas nécessairement formulée : celle d'équivalence entre espèces. En effet si l'identité de l'espèce n'est pas prise en compte, perdre ou gagner une espèce revient à perdre ou gagner n'importe quelle autre espèce (Turcati, 2011).

(3) selon le même auteur, tenir compte des différences entre espèces permet de s'affranchir de l'hypothèse d'équivalence entre espèces. Pour ce faire deux solutions sont classiquement adoptées : on utilise soit une valeur moyenne des caractéristiques des espèces présentes dans la communauté, soit un indice qui tient compte des différences deux à deux entre espèces de la communauté.

## 5. L'homogénéisation biotique

L'homogénéisation biotique est définie comme l'ensemble des processus par lesquels la similarité entre communautés augmente (McKinney & Lockwood, 1999 ; Olden *et al.*, 2004). Ce processus d'homogénéisation s'est limité pendant de longues années à l'homogénéisation taxonomique des communautés, décrite comme une conséquence de l'invasion d'espèces récemment naturalisées. Selon Clavel *et al.* (2010), la mesure de l'homogénéisation taxonomique mène à des confusions d'interprétations : cette homogénéisation est-elle due au gain ou à la perte des mêmes espèces, ou encore à une conjonction des deux phénomènes ? Ainsi, dans certains groupes taxonomiques, le concept d'espèce n'a quasi plus de pertinence. De ce fait, ce processus peut recouvrir d'autres niveaux d'intégration d'homogénéisation génétique ou fonctionnelle (Olden *et al.*, 2004), selon qu'elle se traduit respectivement par

une augmentation de la similarité du pool génétique, ou du rôle fonctionnel des espèces entre communautés (Olden & Rooney, 2006).

## 6. Mesurer l'homogénéisation fonctionnelle

Selon Clavel (2010), la mesure de l'homogénéisation biotique fonctionnelle consiste à calculer la redistribution d'un ou de plusieurs traits fonctionnels sans considérer l'identité taxonomique des espèces. Elle considère les communautés dans leur aspect fonctionnel, en n'hésitant pas à faire abstraction de l'identité des espèces, et est d'ailleurs fréquemment soulignée, comme une condition essentielle à la compréhension de certaines lois régissant les communautés (McGill *et al.*, 2006). C'est par ce moyen d'après Abadie (2008) que l'on peut avoir accès aux mécanismes écologiques qui expliquent la distribution spatiale, la composition des communautés et la susceptibilité de ces dernières à réagir face à des changements de l'environnement.

### 6.1. Notion de spécialisation des espèces

Cette notion renvoie à l'un des plus vieux concepts en écologie à savoir celui de « niche écologique ». Ce concept a été développé initialement pour comprendre la coexistence des espèces dans un milieu (Hutchinson, 1957). La niche écologique d'une espèce reflète l'ensemble des interactions de cette espèce avec son environnement (Hutchinson, 1959) : elle est constituée par l'ensemble des conditions environnementales (biotiques comme abiotiques) permettant le maintien de populations viables d'une espèce donnée. La largeur de niche d'une espèce correspond à une mesure de son degré de spécialisation ; les espèces étant d'autant plus spécialistes que leur niche est étroite.

La spécialisation est un des mécanismes mis en jeu pour aboutir à une différenciation de niche. Les espèces qui n'ont pas un fort potentiel compétitif se sont adaptées à des milieux particuliers qui leur servent de refuges face aux compétitrices (Bonesi & Mac Donald, 2004). Selon Prinzing *et al.* (2001) la spécialisation est considérée comme une des mesures de la niche écologique qui est le résultat de l'héritage génétique et de l'adaptation à l'habitat. Les spécialistes, selon l'habitat auquel elles se sont adaptées, ont probablement en commun des caractères ou traits liés aux conditions extrêmes du milieu dans lequel elles vivent. Ces caractères peuvent être hérités, c'est-à-dire qu'ils ont été transmis et qu'ils sont partagés par des espèces proches phylogénétiquement (Boulangeat, 2012). Il en est de même pour les

généralistes. Il peut donc y avoir un conservatisme de niche (transmission du caractère), qui reflète une contrainte historique et de faibles opportunités de diversification des ancêtres.

## 6. 2. Quantification de la spécialisation des espèces

La quantification du degré de spécialisation des espèces s'est souvent faite suivant une dichotomie, les espèces étant considérées comme spécialistes ou généralistes. En théorie, le degré de spécialisation d'une espèce devrait être mesuré en prenant en compte toutes les dimensions de sa niche écologique (Julliard *et al.* 2006). En pratique, ceci est extrêmement complexe. Des distinctions entre espèces généralistes et espèces spécialistes ont été proposées sur la base de dires d'experts ; chez les plantes (Cohen *et al.* 2004) et les oiseaux (Gregory *et al.* 2005). En conséquence, plusieurs mesures de la spécialisation ont été proposées dans la littérature, la plupart basées sur le concept Grinnellien de la niche. Certaines d'entre-elles s'appuient sur des variables environnementales (Dolédec *et al.* 2000 ; Entling *et al.* 2007) et ou sur les classes d'habitats occupées par les espèces (Levins 1968 ; Colwell & Futuyma 1971 ; Hurlbert 1978 ; Feinsinger *et al.* 1981 ; Julliard *et al.* 2006). D'autres approches se basent sur la coexistence d'espèce (Fridley *et al.* 2007) ou directement sur les traits des espèces (Violle & Jiang, 2009).

### a) Méthodes basées sur l'habitat

Cette approche prend en compte les différents types d'habitats dans lesquels se trouve une espèce donnée. Selon Abadie (2008), elle ne postule que l'habitat d'une espèce intègre nombre de facteurs biotiques et abiotiques, reflétant la niche de l'espèce. Ainsi, en regardant le nombre d'habitats dans lesquels une espèce est présente, il devient possible d'estimer son degré de spécialisation. On peut en effet s'attendre à ce qu'une espèce présente dans de nombreux habitats ait des exigences assez souples pour de nombreux paramètres du milieu (luminosité, hygrométrie, interactions biotiques), par rapport à une espèce présente dans un seul habitat. Un certain nombre d'auteurs ont donc quantifié la spécialisation des espèces via le nombre d'occurrences d'une espèce dans un habitat donné. C'est ainsi que Rooney *et al.* (2004) ont développé un indice de largeur d'habitat (« habitat breath index ») pour étudier l'homogénéisation fonctionnelle des communautés de plantes.

**b) Méthodes basées sur la co-occurrence entre espèces**

Pour contourner ce problème, Fridley *et al.* (2007) qui travaillent sur les espèces ligneuses forestières, ont mis au point une méthode alternative pour calculer un indice de spécialisation des espèces à partir de relevés floristiques, sans avoir à lier un relevé à un habitat. Cette méthode est basée sur la co-occurrence entre espèces ; elle postule qu'une espèce généraliste, qui vit dans plusieurs habitats, côtoie plus d'espèces qu'une espèce spécialiste limitée à un seul habitat. La méthode de Fridley va chercher à quantifier le turnover d'espèces entre les relevés où se trouve une espèce donnée, afin de mesurer le nombre d'espèces qu'elle côtoie, et lui attribuer ainsi un indice de spécialisation (Abadie, 2008).

L'écologie et la macromorphologie des plantes ne suffisent pas pour donner des conclusions taxonomiques précieuses. Il est donc nécessaire de travailler en plus des caractères anatomiques, moléculaires et biochimiques des plantes, sur les micro-caractères des organes végétaux (feuilles, tige, fleur) afin d'avancer la diagnose. Zamfirach *et al.* (2009), notent que la combinaison des caractéristiques anatomiques et micro-morphologiques de la feuille peut aider à identifier les espèces. De nombreux genres voire des familles entières ont déjà fait l'objet de recherches épidermiques, permettant ainsi d'entrevoir la possibilité de se servir de l'épiderme au point de vue taxonomique.

*Intérêt taxonomique de la microphytodermie*

---

*Partie 1 - Chap. 99*

## 1. Introduction

Depuis plusieurs années, de multiples travaux ont été réalisés sur la microphytodermie foliaire chez différentes familles d'Angiospermes. Ils sont fondés à la fois sur des données morphologiques, topologiques (stomates adultes, trichomes, glandes, cellules épidermiques) inspirées des publications de Vesque (1889) et sur des données ontogéniques tirées des travaux de Florin (1933) et surtout de Pant (1965).

L'intérêt des caractères épidermiques foliaires a été relancé par les deux études récapitulatives de Stace (1965) et de Sinclair et Sharma (1971). L'utilisation des caractères épidermiques dans la classification semble être rapidement croissante, car non seulement les caractères épidermiques corrélerent avec les grands traits morphologiques dans la plupart des cas, mais ils sont souvent connus avoir une très grande valeur à des niveaux où les méthodes classiques de cytologie et génétique ne peuvent être appliquées. Ces caractères épidermiques devront être largement étudiée pour 03 grandes perspectives : ontogénétique, phylogénétique et taxonomique (Mbagwu *et al.*, 2007).

Cutter (1978) a mis au point la méthode la plus récente de l'étude des surfaces foliaires, celle du microscope électronique. Cette technique est particulièrement utile dans la structure topologique des couches externes et internes de la feuille.

La plupart des objections concernant la valeur des observations épidermiques proviennent des phénomènes de croissance foliaire. Par exemple, les différentes parties d'un rameau ou d'une feuille ne se développent pas de la même façon à cause du déplacement des zones d'activité méristématique. Ainsi, l'ondulation des parois des cellules épidermiques est un caractère de jeunesse qui disparaît ou se maintient en stade adulte. Les stomates apparaissent jusqu'à un stade avancé et entraînent toute une série de types stomatiques en proportions variables. Pour les glandes et les poils, leur apparition est limitée dans le temps (Mouton, 1971).

Nombre d'auteurs se sont déjà penchés sur les stomates et les trichomes. Sans prétendre à l'exhaustivité, on cite ceux de Napp-Zinn & Eble (1978), Nautiyal & Purohlt. (1980), Ascensao *et al.* (1987), Valles Xirau (1987).

Des représentants de nombreuses familles ont été étudiés sur ce plan et les types stomatiques sont désormais pris en compte, non seulement dans des ouvrages d'anatomie

végétale (Metcalf & Chalk, 1979), mais aussi dans ceux de systématique (Cronquist, 1981). Depuis le début de l'utilisation des types stomatiques, différents auteurs ont apporté de nombreuses contributions précisant soit la reconnaissance de types nouveaux, soit l'établissement de relations particulières entre les types déjà reconnus. Il en résulte aujourd'hui une nomenclature complexe dans laquelle il paraît nécessaire d'apporter une clarification.

## 2. Structure de la feuille

Les feuilles sont des organes végétatifs, généralement aplatis portées par les tiges ou rameaux au niveau d'un nœud (Camefort, 1996 ; Botin, 2012). Leur forme et leur structure interne sont très diverses (Raven *et al.*, 2007). La feuille des dicotylédones possède généralement un limbe et un pétiole bien développés, alors que la base foliaire peut être parfois très réduite (Camefort, 1977).

La structure des feuilles d'Angiospermes diffère beaucoup en fonction de l'habitat. La quantité d'eau disponible est un facteur particulièrement important dans la détermination de leur forme et de leur structure. En fonction de leurs besoins et de leurs adaptations à l'égard de l'eau, on distingue les mésophytes, les hydrophytes et les xérophytes. Ces distinctions ne sont cependant pas rigoureuses, et les feuilles montrent souvent une combinaison de caractères correspondant à des types écologiques différents (Raven *et al.*, 2007).

Quelle que soit leurs formes, les feuilles adultes des Angiospermes sont des organes spécialisés en vue de la photosynthèse, et comme les racines et les tiges elles comportent des méristèmes formant 03 types de tissus : les tissus de revêtement situés en surface des organes, les tissus conducteurs de sève en position plus ou moins centrale, et les tissus dits fondamentaux occupant le reste de l'organe. Ces tissus sont primaires ou secondaire selon leur origine méristématique (Meyer *et al.*, 2008)

Les feuilles présentent une structure stratifiée (Figure 3 et 4). Les deux épidermes inférieur et supérieur enserrent les tissus internes (parenchymes et tissus vasculaires). On distingue sur la face supérieure de la feuille le parenchyme palissadique qui est le principal site de la photosynthèse, et la surface inférieure le parenchyme lacuneux dont les espaces intercellulaires forment des cavités qui communiquent avec l'extérieur par les stomates et assurent une importante surface d'échange (Corson, 2008).

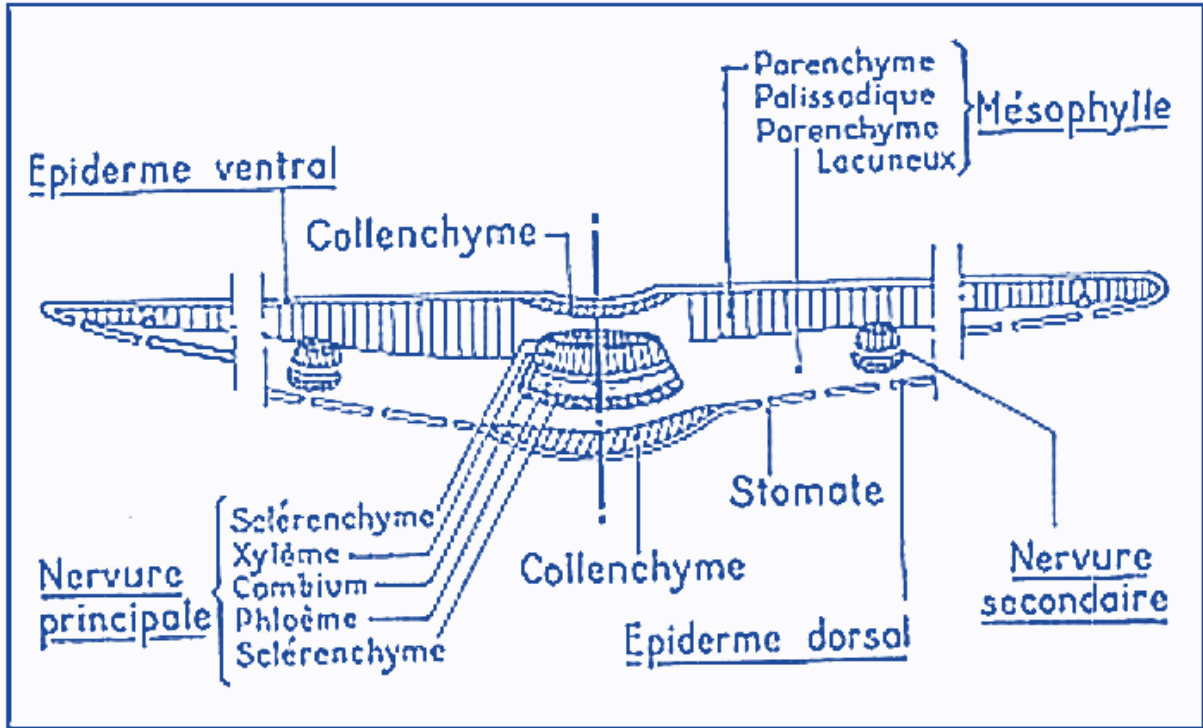


Figure 03 : Coupe transversale dans le limbe d'une feuille d'*Ilex aquifolium* (Camefort, 1977).

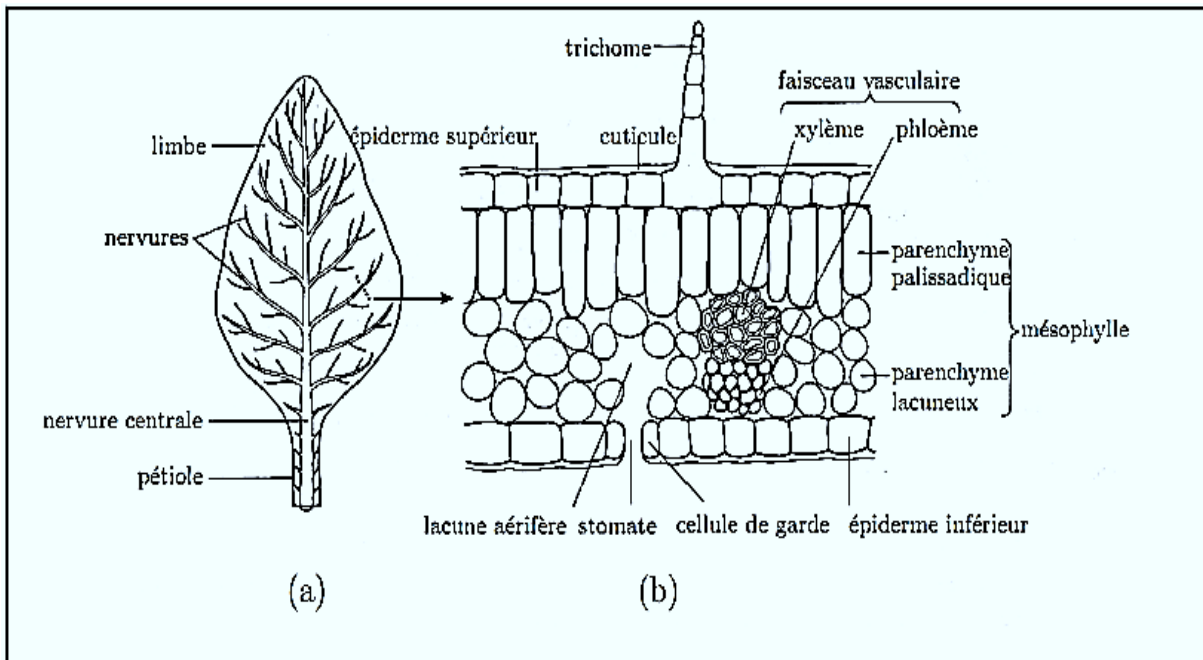


Figure 04 : Structure de la feuille (Corson, 2008).

(a) : Feuille mature, (b) : Vue en coupe du limbe.

L'épiderme est une assise externe de la feuille qui varie selon le nombre d'assises cellulaires, la taille et la forme des cellules individuelles, l'épaisseur des parois cellulaires, la présence des papilles ou de divers types de poils ou trichomes (Judd *et al.*, 2002). Le nombre, la forme et la disposition relative de ces éléments sont variables avec les conditions de l'environnement et présentent un caractère spécifique (Roland *et al.* , 2008).

Ce tissu provient d'une assise de cellule méristématique ; le protoderme qui recouvre les organes en formation et dans lequel les mitoses se font perpendiculairement à la surface (mitoses anticlinales). Au cours de ce stade primordial, les mitoses sont banales et augmentent le nombre de cellules constitutives et la surface de l'assise. Ensuite, pendant un temps transitoire, des divisions inégales apparaissent produisant chacune une dérivée de grande taille, très vacuolisé, c'est la future cellule épidermique ; et un dérivé aux caractères méristématiques très marqué qui est à l'origine des cellules stomatiques (Roland *et al.* , 2008). Il est constitué aussi de cellules dites banales et des cellules spécialisées (stomates, trichomes, cellules sécrétrices...). Les cellules épidermiques banales ne sont pas toujours chlorophylliennes, elles sont souvent agencées comme les pièces d'un puzzle, rendant la surface de l'organe très résistante aux déformations (Meyer *et al.* , 2008).

Afin de limiter les pertes d'eau, l'épiderme produit une cuticule externe, faite de cire et de cutine, des substances lipidiques imperméables. Certaines plantes produisent une couche de cire supplémentaire contre les risques de dessiccation. La surface lisse produite par la cuticule et la couche de cire empêche l'adhésion et la germination des spores fongiques, et crée une zone peu praticable pour les insectes. Ils assurent également la régulation des échanges gazeux comme le CO<sub>2</sub>, l'O<sub>2</sub> et la vapeur d'eau. L'épiderme de la feuille composée d'une seule assise cellulaire dérivant du protoderme, protège la feuille contre la déperdition en eau, mais aussi contre les abrasions et l'entrée de champignons et bactéries pathogènes (Nabors, 2008). L'importance de la cuticule sur les deux faces foliaires varie suivant les espèces. Chez celles qui sont adaptées aux milieux secs, une transpiration excessive est empêchée par une cuticule très épaisse qui peut même être doublée extérieurement par un revêtement cireux. Par contre les végétaux aquatiques et vivant dans les milieux humides ont des feuilles à cuticule réduite voir absente (Camefert, 1996).

Gorenflot (1971), réfère 02 types d'épidermes qui se manifestent chez les *Saxifragaceae*, en premier, le type "régulier" : les stomates sont normalement arrangés et

apparaissent être développés synchroniquement ; le second type " varié " : de nouveaux stomates sont formés entre les stomates adultes.

Le mésophylle est un tissu médian situé entre les épidermes supérieur et inférieur, formé de cellules chlorophylliennes qui sont le siège de la photosynthèse. Le mésophylle est ordinairement différencié en deux couches : la partie supérieure est constituée d'une ou plusieurs assises de cellules allongées dans le sens vertical formant le parenchyme palissadique riche en chloroplastes. La partie inférieure est toute différente, ses cellules rondes laissant de grands espaces intercellulaires confèrent au tissu une structure lacuneuse, c'est le tissu lacuneux ou parenchyme spongieux, il est plus pauvre en chlorophylle (Ozenda, 2006).

La répartition et la forme des cellules du mésophylle et la présence ou l'absence de lacunes peuvent aussi intervenir dans la diagnose (Judd *et al.*, 2002). Altaf *et al.* (2003), notent que les variations dans l'épiderme, la forme et la taille des cellules épidermiques, les types des trichomes et des stomates ont été attribués à une multiplicité fonctionnelle de tissu dermique.

La physiologie végétale nous apprendra que dans le corps de la plante circulent des appelés sèves. Cette circulation se fait dans des tissus spéciaux ; les tissus conducteurs qui sont de deux sortes :

Le xylème est le principal tissu conducteur de l'eau chez les plantes vasculaires. Il contribue aussi au transport des sels minéraux au soutien et au stockage des matières de réserves. Les principales cellules conductrices du xylème sont appelées éléments xylémiens. Ce sont des éléments allongés possédant une paroi secondaire et dépourvue de protoplastes à maturité ; leur paroi peut comporter des ponctuations (Raven *et al.*, 2007).

Le phloème est le principale tissu conducteur de la sève organique des plantes vasculaires (Raven *et al.*, 2007). Il est composé de cellules appelées éléments criblés, à cause de leurs parois transversales percées de pores. Les éléments criblés sont des cellules vivantes anucléées empilées les unes au-dessus des autres pour former des tubes criblés, ils assurent la conduction de la sève élaborée provenant des feuilles vers le reste de la plante.

### 3. Les stomates

#### 3. 1. Définition d'un stomate

Les stomates sont des pores situés sur l'épiderme des parties aériennes des plantes (Figure 5). Metcalfe & Chalk (1950), définit le stomate comme étant un pore cuticulaire sur l'épiderme des feuilles des plantes et parties floraux, entouré par deux cellules épidermiques spéciales : les cellules de garde entourant un orifice appelé ostiole qui fait communiquer l'extérieur avec une lacune sous-jacente appelée chambre sous-stomatique. La paroi des cellules stomatiques est dissymétrique et plus épaisse du côté interne. En prenant les Dicotylédones en entier, chez quelques espèces, les cellules de garde sont directement entourées par des cellules épidermiques qui sont indiscernables des autres voisines. Chez d'autres espèces, les cellules proches des cellules de garde sont morphologiquement distinctes à cause de leur forme, taille et orientation en relation avec les cellules de garde. Une fois cette distinction existe, les cellules environnantes de la cellule de garde sont appelées cellule subsidiaires (Metcalfe & Chalk, 1950).

Les stomates contrôlent deux des plus importants processus des plantes, la photosynthèse et la transpiration. Plus de 95% du dioxyde de carbone (entrant pour la photosynthèse) et de la vapeur d'eau (sortante pour la transpiration et le refroidissement de la surface foliaire) échangés entre la feuille et l'atmosphère passent par les stomates (Dumont, 2013). De par ces fonctions, ils sont essentiels pour la croissance des plantes et sont de première importance dans toutes les considérations de rendements des cultures.

La répartition des stomates sur les deux faces du limbe est généralement inégale ; la densité en stomate de l'épiderme dorsal étant généralement bien plus grande que celle de l'épiderme ventral. Cette densité peut être importante sur les deux faces foliaires ; la feuille est dite amphistomatique, ou sur un seul épiderme, soit la face adaxiale (épistomatique) ou encore face abaxiale (hypostomatique).

Chez les végétaux des milieux secs, la transpiration stomatique est souvent ralentie par la localisation des stomates dans des cryptes stomatiques, invaginations de l'épiderme inférieur dans le mésophylle (Camefort, 1996). Comme chez de nombreuses xérophytes, les stomates sont enfoncés dans des dépressions de la face inférieure des feuilles. Les dépressions peuvent également renfermer de nombreux poils épidermiques (Raven *et al.*, 2007).

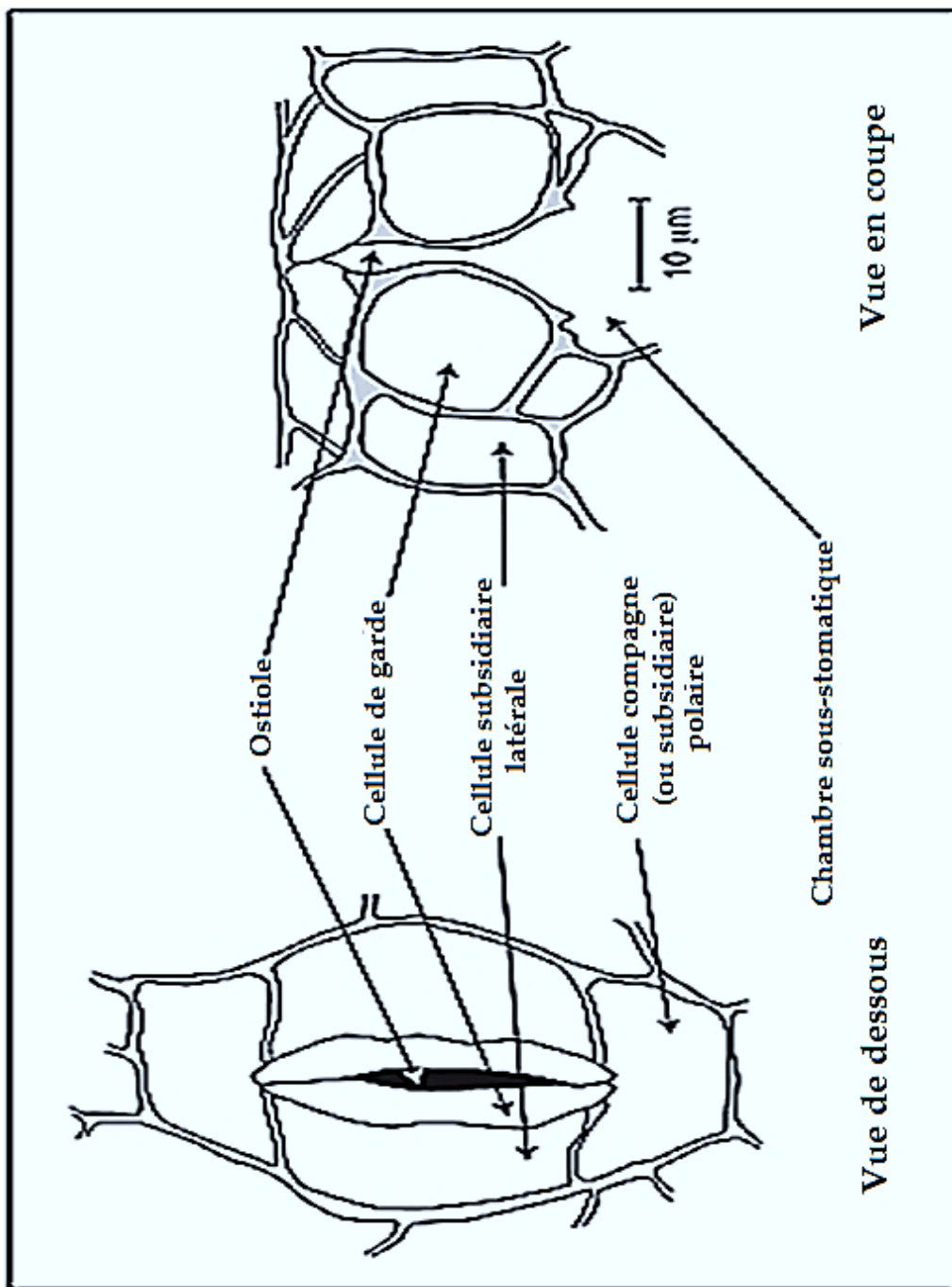


Figure 05 : Schéma d'un stomate d'après Aubert (1968).

Il faut cependant remarquer avec Schoch (1972) que, «la notion de la densité stomatique a une signification physiologique dans l'étude des transferts entre la feuille et l'air, elle ne peut pas servir à caractériser une plante, car elle est non seulement variable avec la croissance de la feuille, mais encore avec les conditions climatiques. Le pourcentage de stomates par rapport aux cellules épidermiques, reste constant dès la fin des divisions cellulaires, mais varie beaucoup avec les conditions climatiques. La formation des stomates n'est donc pas uniquement fonction du patrimoine génétique».

### 3. 2. Cellule de gardes et cellules subsidiaires

Metcalfé et Chalk (1950), notent que le contour des cellules de garde varie légèrement chez les différentes espèces, souvent de l'arrondi avec des parois minces, à triangulaire avec des parois spécialement épaisses. La rangée des variations possibles est limitée. La forme peut être seulement : plus large que longue, ronde, largement elliptique, légèrement elliptique ou angulaire.

Selon Bongers, Jansen et Van Straverne (1973), il y a peu d'évidence qui suggère que la forme stomatique peut être associée avec l'habitat de la plante. Ces auteurs trouvent que les plantes d'une végétation ouverte ont normalement des cellules de garde presque circulaires, alors celle des plantes forestières ont une forme allongée.

Les cellules de garde des stomates se distinguent par l'absence des substances ergastiques (composés nutritifs stockés par les cellules végétales) caractéristiques des autres cellules épidermiques. Telles cellules sont référées comme "idioblastes négatives", c'est le cas de *Scutellaria altissima* L. (Famille des Lamiaceae) (Weber, 1955). En revanche, quand le processus s'inverse, autrement dit, les cellules de garde contiennent les matériaux de sécrétion et les cellules environnantes y sont dépourvues, celles-ci sont appelées "idioblastes positives" (Metcalfé & Chalk, 1950).

Selon la définition donnée par Metcalfé et Chalk (1950), les cellules subsidiaires sont des cellules épidermiques proches des cellules de garde mais afin d'être désignées comme cellules subsidiaires, elles doivent différer structurellement des autres cellules épidermiques par exemple, en taille, forme, en contenu et possession des papilles. Parfois, les cellules subsidiaires sont visibles parce qu'elles ont une cuticule plus épaisse que les cellules environnantes (par exemple, chez *Liyhraream olleoides* Engl. et *Loxostyis alta* Spreng. Famille des Anacardiaceae)

Toutefois, les cellules subsidiaires ont peu d'importance qu'ils sont dérivées ontogénétiquement de même ou de différentes cellules mères comme les cellules de garde.

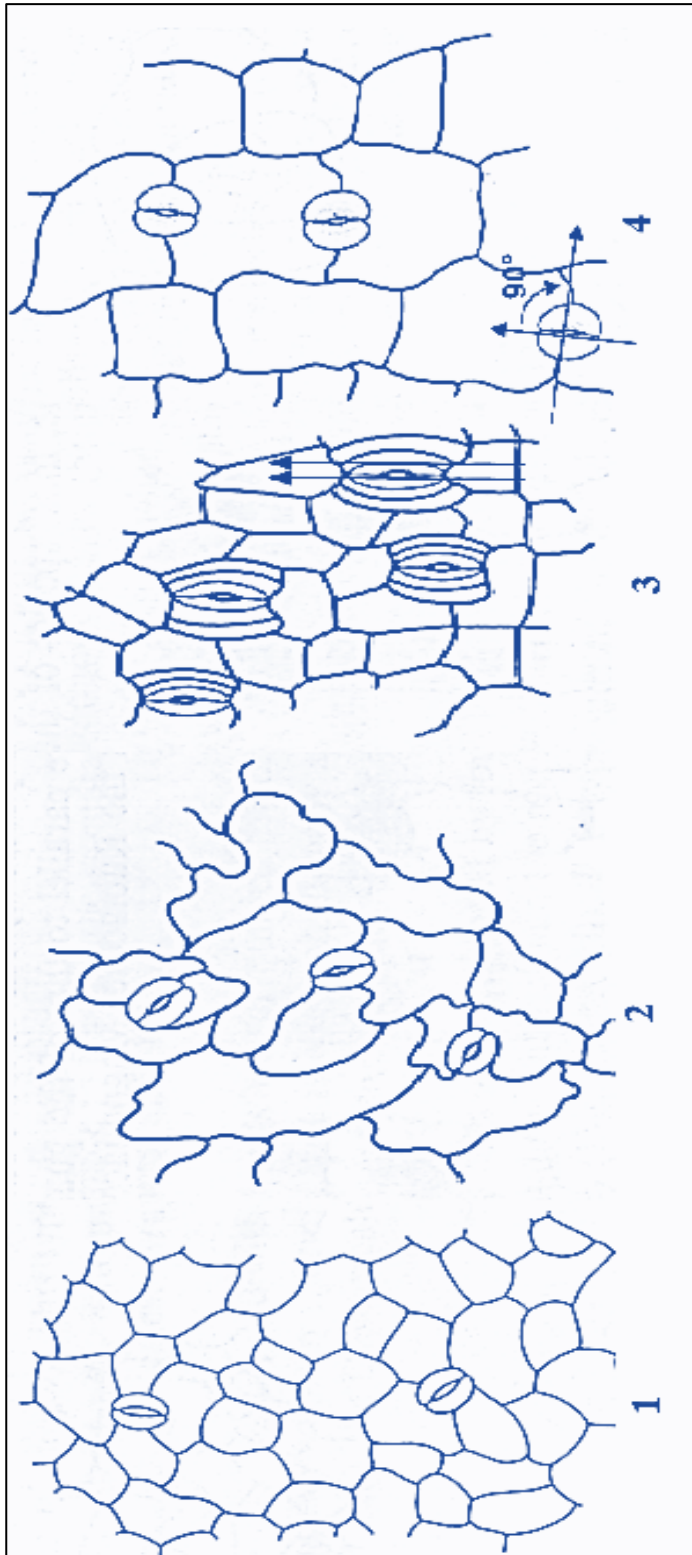
### **3. 3. Les divers systèmes de classification des stomates**

#### **3. 3. 1. Les classifications morphologiques**

Le premier système de Vesque (1889) définissant différents types de stomates par les familles dans lesquelles on les rencontre, faisait appel à des considérations de caractères ontogéniques qui restent visibles dans les stomates adultes et c'est pourquoi les types ainsi définis ont pu être transcrits en termes purement descriptifs par Metcalfe et Chalk (1950).

La classification familière la plus récente de la morphologie des types stomatiques est celle de Fryns-Claessens et Van Cotthem (1973), où ils ont reconnu 15 types de stomates. Les quatre types fondamentaux anomocytique, anisocytique, paracytique, diacytique (Figure 6), sous les termes : *Ranunculaceae*, *Crucifère*, *Rubiaceae* et *Caryophyllaceae* respectivement, correspondent à des définitions largement utilisées par les différents auteurs, même si elles ont été précisées ultérieurement (Wilkinson, 1979).

Différents auteurs ont participé ainsi à définir les 11 types stomatiques restants à savoir le type cyclocytique dans lequel le stomate est entouré d'une couronne de cellules distinctes des autres cellules épidermiques, et celui de péricytique dans lequel le stomate est entouré complètement d'une seule cellule épidermique, ce qui explique qu'on l'ait aussi appelé stomate flottant ou adétostome (Guyot, 1985). Il convient ainsi d'ajouter le terme actinocytique proposé par Metcalfe et Chalk (1950), le type encyclocytique établi par Shtromberg en 1956, ainsi reconnu comme cyclocytique par Stace (1965), le type tétracytique est proposé par Metcalfe (1961), ainsi que d'autres 7 types : hypocytique, desnocytique, polocytique, staurocytique, hexacytique, epicytique et hemiparacytique.



**Figure 06** : Les quatre types fondamentaux de stomates chez les dicotylédones.

- 1/Type anomocytique** : cellules de garde entourées par des cellules qui ne diffèrent pas en taille ni en forme des cellules épidermiques (Renonculacées, Géraniacées, Cucurbitacées, Malvacées, Papavéracées, Scrophulariacées, Capparidacées, Tamaricacées)
- 2/ Type anisocytique** : cellules de garde entourées par trois cellules de taille différente (Brassicacées, *Nicotiana*, *Solanum*)
- 3/ Type paracytique** : cellules de garde entourées par une ou plusieurs cellules compagnes dont l'axe longitudinal est parallèle à celui des cellules stomatiques (Rubiacées, Magnoliacées, Convolvulacées, certaines Papilionacées)
- 4/ Type diacytique** : cellules de garde entourées par deux cellules compagnes dont la paroi commune fait un angle de 90° avec l'axe du stomate (Caryophyllacées).

### 3. 3. 2. Les classifications ontogéniques

L'ontogénèse étudie l'influence de la taille, la forme et l'arrangement des cellules épidermiques sur la configuration finale des stomates.

Fondée sur la distinction établie par Florin (1933), chez les gymnospermes entre les stomates haplochéiles chez lesquels une cellule méristémoïde donne directement un stomate entouré de cellules épidermiques banales et les stomates syndélochéiles chez lesquels une cellule méristémoïde donne des cellules compagnes entourant le stomate. En effet, la classification des stomates a été abordée par plusieurs auteurs et pour de différents systèmes proposés, celle de Pant (1965), est la plus compréhensive, où a reconnu :

- Des stomates périgènes dans lesquels le développement direct d'une cellule protodermique en stomate aboutit à un stomate entouré de cellules épidermiques banales ;
- Des stomates mésogènes dans lesquels les cellules compagnes et les cellules de garde sont issues de la même cellule mère ;
- Des stomates mésopérigènes dans lesquels les cellules compagnes ont une origine double : issues de la même cellule que les cellules de garde et issues de cellules protodermiques banales.

La distinction des cellules compagnes, ou auxiliaires, des autres cellules voisines du stomate est une question délicate qui repose sur le comportement physiologique de ces cellules. Dans des études anatomiques, il n'est pas possible de l'établir et le terme de cellules voisines du stomate, qui ne préjuge pas de leur fonction, paraît préférable même lorsque certaines d'entre elles possèdent une morphologie particulière (Guyot, 1985).

### 3. 4. La conductance et la régulation des mouvements stomatiques

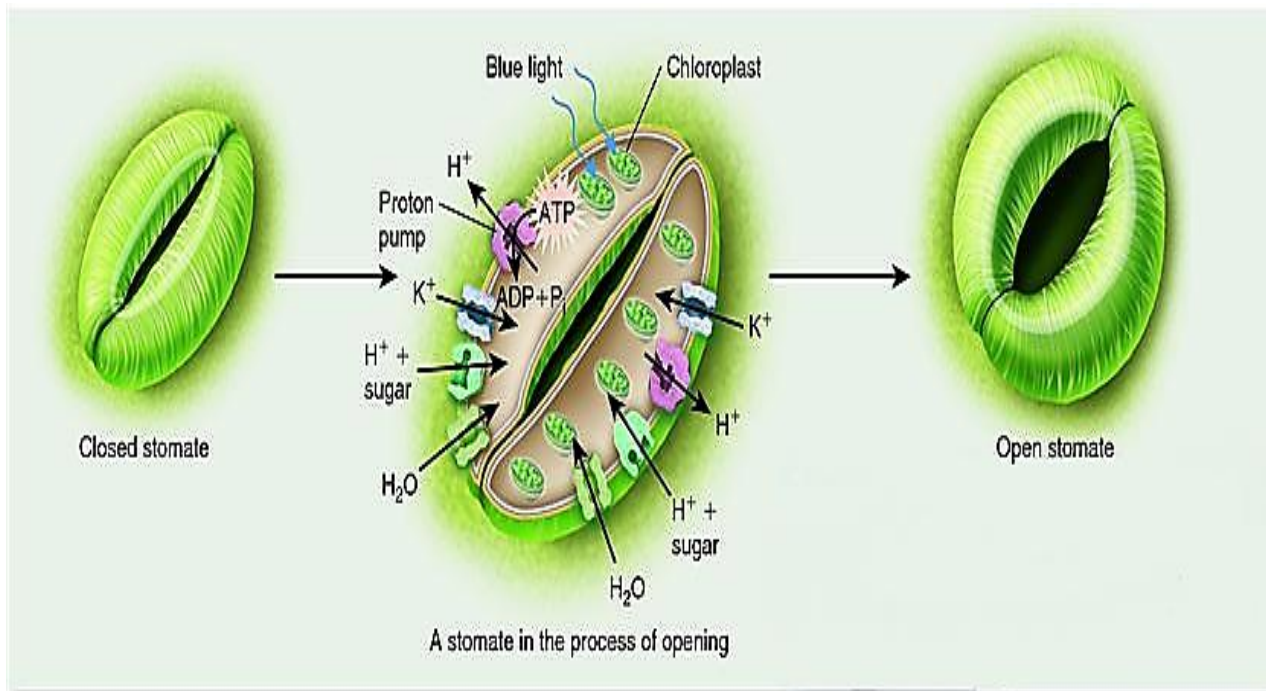
Plusieurs facteurs abiotiques et biotiques contrôlent l'ouverture et la fermeture stomatique, comme le déficit de pression de vapeur d'eau entre la feuille et l'air, le potentiel hydrique, la température de la feuille, la concentration externe de CO<sub>2</sub>, la lumière, la résistance minimale, la résistance maximale et le déficit en eau du sol (Denden & Lemeur, 2000).

Comme il existe une relation étroite entre le flux de CO<sub>2</sub> et le taux auquel il est fixé sous forme de carbohydrates (Mc Murtrie, 1993), les facteurs contrôlant la conductance stomatique contrôlent aussi la photosynthèse et la production primaire nette. De même, comme il existe

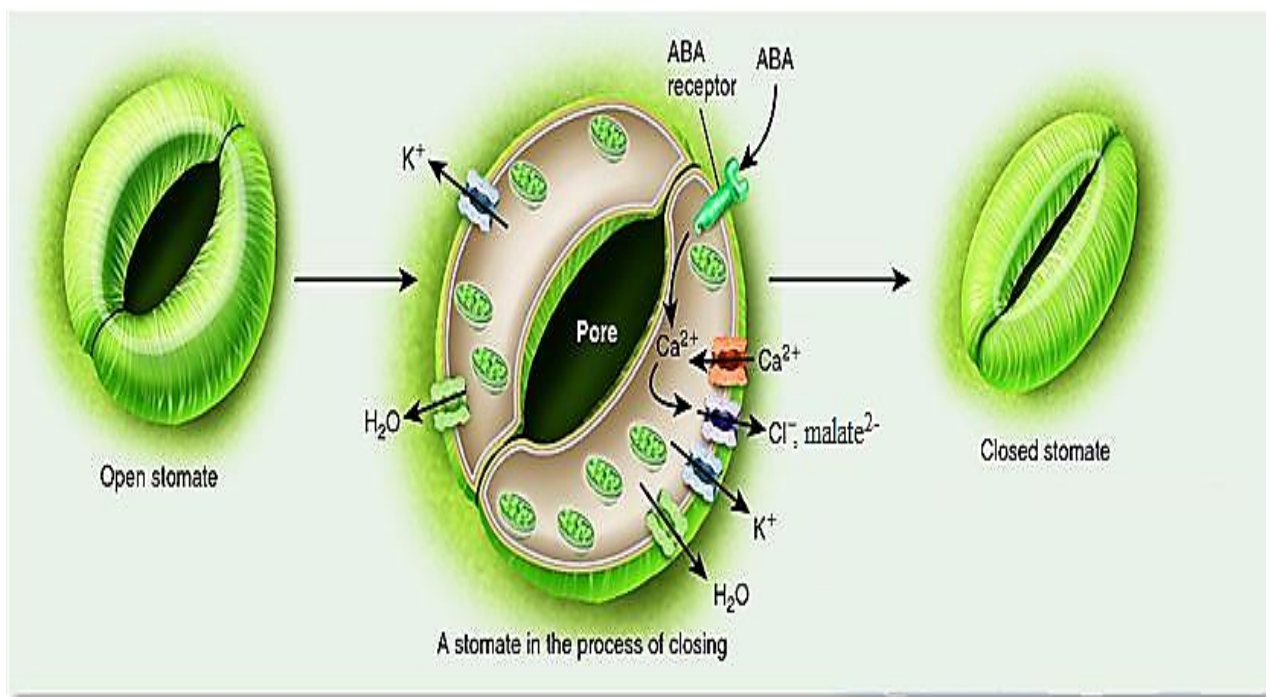
une relation étroite entre le flux de H<sub>2</sub>O et la transpiration, les facteurs de contrôle interviendront également dans le bilan d'énergie.

En zones aride et semi-aride, on peut s'attendre à ce que la conductance stomatique, et donc la production végétale, soient étroitement dépendante des conditions environnementales affectant le rapport entre l'apport et la perte d'eau des plantes (état hydrique du sol, température, humidité de l'air...). En effet, lorsque la transpiration excède les apports hydriques au niveau des feuilles, le potentiel hydrique foliaire diminue, entraînant une baisse de la turgescence et donc la fermeture des stomates (Bégué *et al.*, 1994).

La régulation des mouvements stomatiques est un élément déterminant pour les capacités d'adaptation des plantes lors des changements de facteurs environnementaux. L'ouverture des stomates est provoquée par la force motrice liée à l'augmentation du volume des cellules de garde et la pression de turgescence causée par une entrée d'eau dans l'apoplasme. Ces flux d'eau accompagnent l'accumulation d'ions K<sup>+</sup> provoquée par une hyperpolarisation de la membrane, suite à l'activation d'une pompe à proton (Fischer, 1968 ; Outlaw & Manchester, 1979). L'ouverture stomatique est ensuite maintenue par l'accumulation de sucres (Figure 7). La fermeture des stomates résulte d'un processus inverse, impliquant en plus le calcium (Ca<sup>2+</sup>). En effet, plusieurs facteurs comme l'acide abscissique (ABA) ou une hausse de concentration en CO<sub>2</sub> peuvent stimuler l'absorption de Ca<sup>2+</sup> ce qui entraîne une dépolarisation de la membrane puis une sortie d'ions Cl<sup>-</sup> et malate<sup>2-</sup> et enfin une diffusion passive des ions K<sup>+</sup> (Hopkins, 2003 ; Lawson, 2009). Les flux d'ions permettant les mouvements stomatiques nécessitent la participation de nombreux canaux plasmiques et vacuolaires (tonoplastiques) (Pandey *et al.*, 2007).



(a) The process of stomate opening



(b) The process of stomate closing

**Figure 07 :** Processus d'ouverture et de fermeture des stomates (Comstock & Mencuccini, 1998).

## 4. Les trichomes

### 4. 1. Définition des trichomes

Le terme trichome dérivant du mot « Trichs », qui signifie cheveux sont des extensions de l'épiderme dont ils sont issus. Les trichomes sont produits par la plupart des espèces végétales (Dalin *et al.*, 2008), ils se trouvent principalement sur les tiges, les feuilles et ils peuvent se produire, selon les espèces, sur les pétioles, les pédoncules, les pétales et les graines (Glas *et al.*, 2012). Diverses classifications ont été suggérées notamment par Uphof (1962), essentiellement à partir des caractéristiques morphologiques. Les trichomes font parties de ces appendices aériens. La différence entre les trichomes et les autres structures émergentes (papilles de roses, cavité de sécrétion du citron) est le développement ontogénétique même si ces structures peuvent avoir des fonctions similaires comme la sécrétion de molécules de répulsion des pathogènes ou de thermorégulation (Ennajdaoui, 2009). Les caractéristiques uniques des trichomes ont fait qu'ils ont été traditionnellement utilisés comme clé taxonomique dans la classification des plantes (Xiang *et al.*, 2010 ; Choi & Kim, 2013). On peut trouver des poils épidermiques sur l'une ou l'autre des faces de la feuille ou sur les deux (Raven *et al.*, 2007).

### 4. 2. Rôle des trichomes

Les trichomes des feuilles peuvent augmenter la résistance au stress abiotique. Ils peuvent augmenter la tolérance à la sécheresse par la réduction de l'absorbance du rayonnement solaire, accroître la couche limite de la surface de la feuille, facilite la condensation de l'humidité de l'air sur la surface de la feuille, ils peuvent ainsi protéger la feuille des dommages causés par le rayonnement solaire UV (Dalin *et al.*, 2008), et les basses températures (Argawal *et al.*, 2004 ; Dalin *et al.*, 2008). Les trichomes ont différentes fonctions. Les chercheurs sur les plantes vivantes dans les milieux arides montrent que l'augmentation de la pubescence des feuilles confère une grande réflectance des rayons solaires, abaisse en conséquence la température des feuilles et réduit les pertes d'eau. De nombreuses plantes aériennes comme les « Broméliacées » épiphytes se servent de trichomes foliaires pour absorber de l'eau et des minéraux. Au contraire, chez un *Atriplex* vivant sur un sol salin, les trichomes sécrètent le sel à partir des tissus foliaires protégeant ainsi la plante d'une accumulation de substances toxiques (Raven *et al.*, 2007).

### 4. 3. Type des trichomes

La forme et la structure des poils épidermiques sont très variables (Evert *et al.*, 2006 ; Raven *et al.*, 2007). Il existe deux principaux types de trichomes : non glandulaire et glandulaire.

➤ **Trichomes non glandulaires** : sont présents chez la plupart des Angiospermes (Glas *et al.*, 2012). Leur densité diminue avec le développement des feuilles et l'âge. Les trichomes non glandulaires réduisent la charge thermique des plantes, augmentent la tolérance au gel, maintiennent l'équilibre de l'eau dans les feuilles et dévient le rayonnement (Johnson, 1975 ; Liu & Liu, 2012). Ils peuvent modifier les propriétés optiques de la surface de la feuille et pourraient aider à conserver la chaleur et/ou l'humidité (Peter & Shanower, 1998). Ils ne secrètent pas des produits chimiques, mais peuvent s'enchevêtrer pour entraver la locomotion des insectes par des interactions physiques (Szyndler *et al.*, 2013). Tous les trichomes non glandulaires sont considérés comme une barrière physique contre les herbivores (Steinitz & Levinsh, 2003).

➤ **Trichomes glandulaires** : contiennent ou secrètent un mélange de produits chimiques. Les trichomes glandulaires présents chez certaines espèces cultivées confèrent une résistance contre les insectes nuisibles et les pathogènes (Glas *et al.*, 2012). La défense chimique contre les herbivores peut être associée avec différents types de trichomes, les trichomes glandulaires contiennent parfois des métabolites de défense toxique (Steinitz & Levinsh, 2003). Ils sont responsables d'une part importante de la chimie secondaire d'une plante (Glas *et al.*, 2012). Les trichomes glandulaires constituent un type de structure, de sécrétion et/ou d'accumulation des composés terpéniques volatiles. Ces trichomes ont particulièrement été étudiés chez certaines familles botaniques telles que les solanacées et les lamiacées (Fahn, 1988). Chez les lamiacées aromatiques on trouve deux types de glandes sécrétrices : les glandes peltées et les glandes capitées (Perrin & Colson, 1986) (Figure 8). Ces trichomes sécréteurs sont typiquement composés de quelques cellules épidermiques basales qui par division donnent une à plusieurs cellule(s) de peduncule de taille variable surmontées d'une à plusieurs cellules de tête sécrétrices (Werker, 1993). L'huile essentielle est accumulée sous la cuticule de ces cellules de tête (Iriti *et al.*, 2006). La séquestration des composés terpéniques volatiles dans l'espace sous-cuticulaire s'explique en partie par le fait que certains terpènes sont phytotoxiques et qu'il est donc indispensable de les accumuler dans des structures externes spécialisées (Brown *et al.*, 1987 ; Wagner, 1991).

## 5. Appareils excréteurs

Ce sont des tissus spécialisés dans la synthèse (sécrétion) de certaines substances : essences, tannins, résines, latex, etc. Ces tissus peuvent accumuler les produits synthétisés au sein même de leurs cellules ou bien les rejeter hors de celles-ci dans des cavités ménagées dans les organes ; dans ce cas il y a excrétion des produits sécrétés.

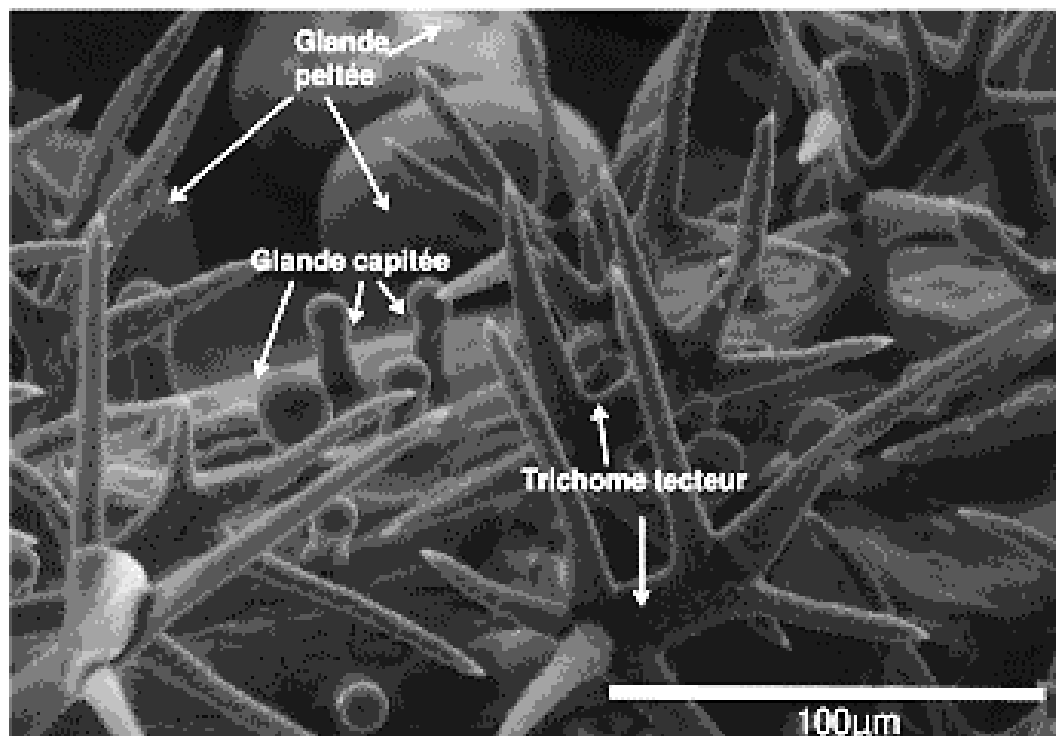
Selon Raymond (2005), les plantes aromatiques comportent trois principales catégories d'appareils sécréteurs : les poils glandulaires épidermiques comme nous avons déjà cité ci-dessus (Figure 8), les poches et les canaux glandulaires schizogènes et schizolysigènes. Ce sont des cavités situées dans les parenchymes des feuilles, des tiges et des fruits, chez certaines espèces. Les structures glandulaires peuvent se rencontrer dans tous les organes végétaux, végétatifs et reproducteurs. Rares sont les plantes chez qui ces structures sont présentes dans un seul organe, la plupart en sont pourvues dans toutes leurs parties.

### 5. 1. Les poches schizogènes

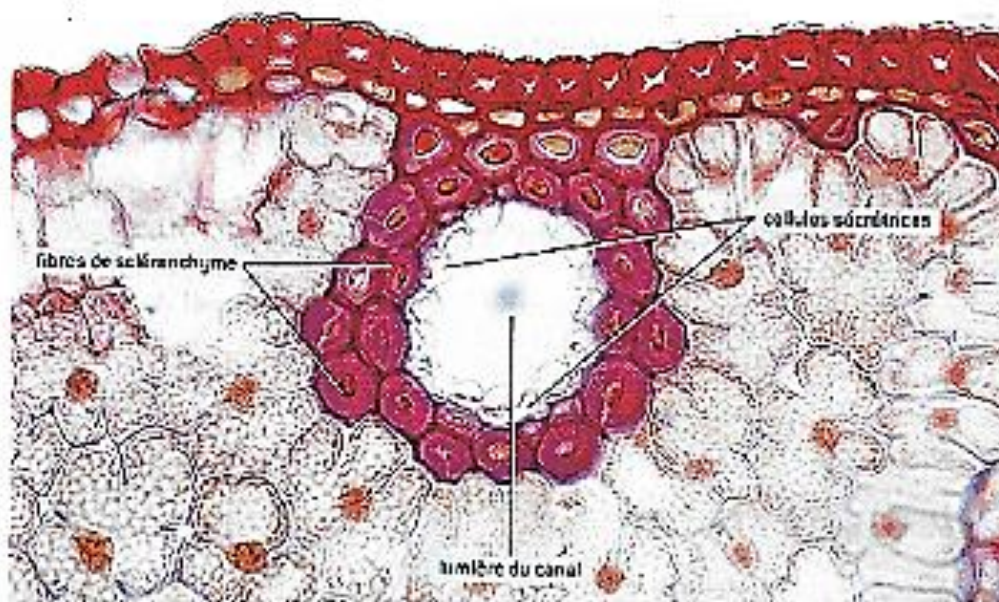
Ce type de poche est très présent chez la famille des Myrtacées (*Melaleuca*, *Myrtus*...), mais également chez les Rutacées, les Hypéricacées et les Pinacées. A l'œil nu, on peut observer ces poches, elles se présentent sous forme de trous blancs sur les feuilles d'Eucalyptus. A l'origine une poche schizogène est formée d'une cellule de parenchyme qui se divise en deux puis en quatre par des cloisons perpendiculaires. Les cellules s'écartent laissant entre elles un méat qui s'élargit quand elles se multiplient par des cloisons radiales (Raymond, 2005). La croissance terminée, la poche schizogène montre une lumière plus ou moins vaste, limitée par une assise de cellules sécrétrices (Figure 9).

### 5. 2. Les poches schisolysigènes

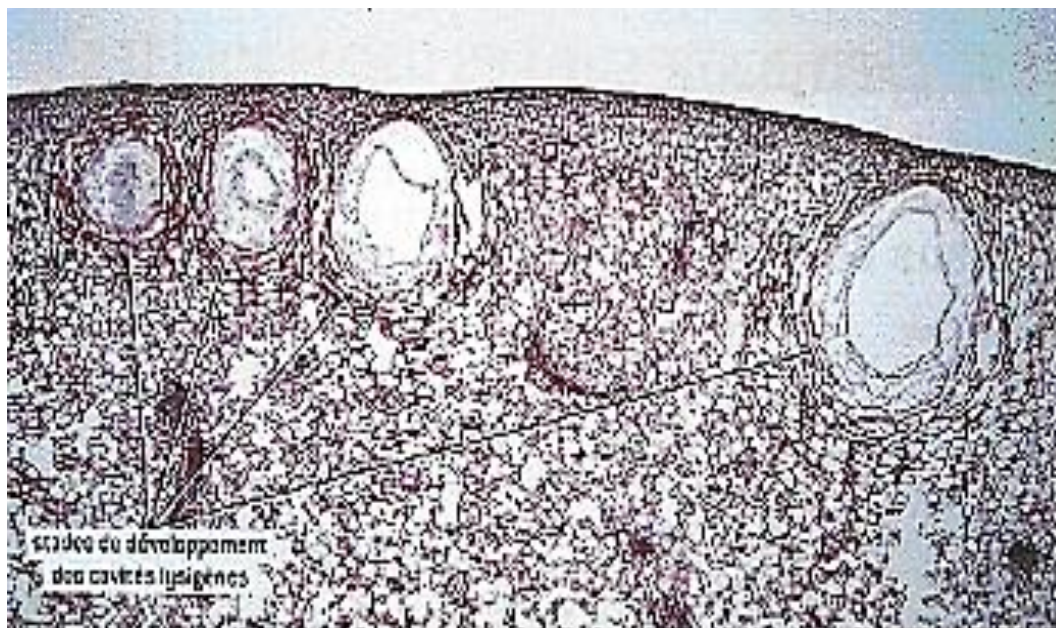
Les poches schisolysigènes se retrouvent essentiellement chez les Rutacées et en particulier chez les *Citrus* (le citron, la mandarine et l'orange). Ces poches sont aisément visibles au niveau de l'épicarpe des fruits. Au début, l'évolution des poches schisolysigènes est identique aux schizogènes (Figure 10). Cependant les cellules bordantes se divisent à la fois dans le sens radial et dans le sens tangentiel si bien que ces poches ont une lumière bordée de plusieurs assises de cellules superposées à contours souvent moins nets car les cellules sont souvent lysées. Leurs débris envahissent la lumière de la poche (Raymond, 2005).



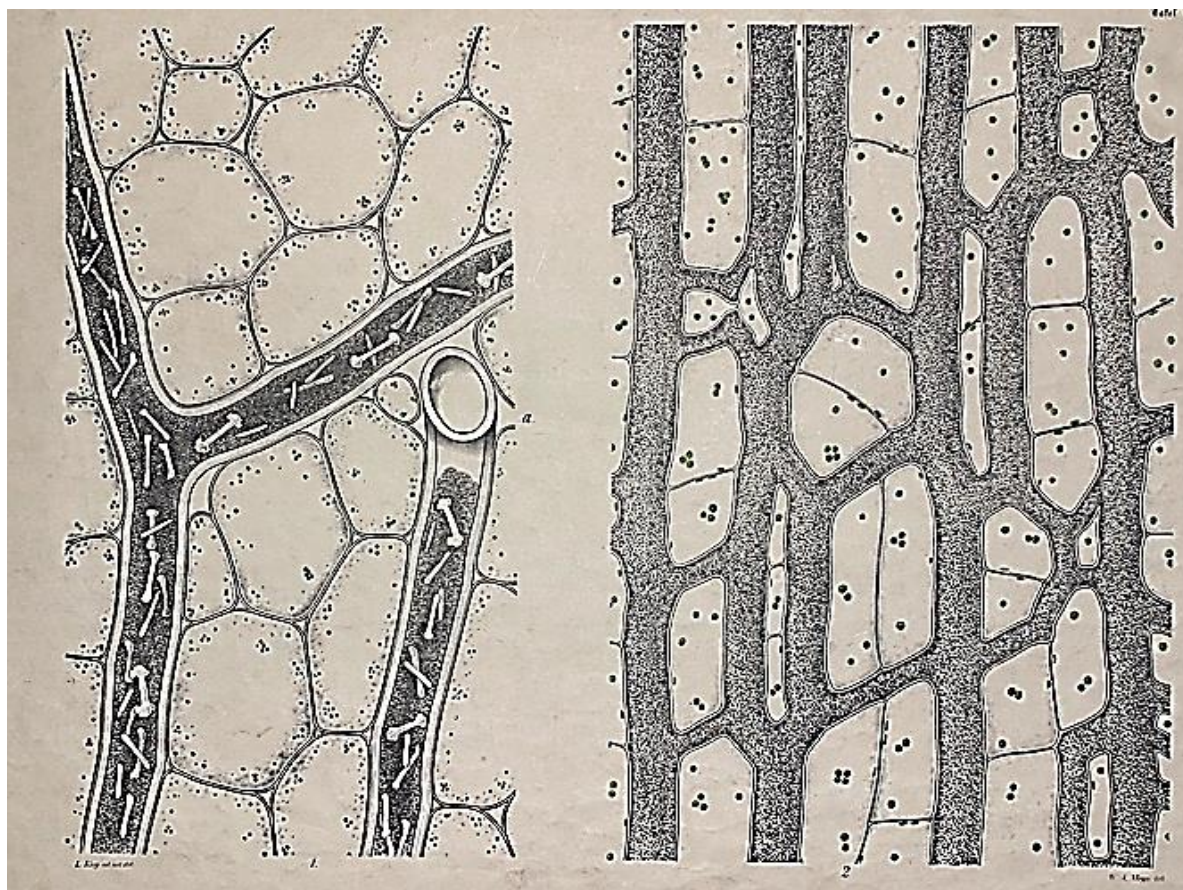
**Figure 08** : Trois types de trichomes sur calice de *Lavandula angustifolia* (MEB x500 12kV)  
(Guitton, 2010).



**Figure 09** : Coupe transversale (x 400) montrant un canal résinifère d'origine schizogène dans l'aiguille de Pin. Ici la poche a évolué en canal sécréteur (Speranza & Calzoni, 2004).



**Figure 10** : Poches sécrétrices dans le fruit du citronnier, *Citrus limon*.  
Coupe transversale x 25. (Speranza & Calzoni, 2004).



**Figure 11** : Canaux laticifères d'*Euphorbia splendens* à gauche, avec grains d'amidon de forme allongée et de *Tragopogon* à droite (Web site 1).

En plus de ces types de tissus sécréteurs, on distingue aussi les laticifères (Figure 11) qui sont des éléments allongés, ramifiés ou non, renfermant un liquide généralement blanc comme le latex qui est un liquide visqueux parfois coloré renfermant de l'eau, glucose, acides organiques, sels minéraux, alcaloïdes, tannins, mucilages, enzymes, terpènes et amidon. Les cellules laticifères sont des cellules hautement spécialisées et souvent dédiées au métabolisme de la biosynthèse du caoutchouc. Elles sont organisées en couches concentriques isolées et indépendantes (Dusotoit-Coucaud, 2009). Les laticifères que l'on retrouve chez les Euphorbiacées ont aussi la forme de canaux, mais ils sont creusés dans une seule cellule ou dans plusieurs cellules réunies en une seule.

Cet aperçu bibliographique sur la microphytodermie foliaire met en exergue la valeur et l'importance de certains critères épidermiques et l'ampleur de leur étude systématique qui s'étend progressivement aux rangs espèce, genre et famille. De ce fait, l'une des originalités majeures des végétaux réside dans leur capacité à produire des substances naturelles très diversifiées. À côté des métabolites primaires (glucides, protides, lipides, acides nucléiques), ils accumulent souvent les métabolites secondaires dont la fonction se résume dans la survie et la propagation des plantes. Ils interviennent comme signaux chimiques contre les herbivores et les pathogènes et contre la germination et la croissance de certaines plantes avoisinantes comme une réponse allélopathique. Inversement au métabolite primaire, le métabolite secondaire n'est pas directement impliqué dans les processus physiologiques fondamentaux d'un organisme mais possède plutôt une activité écologique importante, c'est-à-dire une fonction relationnelle entre un ensemble taxonomiquement restreint d'organismes.

Les essences végétales qui font partie de ce type de métabolite sont élaborées par les plantes aromatiques au sein des cellules excrétrices. Leur élaboration est totalement tributaire des facteurs d'origine intrinsèque (génétique, stade végétatif) et d'origine extrinsèque (environnementaux) en particulier du rayonnement solaire, dont l'absence affecte le rendement et la qualité même en principes aromatiques. Véritable quintessence de la nature, ces produits rares se font plus discrets. Certes, ils sont synthétisés par les plantes aromatiques, mais lesquelles ? Comment et pourquoi les plantes produisent-elles ces centaines de substances volatiles ?

*Les Huiles essentielles : caractéristiques et interactions  
allélopathiques*

---

*Partie 1 - Chap. 999*

## 1. Introduction

Les plantes vasculaires produisent, stockent et émettent des composés terpéniques volatils (CTV) (isoprène (C5), monoterpènes (C10), sesquiterpènes (C15), diterpènes (C20)) et des composés oxygénés (alcools, aldéhydes, cétones, ester), notamment au niveau des organes foliaires. En raison de leur faible poids moléculaire, ces substances sont classées parmi les composés organiques volatils d'origine biogénique (COVB). Ils sont très réactifs et ont une durée de vie très courte (Ormeño, 2006).

Les composés organiques volatils (COV) produits par les plantes représentent 1% des métabolites secondaires connus à ce jour (Guitton, 2010) et sont principalement des terpènes, des phénylpropanoïdes/ des benzenoïdes et des dérivés d'acides aminés et d'acides gras. Ils peuvent facilement traverser les membranes cellulaires et être relâchés dans l'atmosphère ou dans le sol (Dudareva & Negre, 2006) en raison de leurs caractères lipophiles et de leurs pressions de vapeurs élevées. La diversité et la quantité des COV formés varient selon les espèces sous l'influence de facteurs biotiques et abiotiques (Pichersky & Gershenzon, 2002), au niveau de la plante entière en fonction de la saison (Angioni & Barra, 2006 ; Atti-Santos & Pansera, 2004 ; Johnson & Kazantzis, 2004) et au niveau de la plante ou de certains de ses organes durant leur développement (Dudareva & Negre, 2006 ; Sangwan & Farooqi, 2001). Aussi, les fruits émettent des COV essentiellement lorsqu'ils sont à maturité (Aharoni & Giri 2004), les racines les produisent lors d'attaques par des herbivores (Chen & Ro 2004 ; Rasmann & Turlings, 2008) et dans les feuilles leur composition varie, avec l'âge et la position des feuilles (Singh & Luthra, 1989 ; Holm & Laakso, 1997).

En tant que métabolites secondaires, ils présentent une diversité chimique très importante (Lafuente, 2006) utilisées comme un moyen de communication entre les plantes pour interagir avec leur environnement ; ils n'ont pas une fonction universelle (Levin & McDade, 2003). Ainsi, ils permettent à la plante de se défendre face aux facteurs de stress biotiques et abiotiques et contre les herbivores et les pathogènes (Wink, 1988; Pichersky & Gershenzon , 2002 ; Wink, 2003), d'émettre des signaux chimiques à travers lesquels la plante communique avec son environnement (Jeun *et al.*, 2005), de favoriser la reproduction en attirant les pollinisateurs (Pichersky & Gershenzon 2002) et permettent la colonisation des milieux en limitant la croissance d'autres plantes par des mécanismes d'allélopathie (Muller, 1966). En plus, ces substances volatiles permettent non seulement à la plante de communiquer avec les plantes voisines (Baldwin & Halitschke, 2006) mais également entre ses propres

organes (Heil & Silva Bueno, 2007). Selon Guitton (2010), les émissions des COV par les plantes ou un organe au moment d'une attaque par un herbivore n'ont pas nécessairement un effet de défense immédiat, mais préparent la plante à de futures attaques. Ce phénomène est connu sous le nom de « priming » (Dudareva & Negre, 2006 ; Ton & D'Alessandro, 2007 ; Unsicker & Kunert, 2009). Ces composés volatiles sont différemment représentés dans plusieurs familles, genres et espèces, de manière qu'ils soient utilisés comme marqueurs chémotaxonomiques (Lafuente, 2006).

Parmi ces COV, les composés terpéniques volatiles (CTV) désignés par le terme général d'huiles essentielles sont particulièrement impliqués dans les interactions des plantes avec l'environnement et jouent un rôle important dans la croissance et le développement des plantes, puisqu'ils conduisent notamment à la synthèse de certaines hormones végétales. C'est le cas de la région méditerranéenne, où de nombreuses espèces végétales sont fortement productrices de métabolites secondaires que ce soit sous forme d'huiles essentielles, de résines ou de leurs COV associés.

## **2. Les huiles essentielles (HE)**

La norme AFNOR (1989) définit une huile essentielle comme étant l'extrait obtenu à partir d'une matière végétale, par entraînement à la vapeur d'eau, par distillation sèche ou par expression des épicarpes. Cette définition par procédé d'obtention est restrictive, elle exclut les produits obtenus par tout autre procédé d'extraction (solvants organiques, fluides à l'état supercritique, corps gras, etc). Ainsi, c'est l'origine de la matière première et le mode technologique de préparation qui définissent une huile essentielle. Selon la nature de la matière première à extraire, les produits obtenus par extraction à l'aide des solvants organiques sont appelés concrètes ou résinoïdes.

Selon Padrini & Lucheroni (1996), ces essences végétales, sont des mélanges de substances aromatiques produites par de nombreuses plantes et présentes sous forme de minuscules gouttelettes dans les feuilles, la peau des fruits, la résine, les branches, les bois, elles sont présentes en petites quantités par rapport à la masse du végétal. Ce sont des principes volatils et odoriférants sécrétés puis excrétés par les plantes aromatiques (Duraffourd & Lapraz, 2002). Sur le plan chimique, les huiles essentielles sont des assemblages de molécules diverses (Franchomme & Penoel, 1990), dissous l'un dans l'autre,

formant des solutions homogènes. De ce fait, elles ont des propriétés multiples et multiformes (Samate, 2002).

A l'échelle mondiale, on estime à plus de 40000 le nombre d'espèces aromatiques qui font objet des perspectives de valorisation des ressources végétales. Ces plantes se distinguent par le fait qu'elles exhale des fragrances dénotant généralement la présence dans leurs cellules de sécrétions naturelles constituées de molécules volatiles élaborées par l'organe végétal. (Padrini & Lucheroni, 1996).

### 2. 1. Genres producteurs d'HE dans le règne végétal

Dans le règne végétal, les huiles essentielles se retrouvent généralement chez les végétaux supérieurs (Richter, 1993). Les genres capables d'élaborer les constituants qui les composent sont répartis dans une cinquantaine de familles dont beaucoup appartiennent aux ordres des Lamiales, des Astérales, des Rutales, des Laurales et des Magnoliales (Mann, 1987). Actuellement, on compte environ 800.000 espèces végétales et parmi elles, seulement 10% sont capables de synthétiser une essence, c'est-à-dire les plantes aromatiques (Balz, 1986). Elles peuvent être stockées à l'intérieur d'un ou de plusieurs organes où la composition chimique peut varier d'un organe à un autre. Ces essences aromatiques sont élaborées par des glandes sécrétrices qui se trouvent sur presque toutes les parties de la plante (Bruneton, 1999).

Sur le plan quantitatif, les teneurs en huiles essentielles des plantes pouvant les contenir sont très faibles, souvent inférieures à 1%. Des teneurs fortes comme celle du bouton floral du giroflier (15%) sont rares et exceptionnelles.

Parmi les principales familles des plantes aromatiques, nous citons suivant Bachelot *et al.*, (2005):

- Les Abiétacées (Pinacées) : 200 espèces réparties en 10 genres, représentées par les conifères (les sapins, les cèdres, les mélèzes, les épicéas, et les pins).
- Les Cupressacées : comprenant des arbres et arbrisseaux généralement à feuilles écaillées. On y trouve les cyprès, les thuyas et les genévriers.
- Les Lamiacées (Labiées) : C'est une importante famille de plantes dicotylédones avec environ 6000 espèces réparties en 9 sous familles elles même réparties en 210 genres (les lavandes, les menthes, le romarin,...), cette famille est une grande source d'huiles essentielles.

- Les Myrtacées : Représentées par des arbres, des arbustes ou arbrisseaux. On trouve 3000 espèces réparties en 130 genres (eucalyptus, girofliers, et myrtes).
- Les Lauracées : 2000 à 2500 espèces. Ce sont des arbres verts et sauvages, que l'on trouve surtout au Brésil. On y trouve les cannelles (de Chine), le laurier noble, le sassafras...etc.
- Les Rutacées : On y trouve 900 espèces réparties en 50 genres, qui sont en zones tropicales ou subtropicales. Ce sont des arbres, arbustes ou plus rarement des plantes herbacées, grands producteurs d'huiles essentielles (le citron, le citron vert, la mandarine).
- Les Ericacées : Plantes ligneuses, que l'on trouve en régions tempérées et tropicales. On trouve 3500 espèces. Ce sont des plantes très précieuses en thérapeutique (la gaulthérie, le lédon).
- Les Astéracées anciennement appelées Composées : Ils forment la plus grande famille du règne végétal. On trouve plus de 20,000 espèces, surtout en zones sèches et arides (la camomille, l'estragon, et la santoline).

## 2. 2. Lieux de formation et d'accumulation

Les huiles essentielles sont produites dans le protoplasme cellulaire des plantes aromatiques et représentent les produits du métabolisme cellulaire dit « secondaire » (Mann, 1987). La synthèse et l'accumulation de ces métabolites dans un organe sont associées à la présence de structures histologiques spécialisées (Deysson, 1978) qui selon l'espèce botanique peuvent être des cellules sécrétrices, des poches sécrétrices, des poils sécréteurs ou des canaux sécréteurs (voir chapitre II).

## 2. 3. Variations spatiales et temporelles de la production et de l'émission des huiles essentielles

Selon de nombreux auteurs, les plantes réagissent au milieu environnant et qu'au cours de leur vie, la composition chimique de leurs métabolites pouvait évoluer. Extraites des végétaux, la composition en huiles essentielles variait, qualitativement et quantitativement, en fonction de la saison (Angioni & Barra, 2006 ; Atti-Santos & Pansera, 2004), selon la plante ou l'organe (Dudareva & Negre, 2006 ; Sangwan & Farooqi, 2001), au sein d'une même espèce (phénomène de polymorphisme chimique) (Yamaura *et al.*, 1989 ; Figueiredo *et al.*,

1997) et en fonction des conditions géographiques, climatiques et pédologiques (Samate, 2002).

Ainsi, chez la cannelle (*Cinnamomum zeylanicum* Blume), l'écorce donne une essence riche en aldéhyde cinnamique, la racine fournit un extrait volatil où le camphre est majoritaire tandis que dans l'huile essentielle obtenue à partir des feuilles, l'eugénol prédomine (Richard & Loo, 1992).

La composition en huiles essentielles varie avec l'âge et le mode de développement. Ainsi chez la coriandre (*Coriandrum sativum* L.), la teneur en linalol est 50 % plus élevée dans le fruit mûr que dans le fruit vert (Bruneton, 1993). Chez la sauge (*Salvia officinalis* L.), la diminution de la teneur en camphre est observée lorsque les feuilles ont atteint leur taille maximale (Bruneton, 1993).

La phénologie de la plante au moment de la récolte est difficile à vérifier et à contrôler. Selon Derbesy (1997), une menthe récoltée en dehors de la période de floraison va voir son taux d'isomenthone, de menthone, de menthofurane et d'acétate de menthyle fortement évolué par rapport à sa teneur en menthol.

La position des organes sur la plante relève du même phénomène. En effet d'après Touche (1997), sur une même tige, les feuilles ou les fleurs n'apparaissent pas simultanément et suivant leur âge, n'ont pas la même composition. Ceci a été démontré notamment chez *Cymbopogon flexuosus* (Singh & Luthra, 1989), chez *Artemisia* sp. (Holm & Laakso, 1997), chez *Salvia officinalis* (Croteau & Felton, 1981), chez *Mentha piperita* (Voirin & Bayet, 1996 ; Gershenzon, McConkey *et al.* 2000) ou encore chez *Lavandula latifolia* (Muñoz *et al.*, 2008).

L'émission des CTV par la fleur coïncide avec la période de présence des pollinisateurs et la maturité sexuelle de la plante. C'est le cas chez la rose, où un pic d'émission est observé lors de l'ouverture du bouton floral (Bergougnoux, Caissard *et al.*, 2007) ainsi que des variations dans la journée avec un maximum dans les périodes diurnes (Hendel-Rahmanim, Masci *et al.*, 2007). Les mêmes variations sont observées chez *Antirrhinum* sp. (Dudareva, Martin *et al.*, 2003), la fleur cessant même de produire certains CTV après pollinisation (Negre *et al.*, 2003).

En plus de ces facteurs on note l'incidence des facteurs de l'environnement. Les conditions climatiques (la température, l'humidité relative, le régime des vents, l'alternance de chaleur et de lumière) exercent une influence chez les végétaux. L'influence du sol ou facteur édaphique est aussi très grande. Les propriétés physiques du sol (porosité, rétention d'eau...), sa nature (argileuse, sablonneuse...), sa composition (teneur en azote, terrains calcaires, siliceux...) sont des facteurs déterminants pour la végétation (Guignard, 1983).

## **2. 4. Caractéristiques des huiles essentielles**

La connaissance de la composition de chaque huile essentielle est primordiale afin de lui attribuer une caractéristique et une définition qui lui est propre. Ainsi leur connaissance est un gage de qualité qui autorise leur utilisation tous domaines confondus.

### **2. 4.1. La composition chimique**

Les huiles essentielles sont formées de mélanges complexes de composants, formant des solutions homogènes. Les principaux constituants des huiles essentielles appartiennent de manière quasi exclusive à deux groupes caractérisés par des origines biogénétiques distinctes : le groupe des terpénoïdes et le groupe des composés aromatiques dérivés du phénylpropane. Baudoux, (2001) sélectionne les innombrables substances présentes dans les huiles essentielles (Tableau 1).

#### **2. 4.1.1 Groupe des terpénoïdes**

D'une manière générale, les huiles essentielles ne contiennent que les terpènes les plus volatils, c'est-à-dire ceux dont la masse moléculaire n'est pas trop élevée : monoterpènes et sesquiterpènes. Ce sont des hydrocarbures ayant respectivement dix et quinze atomes de carbone. Ils peuvent être saturés ou insaturés, acycliques, monocycliques, bicycliques ou polycycliques, comme ils peuvent également être accompagnés de leurs dérivés oxygénés (alcools, esters, éthers, aldéhydes, cétones) (Samate, 2002).

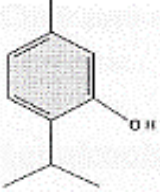
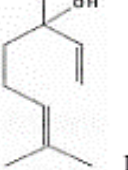
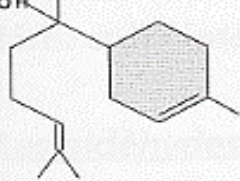
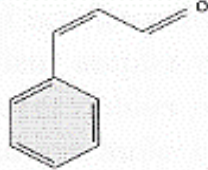
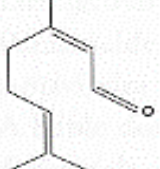
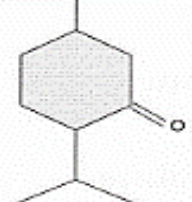
#### **2. 4.1.2 Groupe des composés aromatiques**

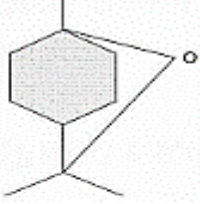
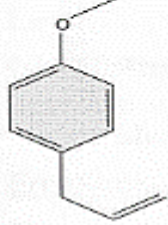
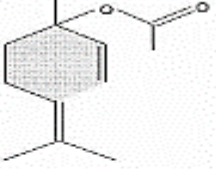
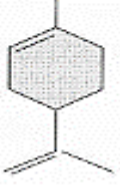
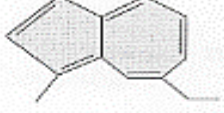
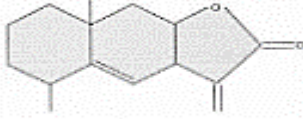
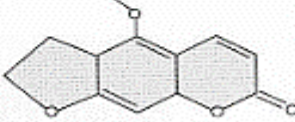
De manière moins systématique que les terpénoïdes, une autre famille chimique est fréquemment rencontrée parmi les composés volatils. Il s'agit des dérivés du phénylpropane. Ce sont très souvent des allyle- et propénylphénols, parfois des aldéhydes, caractéristiques de certaines huiles essentielles d'Apiaceae (anis, fenouil, persil, etc), mais aussi de celles de girofle, de la muscade, des cannelles, etc. (Bruneton, 1993).

### 2. 4.1.3 Composés d'origines diverses

De faibles quantités de composés acycliques non terpéniques et de poids moléculaires peu élevés peuvent se retrouver dans certaines huiles essentielles (alcools, aldéhydes, cétones, etc). Parmi les essences naturelles, on peut distinguer des essences que l'on pourrait qualifier de simples (riches en un composé prépondérant), de complexes (ne possédant aucun composé prépondérant) et tous les cas intermédiaires sont possibles. L'un des exemples typiques d'une essence simple est celui de l'essence de girofle qui contient au moins 80 % d'eugénol et de petites quantités d'autres produits. Le cas extrême de complexité peut être illustré par l'essence de vétiver (*Vetiveria*) qui contient une centaine de composants dont les vétivones (alpha et bêta) et le khusimol (Jouhanneau, 1991).

**Tableau 01** : Principales familles présentes dans les huiles essentielles (Baudoux, 2001)

Familles et exemples	Exemples de structures
<b>Phénols aromatiques :</b>  Thymol, carvacrol, eugénol	 Thymol
<b>Alcools terpéniques :</b>  Linalol, géraniol, thuyanol, bornéol, menthol	 Linalol
<b>Alcools sesquiterpéniques :</b>  Bisabolol, viridiflorol, nérolidol	 Bisabolol
<b>Aldéhydes aromatiques :</b>  Cinnamaldéhyde	 Cinnamaldéhyde
<b>Aldéhydes terpéniques :</b>  Néral, géraniol, citronnellal	 Néral
<b>Cétones terpéniques :</b>  Menthone, thuyone, cryptone, carvone	 Menthone

<b>Oxydes terpéniques :</b>  1,8 Cinéole, ascaridole	 1,8 Cinéole
<b>Phénols méthyl-éthers :</b>  Chavicol ME, eugéno ME	 Chavicol méthyl-éther
<b>Esters :</b>  Acétate de linalyle, silicylate de méthyle	 Acétate de linalyle
<b>Terpènes :</b>  Paracymène, limonène, myrcène	 Limonène
<b>Sesquiterpènes :</b>  Chamazulène, patchoulène	 Chamazulène
<b>Lactones :</b>  Alantolactone, massoia lactone	 Alantolactone
<b>Coumarines :</b>  Bergaptène, coumarine	 Bergaptène

## 2. 4.2 Origine biochimique des constituants volatils

Les molécules terpéniques sont quasiment spécifiques du règne végétal et des champignons, exception faite de quelques monoterpènes synthétisés par les bactéries du sol, par les insectes et animaux marins. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer l'origine des huiles essentielles dans la plante. Actuellement, on a pu définir deux voies

métaboliques secondaires conduisant à la formation des principaux constituants des huiles essentielles, à savoir :

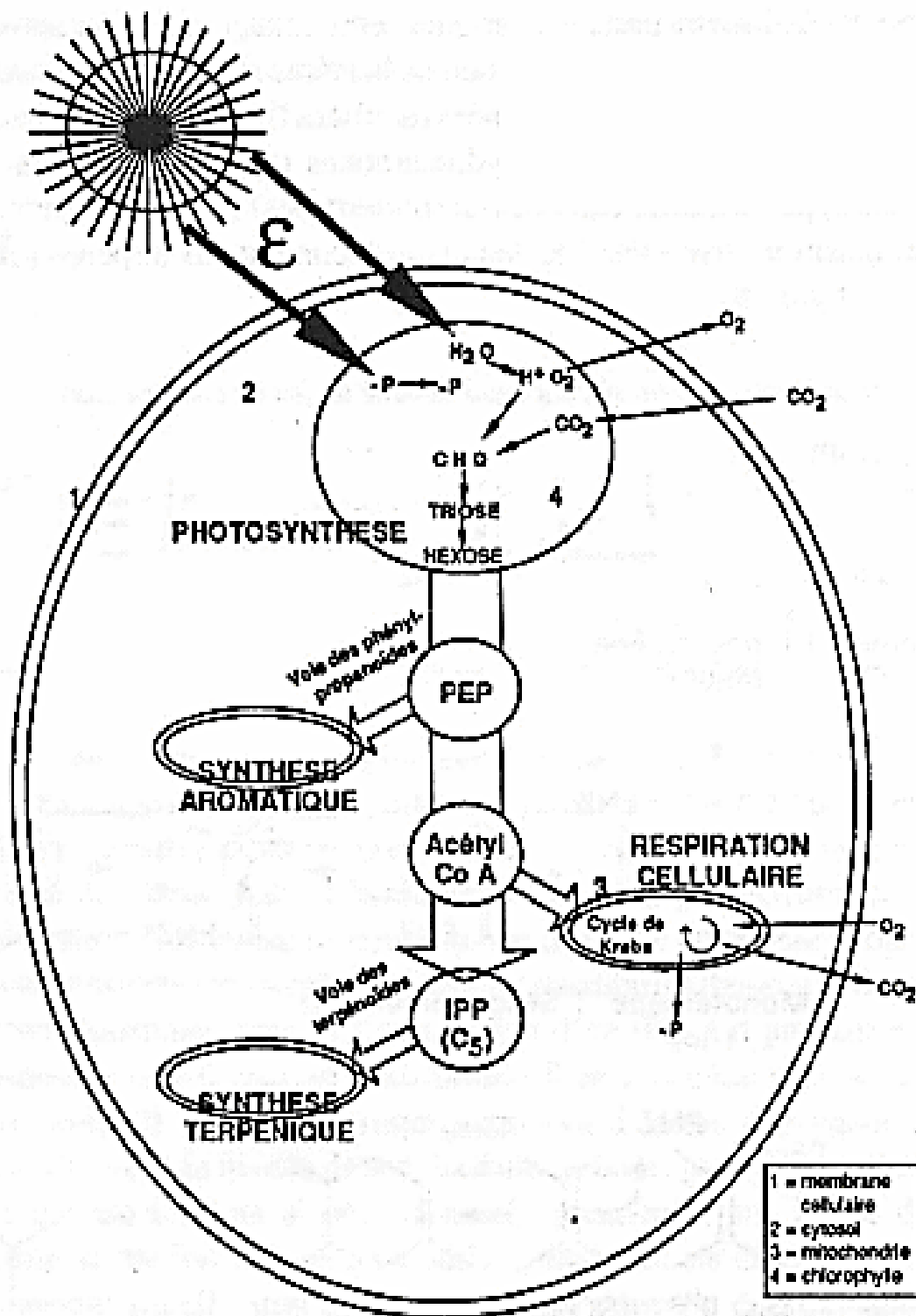
- la voie de l'acide mévalonique qui conduit aux terpènes ;
- la voie de l'acide shikimique, précurseurs des composés aromatiques qui sont beaucoup moins fréquents.

Bien que leur première activité soit la photosynthèse, les cellules excrétrices foliaires sont spécialisées dans la production d'essences. Au sein de la cellule sécrétrice foliaire se fait la photosynthèse, elle aboutit à la formation de trioses puis d'hexoses. Une molécule de fructose quitte l'unité chlorophyllienne, passe dans le cytosol et arrive dans une mitochondrie où elle servira de base à de nouvelles synthèses (les cellules sécrétrices non chlorophylliennes utilisent directement le fructose venant des feuilles). (Franchomme & Penoel, 1990.) Ensuite interviennent les deux voies responsables de la production des essences ; la voie des terpénoïdes et celle des phénylpropanoïdes, comme le montre la figure 12.

#### 2. 4.2.1 Biosynthèse des terpènes

Selon Kampranis *et al.* (2007), entre 30 000 et 40 000 terpènes sont identifiés. Les composés de la famille des terpènes ont des structures très variées, allant d'une simple chaîne linéaire d'hydrocarbures jusqu'à des agencements complexes de cycles carbonés (Connolly & Hill, 1991). Ces terpènes, aux structures pourtant si variées, ont tous en commun d'être constitués de multiples sous unités d'isoprène ( $C_5H_8$ ) d'où l'appellation d'isoprénoïdes donnée également aux terpènes.

La voie des terpénoïdes commence par une molécule de base, l'IPP (IsoPentoPyrophosphate), issue du fructose par différentes réactions intracellulaires (Arigoni *et al.*, 1997 ; Lichtenthaler, 1999). Des travaux expérimentaux ont montré que le squelette carboné des terpènes provenait de l'acétate et que l'acide mévalonique en était le précurseur universel (Mann, 1987). La construction des squelettes hydrocarbonés a lieu par la juxtaposition « tête à queue » d'unités isopréniques à cinq carbones, comme l'IPP, assemblés enzymatiquement. Ainsi on trouve des squelettes hydrocarbonés à dix carbones (monoterpènes) puis à quinze carbones (sesquiterpènes) et, plus rarement à vingt carbones (diterpènes). A ce stade la molécule peut rester sous forme de terpène ou se transformer par oxygénation en terpénoïde.



**Figure 12 :** Les grandes voies métaboliques présidant à la production des molécules aromatiques selon Franchomme & Penoel (1990).

D'une manière générale, la grande diversité des terpènes s'explique par les nombreuses possibilités de réarrangements des chaînes carbonées qui les constituent. Elle s'explique également par les modifications secondaires (acétylation, méthylation, oxydation, hydroxylation, réduction...) que ces molécules peuvent subir après leur formation sous l'action d'autres familles d'enzymes (Guitton, 2010). Ainsi, la voie des terpénoïdes amène à des composés très variés tels que des oxydes, des esters, des acides, des aldéhydes, des cétones, des alcools, des phénols et enfin bien sûr des terpènes aromatiques et autres. Ces modifications aboutissent généralement à une augmentation de la volatilité et une variation des propriétés olfactives des composés.

#### 2. 4.2.2 Biosynthèse des dérivés du phénylpropane

Selon Mann (1987), les composés aromatiques sont biologiquement issus d'une voie métabolique secondaire dite de l'acide shikimique. Cet intermédiaire se forme par une série de conversions biologiques dont la première étape est une condensation aldolique stéréospécifique entre le phosphoénolpyruvate (P.E.P.) et l'érythrose-4-phosphate pour former un composé en C<sub>7</sub> dont la cyclisation conduit à l'acide déhydroquinique, qui se déshydrate pour donner l'acide déhydroshikimique qui à son tour conduit à l'acide shikimique par une réaction de réduction (Samate, 2002).

#### 2. 4.3 Caractéristiques physico-chimiques des HE

Les huiles essentielles forment un groupe relativement homogène quant à leurs propriétés physiques. Elles sont volatiles, ce qui les oppose aux huiles grasses (« huile fixe »). En général, elles sont liquides à la température ambiante. La coloration varie de l'incolore au brun clair, à l'exception de l'huile essentielle de matricaire qui est bleu-vert, de même que celle du patchouli (Raymond, 2005). La densité est en général inférieure à celle de l'eau (de 0,850 à 0,950) sauf pour les huiles essentielles de cannelle, girofle, sassafras ; la plus dense étant l'huile essentielle de Wintergreen (*Gaultheria procumbens*) (Franchomme & Penoel, 1990). Le point d'ébullition est toujours supérieur à 100°C. Les huiles essentielles sont solubles dans les graisses et les solvants apolaires. La solubilité est plus ou moins grande dans les alcools à différents titres ; il y a une très légère solubilité dans l'eau, de 0,30 à 0,50%. Sensibles à l'altération, elles ont tendance à se polymériser pour former des produits résineux. Elles sont actives sur la lumière polarisée (pouvoir rotatoire) et ont un indice de réfraction souvent élevé (Duraffourd & Lapraz, 2002).

Les huiles essentielles s'oxydent à la lumière et se résinifient en absorbant de l'oxygène en même temps que leur odeur se modifie, leur point d'ébullition augmente et leur solubilité diminue. La lipophilie des huiles essentielles permet un très bon passage des membranes physiologiques en particulier au niveau de la peau. Une célèbre expérience a montré que l'application d'eucalyptol sur la plante des pieds entraîne quelques minutes après une odeur d'eucalyptus au niveau de l'haleine (Duraffourd & Lapraz, 2002).

#### 2. 4.4 Notion de chémotype = Race chimique

La composition chimique de l'HE n'est pas immuable, elle peut varier au sein d'une même espèce (polymorphisme chimique). Cette variation peut être quantitative ou qualitative et des variantes chimiques sont dites avoir des chémotypes différents s'ils diffèrent par des constituants majeurs. Le mot chémotype est synonyme de chimiotype ou race chimique. Deux chémotypes peuvent différencier deux populations différentes ou bien deux individus au sein d'une même population.

Zhiri & Baudoux (2005) donnent la définition suivante : « C'est une forme de classification chimique, biologique et botanique désignant la molécule majoritairement présente dans une huile essentielle. Cette classification dépend des facteurs liés directement aux conditions de vie spécifiques de la plante à savoir le pays, le climat, le sol, l'exposition des végétaux, les facteurs phytosociologiques et la période de récolte qui peuvent influencer la composition de l'huile essentielle. On parle d'une **Huile Essentielle Chémotypée** (H.E.C.T) »

Cette notion a été mise en évidence dans les années 1960 par les pharmaciens Robert Granger et Jean Passet de la faculté de pharmacie de Montpellier à travers des études sur le Thym. À partir de l'étude des particularités des huiles essentielles de la même espèce de thym (*Thymus vulgaris*), ils ont découvert des différences très importantes de profil chimique. Le polymorphisme chimique des HE est omniprésent chez plusieurs espèces de plusieurs familles. Citons à titre exemple : le thym chémotype thymol (*Thymus vulgaris*) (Granger & Passet, 1973 ; Adzet *et al.*, 1977 ; Thompson, 2002); le romarin chémotype camphre (*Rosmarinus officinalis*) (Granger *et al.*, 1973); le basilic chémotype méthylchavicol (*Ocimum basilicum* L.) (Zhiri & Baudoux, 2005). Ajoutant à cela, *Artemisia herba-alba* (Salido *et al.*, 2004), *Pinus halepensis* (Schiller & Grunwald, 1987), *Juniperus phoenicea* (Cavaleiro *et al.*, 2001), *Piper lanceaefolium* (Mundina *et al.*, 2001), *Chrysanthemum balsamita* (Marculescu *et*

al., 2001) et *Lychnophora ericoides* (Curado *et al.*, 2006). Les cas de "polychémisme" sont particulièrement abondants dans la famille des Lamiacées, caractérisées par des plantes productrices d'HE (Lawrence, 1980). Citons, *Mentha citrata* (Murray & Lincoln, 1970), *Mentha spicata* (Kokkini & Vokou, 1989), *Salvia fruticosa* (Karousou *et al.*, 1998) ainsi que de nombreuses espèces du genre *Lavandula* (García-Vallejo *et al.*, 1994). Pour certains auteurs, les chémotypes constituent, à l'intérieur de l'espèce, des variétés chimiques possédant chacune un équipement enzymatique particulier, déterminé génétiquement et qui oriente la biosynthèse vers la formation préférentielle d'un constituant précis (Pellecuer, 1982). Ces huiles essentielles contiennent de nombreux composants (linalol, limonène, menthol, géraniol, eucalyptol, thymol, undecanone, nonanone...) dans des quantités différentes ; la chromatographie en phase gazeuse permet de déterminer et de caractériser le profil chimique de chaque huile essentielle et ainsi, définir précisément la nature des sous-espèces, des variétés, des cultivars et des taxons des plantes aromatiques.

## 2. 5. Rôles écophysiologicals et biologiques des Huiles Essentielles

La majorité des terpénoïdes (huiles essentielles) sont classés comme des métabolites secondaires et sont particulièrement impliqués dans les interactions des plantes avec l'environnement dans le contexte de la reproduction, la défense ou la symbiose (Dudareva *et al.*, 2004 ; Paschold *et al.*, 2006 ; Gershenzon & Dudareva, 2007) et jouent un rôle important dans la croissance et le développement des plantes, puisqu'ils conduisent notamment à la synthèse de certaines hormones végétales comme les gibbérellines (Guitton, 2010). La figure 13 reprend les différents rôles des COV en particulier le rôle CTV dans les interactions des plantes avec leur environnement.

Les terpénoïdes forment une partie essentielle des systèmes de défense directs et indirects contre les herbivores et les pathogènes. Les terpénoïdes peuvent agir dans la défense directe envers les bactéries, les champignons, les insectes ou les herbivores comme des toxines, des antibiotiques ou des répulsifs (Bohlmann & Keeling, 2008). Ils peuvent également constituer, des obstacles chimiques et physiques à l'alimentation ou à l'oviposition d'insectes (Keeling & Bohlmann, 2006 ; Heiling *et al.*, 2010), ou agir comme des analogues des hormones d'insectes. Plusieurs études ont montré que l'alimentation des insectes affecte l'émission et la synthèse des terpènes chez le maïs (Turlings *et al.*, 1990), le coton (Rose *et al.*, 1996), le tabac (Kessler & Baldwin, 2002) et les conifères (Martin *et al.*, 2003 ; Miller *et al.*, 2005).

Par des phénomènes de défense indirecte, les plantes ont la capacité de se défendre contre les herbivores via le renforcement de l'efficacité des ennemis naturels des herbivores. Ces caractéristiques constitutives ou inductibles comprennent également des terpénoïdes de faible poids moléculaire qui sont souvent libérés en tant que substances volatiles de plantes avant ou pendant l'attaque par les herbivores (Kessler & Baldwin, 2002 ; Unsicker *et al.*, 2009).

Bien que leur aptitude à intoxiquer ou à repousser les herbivores soit un point central de production de métabolites toxiques, la nature aboutie souvent à l'effet contraire ; c'est la loi de la nature. Selon Hopkins (2003) et dans certain cas, la production de tels composés dissuasifs peuvent nuire à la plante. En effet des insectes qui ont acquis une résistance contre l'un deux, sont capable de le percevoir comme signale de reconnaissance de la plante, ce qui leur permet de localiser l'hôte dont ils peuvent se nourrir sans dommages.

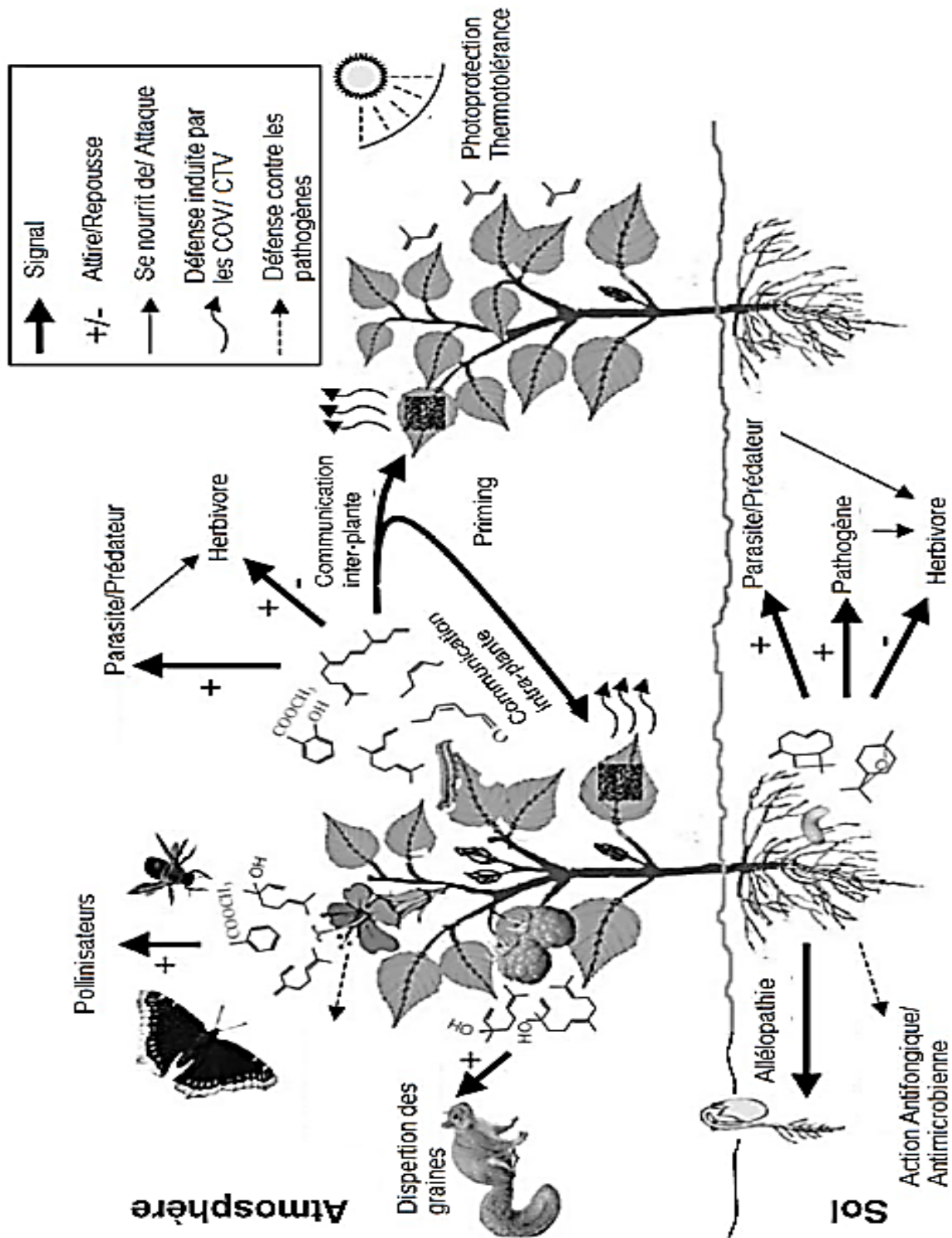
Les terpènes peuvent entre autre aussi jouer d'autres rôles écologiques tels que l'attraction de pollinisateurs (Pichersky & Gershenzon, 2002). Les parfums floraux sont des mélanges complexes et diversifiés de composés volatils odorants de faible poids moléculaire (Knudsen & Gershenzon, 2006). Le parfum floral est utilisé par de nombreuses plantes pour attirer les insectes pollinisateurs. Il constitue ainsi un élément clé de la reproduction des plantes (Pellmyr, 1986). La volatilité des composés du parfum floral leur permet d'agir en tant que messagers chimiques à longue distance pour fournir des informations sur la localisation et l'identité de la fleur. Cependant, dans certains cas, des terpénoïdes d'attraction sont utilisés par des tricheurs. Par exemple, des parasites peuvent reconnaître leur plante-hôte par son odeur, une odeur utilisée à la base pour attirer le pollinisateur (Mattiacci *et al.*, 2000).

La production et l'émission de CTV par les plantes sont aussi influencées par des facteurs abiotiques comme la lumière. Ainsi Croteau (1986), montre que les huiles volatiles auraient un rôle de mobilisateur d'énergie lumineuse et de régulateur thermique au profit de la plante. Elles réguleraient la transpiration diurne en absorbant les rayons ultraviolets par leurs constituants insaturés. La présence d'huiles essentielles dans les plantes ainsi que leur teneur seraient donc en rapport avec la photochimie (Croteau, 1986). Les isoprènes et les monoterpènes, via leur capacité de thermoprotection, pourraient jouer un rôle différent en protégeant les plantes contre un stress de chaleur suite à une augmentation brusque de la température (phénomène nommé heat flecks) des feuilles causée par le soleil (Delfine *et al.*, 2000; Penuelas & Llusia, 2002; Copolovici *et al.*, 2005 ; Sharkey *et al.*, 2008). Ils peuvent

toujours avoir un rôle dans la fertilisation (Gouinguene & Turlings, 2002) et dans la protection contre le stress photo-oxidatif et la thermo-tolérance (Peñuelas & Munné-Bosch, 2005).

L'émission de terpénoïdes participerait notamment à l'inhibition de la germination des graines (Fischer *et al.*, 1994 ; Tarayre *et al.*, 1995) et/ou de la croissance de certaines espèces voisines (Stevens, 1984) ; phénomène connue sous le terme d'allélopathie, regroupant tous les processus impliquant des métabolites secondaires dans l'inhibition de la croissance et/ou le développement d'un organisme biologique. C'est ainsi qu'on a proposé que les monoterpènes oxygénés puissent être utilisés comme bioherbicides (Kordali *et al.*, 2007). Les terpènes peuvent également influencer les interactions plante-plante (Singh *et al.*, 2006), les associations plantes-microbes/champignons (Bednarek & Osbourn, 2009) et la phénologie d'espèces d'arbres (Becerra, 2007) par des effets allélopathiques souterrains. Ces effets ont le potentiel d'affecter la biodiversité et l'évolution des écosystèmes terrestres.

En plus de ces rôles écologiques, certains CTV présents dans les huiles essentielles de plantes aromatiques sont recherchés car ils contribuent aux propriétés médicinales des HE. Par opposition aux drogues obtenues par synthèse chimique ou par extraction des principes actifs, la phyto-aromathérapie est la médecine naturelle par excellence. La structure d'une huile essentielle est complexe et ne possède jamais une seule propriété thérapeutique mais bien plusieurs (Zhiri & Baudoux, 2005). Il existe dès lors, des possibilités de synergie et de potentialisation qui permettent une individualisation de la thérapeutique. Nous citons à titre d'exemple, la présence de terpènes comme le camphre (Santoyo, Cavero *et al.*, 2005) ou le menthol (Imai *et al.*, 2001) qui ont une activité antiseptique très significative. Chez la menthe, l'huile essentielle agit aussi comme antispasmodique sur les muscles lisses des vertébrés (Lis-Balchin & Hart, 1999). Chez le thym (*Thymus vulgaris*) on trouve des propriétés anti-infectieuses majeures (Thymol), bactéricides, viricides et neurotoniques (Thuyanol), broncho-pulmonaire (Cinéole) et des propriétés anti-infectieuse et antalgique (Paracymène). Le romarin (*Romarin officinalis*) à Camphre possède des actions contre les crampes et des actions anti-inflammatoires. Par ailleurs, plusieurs huiles essentielles ont une forte activité antifongique, antibactérienne et antivirale. Les nombreux rôles et activités biologiques des huiles essentielles sont liés à la diversité et la variabilité des terpènes formés par les plantes.



**Figure 13** : Schéma des interactions des plantes avec leur environnement via les CTV (COV) modifié d'après Dudareva *et al.* (2006).

### 3. Interactions allélopathiques

Le terme d'allélopathie a été introduit pour la première fois par le scientifique Autrichien Hans Molisch en 1937 pour décrire les interactions biochimiques néfastes et bénéfiques entre tous les types de plantes incluant les micro-organismes. Elroy Leon Rice en 1984, renforce cette définition dans sa monographie sur l'allélopathie (la première sur ce sujet) : « Tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante (micro-organismes inclus) sur une autre, par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement » (Rice, 1984).

Ce terme est dérivé du mot grec «allelo» les uns des autres (Anglais, of one another) et de «patheia» de souffrir (Anglais, suffering) et indique l'effet préjudiciable de l'une sur l'autre, c'est à dire l'inhibition de la croissance d'une plante par une autre grâce à la production et la libération de substances chimiques toxiques dans l'environnement (Heisey, 1997).

C'est un phénomène complexe, car il met en jeu, en plus des deux végétaux respectivement « producteur » et « cible » des molécules, un intermédiaire, le sol dont les caractéristiques abiotiques et biotiques (en particulier la microfaune) sont fondamentales pour l'expression de ce potentiel allélopathique (Gallet & Pellissier, 2002). Cette complexité explique d'ailleurs les nombreuses controverses qui existent encore concernant l'importance écologique de ces interactions, ainsi que la difficulté à les démontrer.

Ces composés biochimiques sont appelés composés allélochimiques. Ils peuvent être classés en grande partie comme métabolites secondaires, qui sont généralement considérés comme étant des composés ne jouant aucun rôle dans le processus du métabolisme essentiels à la survie des plantes (Gomez & Canham, 2008). On trouve parmi ces composés des acides phénoliques, des flavonoïdes, des terpénoïdes, des alcaloïdes, et des glucosinolates. Ces produits allélochimiques sont présents dans pratiquement tous les tissus de la plante ; des fruits, des fleurs, des feuilles en passant par la tige aux racines et rhizomes. Aussi au niveau du pollen et des graines. Ils sont libérés de la plante à l'environnement au moyen de quatre processus écologiques : volatilisation, lixiviation, exsudat racinaire et décomposition des résidus de la plante. Les interactions allélopathiques sont souvent le résultat d'action jointes de plusieurs composés différents. Les activités biologiques des plantes réceptrices sont

dépendantes de la concentration des produits allélochimiques c'est-à-dire qu'il n'y a émission d'une réponse que lorsque la concentration en produits allélochimiques atteint un certain seuil (Gomez & Canham, 2008).

### 3. 1. Effets des substances allélochimiques sur les plantes

La libération des substances organiques par divers végétaux peut se révéler toxique (Parry, 1982). Les substances chimiques synthétisés par les plantes allélopathiques qui exercent des influences sur d'autres plantes sont appelées allélochimiques. Ces molécules allélochimiques sont classées comme des métabolites secondaires et produits dérivés de la principale voie métabolique de la plante. Souvent, leur fonctionnement dans la plante est inconnu. Cependant, certains allélochimiques sont également connus pour leurs fonctions structurales (par exemple, comme intermédiaires de lignification) ou pour leurs rôles dans la défense contre les herbivores (Corcuera, 1993) et les agents pathogènes des plantes (Niemeyer, 1988).

L'exposition des plantes sensibles aux allélochimiques peut affecter leur germination, leur croissance et leur développement. En effet, la germination des graines est alors retardée ou le développement des plantes est inhibé. Souvent les variations morphologiques sont observées aux premiers stades de développement : des effets sur l'allongement de la tige et de la racine. Ces variations peuvent être observées au stade post-levée sur le développement des pousses et des racines (Kruse *et al.*, 2000).

De nombreux métabolites secondaires peuvent participer à ces interférences. Parmi les espèces ligneuses connues pour synthétiser et libérer des substances toxiques dans leur environnement, le noyer (*Juglans nigra* L.) est sans conteste l'espèce dont les effets négatifs sont connus et étudiés depuis longtemps (Davis, 1928). D'autres exemples concernent les plantes de milieux désertiques ou semi-désertiques, les feuilles de la plante buissonnante *Encelia farinosa* Gray ex Torr., produisent une toxine de nature phénolique qui inhibe la croissance des plantes annuelles et évite ainsi la compétition pour l'eau. De même, certains buissons ligneux relâchent des composés phénoliques hydrosolubles qui, en synergie avec des terpènes, bloquent tout développement de la couverture herbeuse jusqu'à une distance d'un ou deux mètres (Macheix *et al.*, 2005).

Sasikumar *et al.* (2001), ont identifié les composés allélochimiques dans les extraits de l'écorce et les feuilles de 4 espèces d'*Eucalyptus* (*E. tereticornis* Sm., *E. camaldulensis*

Dehnh., *E. polycarpa* F. Muell et *E. microtheca* F. Muell), il s'agit alors des composées phénoliques (les acides : catechol, coumarique, ferulique, gallique, gentisique, hydroxybenzoïque, syringique et vanillique). La catechine et l'acide hydroxybenzoïque sont des molécules identifiées dans l'hydrolysate des frondes de la fougère femelle (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth.), elles sont susceptibles d'être responsables du retardement de la germination *in vitro* de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) (Pellisier, 1993).

Les effets visibles des substances allélopathiques sur les plantes (réduction de croissance, échec de germination des semences) ne sont que des effets secondaires des changements qui ont lieu à l'échelle cellulaire. Parmi les effets primaires, un changement dans la dynamique de la végétation, en modifiant le cycle de l'azote (Rice, 1992), la disparition d'un stade de végétation (Rice, 1984), des effets sur la division et l'élongation cellulaire (Muller, 1966) et sur la synthèse des protéines et des acides nucléiques (Camron & Julian, 1980 ; Baziramakenga *et al.*, 1997). Ainsi les graines de *Brassica* en présence de cinéole voient chuter l'index mitotique, indiquant une inhibition de la prolifération des cellules au niveau des racines. En fait, une inhibition de la synthèse d'ADN dans les noyaux du méristème apical des racines est soupçonnée (Koitababashi *et al.*, 1997). La réduction de l'activité photosynthétique de diverses espèces végétales a été mise en évidence en présence de substances allélopathiques. La photosynthèse peut être altérée par différents mécanismes directement au niveau des chloroplastes (Einhellig *et al.*, 1993) ou indirectement sur l'ouverture des stomates (Einhellig & Schon, 1982 ; Chiapusio *et al.*, 2002). Ces molécules allélochimiques influent notamment sur le taux d'oxygène dans les plantes (Inderjit & Duc, 2003 ; Blum, 2005). Par exemple, l'acide cinnamique et l' $\alpha$ -pinène abaissent le taux de l'oxygène dans les tissus de soja (Penuelas *et al.*, 1996). Beaucoup de classes de monoterpènes volatils inhibent la croissance végétale comme le 1,8-cinéole, le 1,4-cinéole, le pulegone, l' $\alpha$ -pinène et le  $\beta$ -pinène.

Selon Macheix *et al.* (2005), les phénomènes d'allélopathie peuvent concerner le contrôle de la croissance des mauvaises herbes par des plantes de grandes cultures comme le blé, le riz et certaines Légumineuses où peuvent intervenir des acides phénoliques et des flavonoïdes ou leurs produits d'oxydation. Ces propriétés peuvent trouver des applications agronomiques et écologiques en permettant la stimulation ou l'inhibition sélective de la germination et de la croissance des plantes intéressantes pour l'homme.

Il faut souligner la capacité des substances allélopathiques à rester actives dans le sol après la disparition de la végétation qui les a produites. Ainsi, Timbal (1994), voit l'allélopathie (contrairement à la compétition pour les ressources) comme un phénomène qui peut continuer à influencer la croissance des semis même lorsque son origine n'existe plus.

### 3. 2. Voies de libération des substances allélochimiques

Les substances allélochimiques sont libérées dans l'environnement au moyen de quatre processus écologiques :

- **Volatilisation** : la libération des substances toxiques volatiles par les plantes est un phénomène écologiquement plus important dans les milieux arides et semi-arides. Les substances émises par cette voie sont le plus souvent des monoterpènes. Les plants du genre *Salvia* des écosystèmes désertiques sont connus pour produire des composés volatils tels que le camphre, le 1-8cinéole, les  $\alpha$ -pinène et  $\beta$ -pinène ou encore les diterpènes. L'action inhibitrice est exercée par ces plantes sur la croissance des herbes de leur voisinage. Par exemple, le cinéol volatilisé puis stocké dans les sols inhibe la prolifération cellulaire des racines de *Brassica* ssp. Mais son effet biologique est fortement dépendant des conditions climatiques car cette molécule est facilement lessivable (Koitababashi *et al.*, 1997).
- **Exsudation racinaire** : on appelle exsudat racinaire toute substance organique soluble et insoluble libérée dans le sol par les racines saines ou lésées. L'exsudation racinaire présente un intérêt particulier pour les phénomènes allélopathiques parce qu'il s'agit d'une voie de libération directe des toxines dans la rhizosphère, pouvant ainsi potentiellement influencer la composition de la flore microbienne (Chiapusio *et al.*, 2002).
- **Le lessivage** : le lessivage des tissus végétaux, principalement des feuilles par la pluie, le brouillard ou la neige conduit à la dissolution et au transport de constituants organiques. La grande majorité des substances allélopathiques peut être lessivée, y compris les terpènes, les alcaloïdes et les substances phénoliques (Tukey, 1970).
- **Décomposition des résidus végétaux** : les substances potentiellement allélopathiques étant présentes dans tous les tissus de plante, la décomposition des résidus végétaux entraîne leur libération dans le sol. Des extraits aqueux de litière de certains conifères (*Picea mariana*, *Pinus resinosa* et *Thuja occidentalis*) inhibent la germination et la croissance juvénile de diverses espèces colonisatrices des terres abandonnées par l'agriculture (Jobidon, 1986 ; Reigosa *et al.*, 1996).

La synthèse des substances allélopathiques, comme tous les métabolites secondaires, est très sensible aux facteurs de l'environnement, qu'ils soient de nature physique, chimique ou biologique. De plus, ces composés participent activement aux interactions de la plante avec son environnement, soit en jouant le rôle de signaux de reconnaissance vis-à-vis de certains micro-organismes, soit en lui permettant de résister à divers agressions, d'origine biologique ou non (Macheix *et al.*, 2005). L'augmentation des composés allélopathiques phénoliques et terpenoïdes sous stress environnementaux est bien documentée (Kim *et al.*, 2000 ; Ballaré *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1995).

### 3. 3. Signification écologique des substances allélochimiques

Les conséquences écologiques des différentes interactions plantes-environnement sont importantes d'une part à l'échelle restreintes d'un écosystème ou d'une niche écologique et d'autre part à plus grande échelle. Comme par exemple dans l'adaptation des végétaux à l'altitude et leur répartition. Ces différents aspects permettent de souligner l'importance des allélochimiques, qu'il soit constitutifs ou qu'ils s'accumulent à la suite de différents stress. Ceux-ci jouent un rôle essentiel dans l'équilibre de la plante au sein de son milieu naturel et dans ses capacités d'adaptation (Macheix *et al.*, 2005).

Les exemples de phénomènes allélopathiques connus sont très nombreux. On les observe entre plantes-plantes tels que les plantes cultivées, les plantes spontanées ou encore entre ces deux catégories (Pousset, 2009). On les observe également entre plantes-insectes et entre plantes-microorganismes ou entre microorganismes-microorganismes.

D'après plusieurs auteurs l'allélopathie est l'influence d'une espèce sur une autre. Ce phénomène survient dans des conditions naturelles et est exercée par des moyens chimiques autres que ceux nutritionnels. Dans les forêts, la végétation adventice exerce des effets de concurrence sur les jeunes arbres au niveau des parties aériennes et des racines. Ceux-ci sont engendrés par l'exsudation de substances biochimiques inhibitrices de la germination ou du développement des jeunes plantes (Schütz, 1990).

C'est ainsi que l'allélopathie joue un rôle très important dans la répartition des espèces. En effet, la production de toxines est positivement liée à l'intensité du stress que subit la plante (Blanco, 2007). Dans le cas d'un manque de ressource, le stress subit par la plante entraîne la production de toxines, qui deviennent alors une arme dans la compétition pour la ressource, car elles nuisent au développement des compétiteurs de la plante. La production de

toxines peut aussi être due aux radiations UV ou aux altérations physiques causées à la plante (par les herbivores par exemple). Il existe alors une pression de sélection très forte entre les végétaux d'une même communauté pour résister aux toxines des autres. Seules les espèces ayant réussi à se développer malgré la présence des toxines sont encore présentes dans le milieu (Inderjit *et al.*, 2008). Les espèces vivant à proximité sont donc le résultat d'une longue coévolution.

Selon Lefebvre *et al.* (2009), la connaissance des mécanismes allélopathiques peut être appliquée à l'agriculture car l'utilisation des toxines présente une alternative non négligeable à l'emploi de pesticides. En effet, c'est une méthode efficace (rendement nettement amélioré), économique (toxines souvent obtenues à partir de la décomposition des cultures précédentes) et naturelle (composés très vite dégradés) de lutter contre les mauvaises herbes, les maladies pathogènes ou encore les insectes ravageurs (Farooq *et al.*, 2011).

Plusieurs espèces végétales synthétisent des molécules (terpéniques ou phénoliques) capables d'inhiber la germination et la croissance des plantes avoisinantes ou de répondre à une attaque d'insectes pour interagir avec son environnement. L'allélopathie peut être directe, par la culture de plantes vivantes, ou indirecte par le dégagement de produits lors de la décomposition des plantes. Ces composés naturels présents dans certaines plantes aromatiques et leurs huiles essentielles se révèlent toxiques dès lors qu'une menace se présente et peuvent agir comme des herbicides naturels. Ainsi, le rôle joué par les substances allélochimiques est un moteur important de la dynamique des écosystèmes.

Les études phytochimiques portées sur la famille des rutacées sont nombreuses et se focalisent généralement sur le genre *Citrus* et le genre *Ruta*. Elles se distinguent cependant, par leurs feuilles glanduleuses ponctuées, la production de limonoïdes, et la présence ordinaire dans le parenchyme et le péricarpe de cavités sécrétrices contenant des composés organiques volatiles. Plusieurs aperçus bibliographiques sur la variabilité phytochimique considèrent cette famille comme très productrice d'huiles essentielles (Inigo, 1981 ; Baser *et al.*, 1996 ; Bagchi *et al.*, 2003 ; Khadhri *et al.*, 2014). Par ailleurs, les études portées sur les effets allélopathiques sont fort rares.

*Famille des Rutaceae : Caractéristiques du genre Ruta*

---

*Partie 1 - Chap. IV*

### 1. Aperçu sur la famille des Rutaceae

La famille des Rutacées est une famille de plantes dicotylédones. Selon Watson & Dallwitz (1992), elle comprend 900 espèces réparties en 150 genres. Ce sont des arbres, arbustes aromatiques, plus rarement herbes avec épines sur le tronc, sur les branches et parfois sur les rachis foliaires, dont l'aire de distribution s'étend aux régions tropicales et tempérées chaudes. (Spichiger *et al.*, 2004). Aujourd'hui la famille est plus grande, ainsi selon Stevens (2001), elle comprend 161 genres et plus de 1815 espèces.

Les Rutacées appartiennent à l'ordre des Sapindales qui sont nettement monophylétiques, comme l'indiquent les synapomorphies des feuilles composées pennées (devenant rarement composées palmées, trifoliolées, ou unifoliées) et des fleurs à disque nectarifère distinct. Ce sont des plantes ligneuses, à feuilles alternes exstipulées, et à petites fleurs 4 ou 5 mères, à pièces du périanthe imbriquées. L'ordre comprend 13 familles et environ 5800 espèces. Les analyses récentes des séquences rbcL suggèrent que l'ordre appartient au complexe des Rosidées et pourrait être le groupe frère des malvales (Judd *et al.*, 2002).

Les *Rutaceae* ont été étudié morphologiquement par Engler (1896, 1931) ; Moore (1936) ; Scholz (1964) ; Tilak & Nene (1978), moléculairement par Chase *et al.* (1999) ; Scott *et al.* (2000) ; Samuel *et al.* (2001) ; Morton *et al.* (2003), et biochimiquement, en raison de leur diversité remarquable en composés chimiques secondaires par Price (1963) ; Fish & Waterman (1973) ; Waterman (1975, 1983, 1990) ; Gray & Waterman (1978) ; Waterman & Grundon (1983) ; Kong *et al.* (1986) ; Da Silva *et al.* (1988) ; Zakaria (2001). Cependant, les différents types de caractères ont mené à contraster des conclusions systématiques (Salvo *et al.*, 2008). Il s'agit en général de plantes ligneuses, parfois épineuses souvent xérophytes et fréquemment aromatiques.

Cette famille peut être divisée en deux sous-familles : les Rutoïdées et les Aurantioïdées (Web master 1).

- Les Rutoïdées comprennent des genres comme *Ruta*, vénéneux et aromatique, *Dictamnus*, dont on extrait des produits utilisés en parfumerie, *Pilocarpus*, également appelé *Jaborandi*, aux propriétés diurétiques et sudorifiques, *Xantoxylum*, aux fruits et à l'écorce aromatiques, *Amyris* du Venezuela, au bois très lourd, et *Phellodendron*, dont l'écorce donne un liège d'une qualité inférieur à celui de *Quercus suber*.

- Les Aurantioïdées quant à eux forme un groupe de plantes sempervirente d'une très grande importance économique pour leurs fruits ; les agrumes. Ceux-ci donnent des fruits d'une très grande valeur alimentaire, surtout pour leur contenu en vitamine C, que l'on peut consommer frais dans une large mesure mais qui sont également utilisées pour fabriquer des confitures, des bonbons, des boissons, des liqueurs et dont on extrait de l'acide citrique, du calcium ou du citrate, et surtout des huiles essentielles utilisées en parfumerie.

## 2. Position des Rutaceae dans les différents systèmes de classifications

La famille des Rutaceae est souvent placée dans l'ordre des Rurales (Takhtajan, 1997 ; Dahlgren, 1989 ; Thorne, 1992), ou dans les Sapindales selon Cronquist (1993). Cependant, dans les traitements systématiques des Rutaceae, Engler (1896, 1931) a reconnu sept sous-familles : Rhabdodendroideae, Aurantioideae, Flindersioideae, Spathelioideae, Dictyolomatoideae, Rutoideae, et Toddalioideae. Il a défini ces sous-familles principalement par les caractères du gynécée et le type de fruits en particulier. Bien que dans les classifications modernes (Takhtajan, 1987 ; Dahlgren, 1989 ; Thorne, 1992 ; Cronquist, 1993), les Rhabdodendroideae ont été exclus des Rutacées, les six autres sous-familles ont été retenues mais pas toujours avec les mêmes circonscriptions. Takhtajan (1987) a reconnu les six sous-familles. Thorne (1992), a combiné Toddalioideae avec Rutoideae faisant ainsi cinq sous-familles. Dahlgren (1989) et Cronquist (1993), n'ont mentionné aucune sous-famille, mais Cronquist conçoit Flindersioideae comme un synonyme de Rutaceae.

Une étude des données rbcL, a appuyé l'inclusion des Rutaceae dans les Sapindales (Gadek *et al.*, 1996) en regroupant la famille avec les Simaroubaceae, Meliaceae, Cneoraceae, et Ptaeroxylaceae, ce dernier inclut dans les Sapindaceae par Cronquist en 1988. Cependant, APG I (1998) classe les Sapindales dans le clade des Eurosids II où il est considéré comme un groupe frère avec l'ordre des *Malvales*. APG II (2003) inclut l'ordre dans le groupe des Rosidées 3 qui définit des espèces hypogynes gamocarpiques à feuilles composées (Spichiger *et al.*, 2004). Ainsi, APG III (2009) et APG IV (2016) parviennent à placer les Rutaceae dans le superordre des Malvids (Figure 14) où les deux ordres (Sapindales et Malvales) sont isolés, alors qu'ils représentaient un groupe frère dans les classifications précédentes.

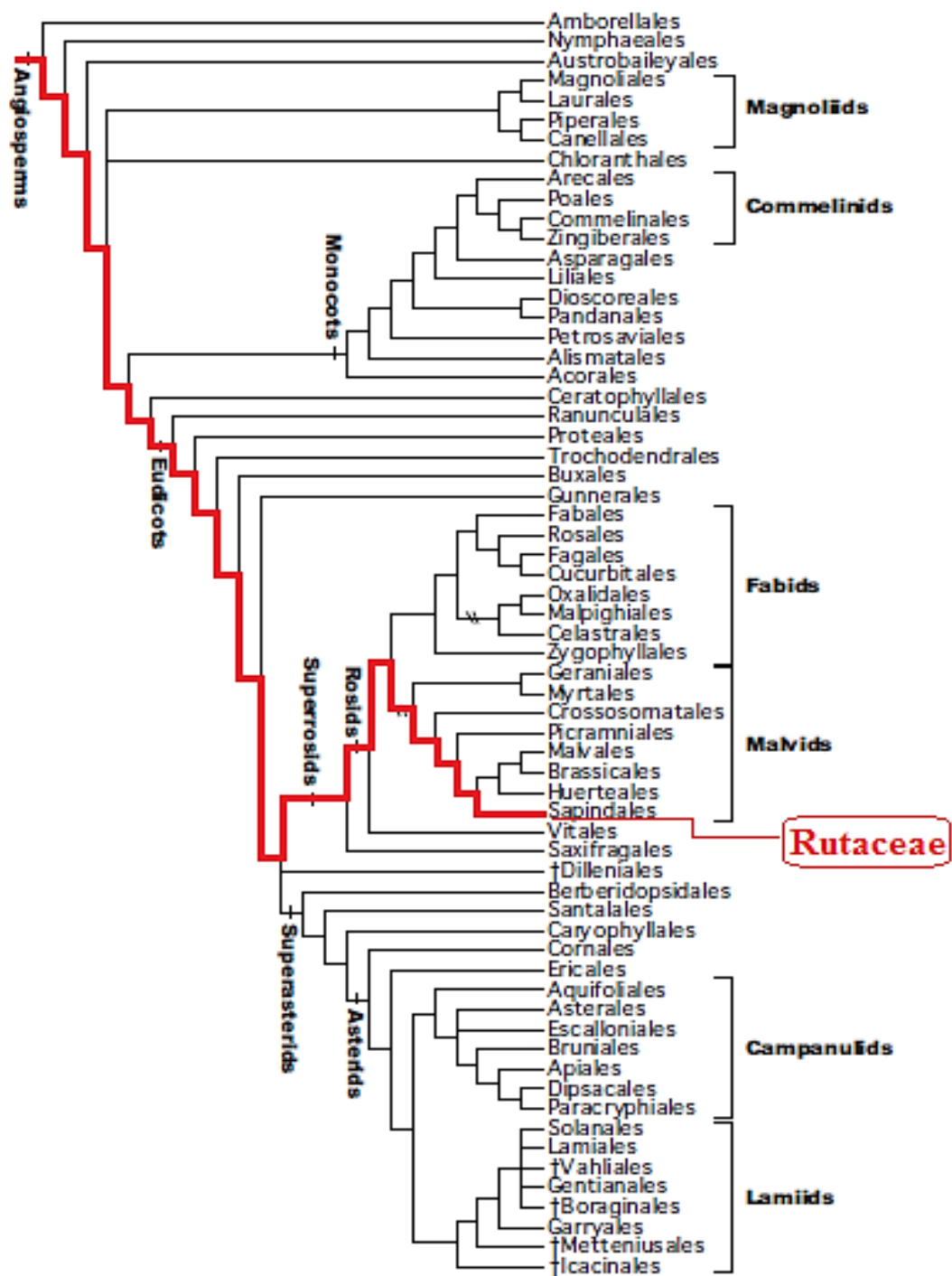


Figure 14 : Classification des *Rutaceae* selon APG IV (Chase *et al.*, 2016).

La classification la plus complète des Rutaceae, (Engler, 1896 ; 1931) a proposé l'inclusion de *Dictamnus* dans Ruteae. Cependant, dans son étude sur la circonscription de Ruteae et *Ruta*, Salvo *et al.* (2008), constate que l'avancé de la phylogénie par cpDNA (Plastome) soutient fermement la monophylie d'un clade formé par *Ruta*, *Boenninghausenia*, *Thamnosma*, *Haplophyllum* et *Cneoridium* (Figure 15), tandis que *Dictamnus* est intégré dans un clade comprenant des membres de Zantoxyleae, Diosmeae et Toddalioideae.

Les cinq genres appartenant à la tribu de Ruteae possèdent une même origine dans l'arbre moléculaire (Figure 15). Ils partagent un certain nombre de traits morphologiques et phytochimiques, incluant la présence des fleurs actinomorphes, blanc crème à jaune vif (Engler 1896,1931) ; un taux élevé de lignanes (Waterman, 1983 ; Da Silva *et al.*, 1988); une classe spécifique des coumarines et des acridones (Waterman, 1975); Par conséquent, ces genres semblent former un groupe taxonomique cohérent.

Les huit espèces actuellement attribuées au genre *Ruta* forment un clade fortement soutenu qui est frère à un clade constitué par *Thamnosma* et *Boenninghausenia*, tandis que *Haplophyllum* est frère à *Cneoridium* (Salvo *et al.*, 2008). *R. chalepensis* et *R. angustifolia* forment un clade frère à *R. graveolens* ; de même, ces trois espèces forment un groupe proche à *R. corsica* (clade I). Les trois espèces en provenance des îles Canaries (*R. pinnata*, *R. microcarpa*, et *R. oreojasme*) forment un clade fortement soutenu. Cependant la relation entre *R. montana* (clade II ; Figure 15) et les deux autres clades (clade I et clade III) reste en suspens.

*Plastome : matériel génétique qui se trouve dans les plastes des cellules végétales (chloroplastes) et qui est équivalent au génome des cellules.*

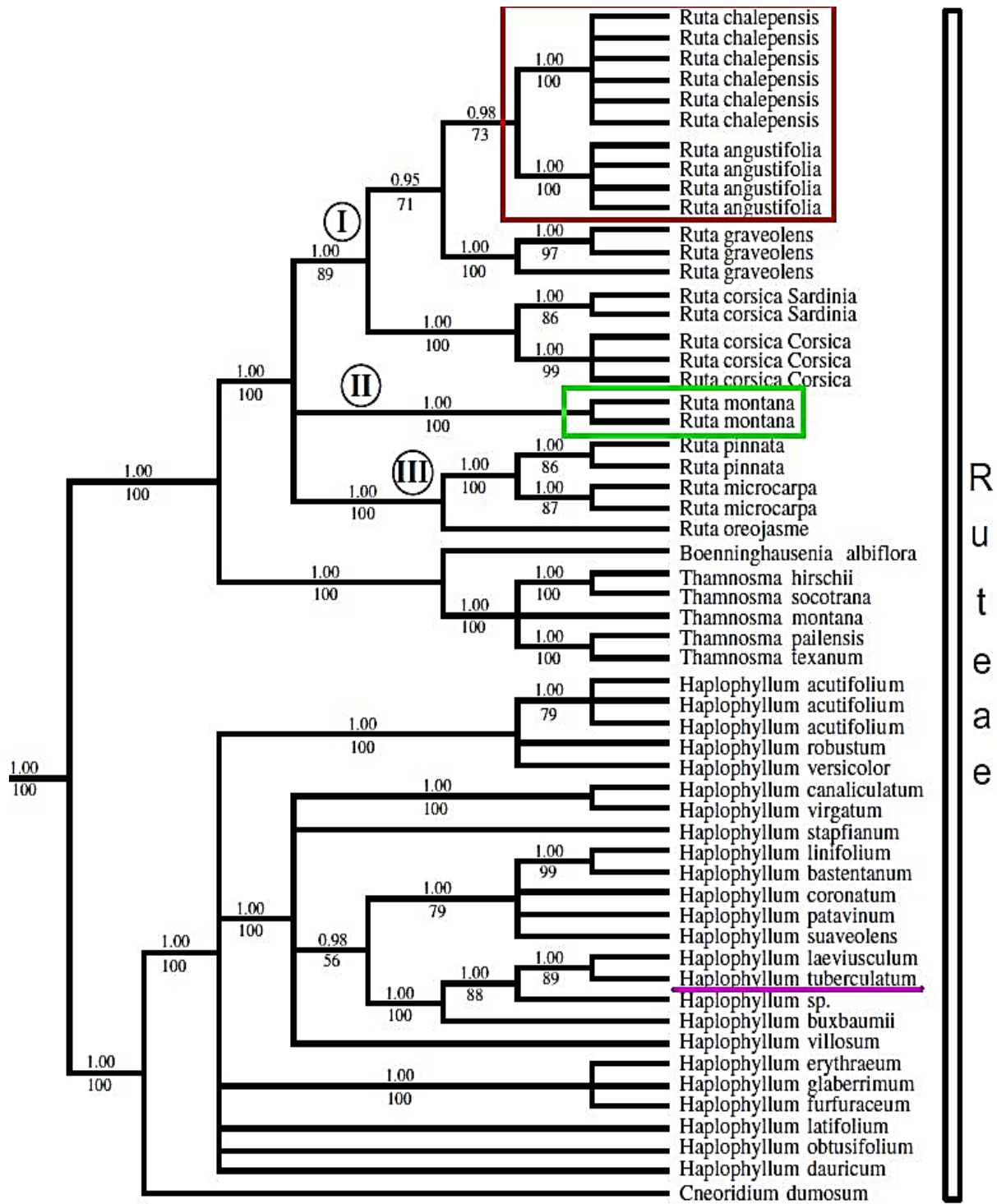


Figure 15 : Arbre phylogénétique de la tribu *Ruteae* par Salvo *et al.* (2008).

### 3. Aperçu sur le genre *Ruta*

Le nom *Ruta* correspond au grec rhotê ; ce sont des plantes originaires du pourtour méditerranéen et du Moyen Orient mais qui ont été acclimatées dès le Moyen Age dans les régions tempérées plus froides de l'Europe. Le genre *Ruta* appelé communément en Algérie par "fidjel" est représenté par *Ruta montana* (Clus.) L., *Ruta chalepensis* ssp. *latifolia* (Salisb.) Lindb et *Ruta chalepensis* ssp. *angustifolia* (Pers.) P. Cout. dans la flore de l'Algérie (Quezel & Santa, 1962). La plante est considérée comme autochtone en Afrique du Nord et en Europe du Sud (Dob & Dahmane, 2008). Les Espagnols et les Portugais les ont introduites au 16<sup>ème</sup> siècle en Amérique du sud. Les Rues sont en effet des plantes médicinales traditionnelles en Europe depuis l'époque gréco-romaine. Ce sont des plantes un peu délaissées en phytothérapie moderne car considérées, à juste titre, comme potentiellement trop toxiques. Ce genre croît spontanément dans les lieux arides et ensoleillés. La propagation se fait par semis, bouture ou division racinaire.

### 4. Ecologie des espèces du genre *Ruta*

Espèces originaire de la méditerranée, le genre *Ruta* est largement répandue en Europe méridionale ; Asie occidentale ; Afrique septentrionale (Figure 16). Elle est bien connue au nord d'Algérie sous le nom « Fidjel », qui existe à l'état spontané dans les zones de montagnes de l'intérieur jusqu'à l'Atlas Saharien (Quezel & Santa 1962). Ce sont des plantes hermaphrodites qui se développent sur des sols légers, secs, calcaires, basiques et bien exposés au soleil caractérisant ainsi une formation végétale de type Chaméphytaie / Hémicryptophytaie. Le type de reproduction privilégié est l'entomogamie et le mode de dissémination des graines barochore. La multiplication végétative se fait par semis ou par boutures (Monterde, 1986), propagation des semences au printemps et le bouturage en fin d'été. La période de floraison est de mars à juin. Ces espèces ne manquent pas d'originalité mais elles ont l'inconvénient de dégager une odeur forte et très désagréable comme la Rue (*Ruta graveolens*). Elles sont considérées comme répulsives pour les insectes, notamment les pucerons (Lamnaour, 2006).



## 5. Présentation des espèces étudiées

### 5.1. *Ruta chalepensis* L.

#### 5.1.1. Caractéristiques morphologiques

Plante vivace, herbacée atteignant environ 1m de haut à tiges ligneuses à la base, rameuses, cylindriques, dures, glabres, d'un vert glauque (Lamnaouer, 2006), garnies de feuilles alternes pétiolées d'un vert plus ou moins jaunâtre, découpées en segments ovale elliptiques et finement glanduleuses (Quezel & Santa, 1962), composée de nombreuses folioles obtuse, quelques fois presque linéaires. Bractées grandes, ovales ou lancéolées, souvent en cœur à la base, beaucoup plus larges que le rameau ou le pédoncule qui les porte (Bock, 2009) (Figure 17).

Les fleurs de 8 à 10 cm sont disposées en corymbe à l'extrémité des tiges et des rameaux (Quezel & Santa, 1962). Leur calice est court, glabre, à quatre sépales ovales et aigues. La corolle jaune à quatre ou cinq pétales concaves, ovales et ciliés fimbriés sur les marges, les étamines très ouvertes (Figure n° 18).

Le fruit est une capsule allongée 6 – 7 X 5 – 6 mm à 4 – 5 lobes réunis (Figure 19), obtus et presque aigus, à pédicelle atteignant 5 – 10 mm (Quezel & Santa, 1962).

Selon Quezel et Santa (1962), il existe en Algérie deux sous espèces de *Ruta chalepensis* (Figure 20) :

- *Ruta chalepensis* ssp. *angustifolia* (Pers.) P. Cout : Franges des pétales aussi longues que la largeur de ceux-ci, bractées de l'inflorescence très petites 1-1.5 mm ; se trouve dans toute l'Algérie.
- *Ruta chalepensis* ssp. *latifolia* (Salisb.) Lindb. : Franges des pétales égalant au plus la demi largeur de ceux-ci, bractées ovales largement foliacées, longues de 3-4 mm ; se trouve dans toute l'Algérie sauf sur les hauts plateaux et l'atlas saharien aride.

Toutefois, Dobignard et Chatelain (2011) élèvent ces deux sous espèces au rang d'espèces en leur attribuant le nom de *Ruta angustifolia* Pers. (*Ruta chalepensis* ssp. *angustifolia* (Pers.) P. Cout) et *Ruta chalepensis* L. (*Ruta chalepensis* ssp. *latifolia* (Salisb.) Lindb.).



**Figure 17** : Feuilles de *Ruta chalepensis* L.  
(Cliché Bennaoum, 2011).



**Figure 18** : Fleur de *Ruta chalepensis* L.  
(Cliché Bennaoum, 2011)



**Figure 19** : Le fruit en capsule de *Ruta chalepensis* L. (Cliché Bennaoum, 2011).



**Figure 20** : Différence morphologique entre les deux sous espèces au niveau de la bractée (Cliché Bennaoum, 2012).

**A** : *Ruta chalepensis*ssp. *latifolia* ; **B** : *Ruta chalepensis* ssp. *angustifolia*.

### 5.1.2. Synonymies

➤ Taxonomiques

- *Ruta chalepensis* ssp. *angustifolia* (Pers.) P. Cout : *Ruta bracteosa* DC., *Ruta angustifolia* ssp. *bracteosa*, *Ruta angustifolia* Pers.
- *Ruta chalepensis* ssp. *latifolia* (Salisb.) Lindb : *Ruta macrophylla* Sol. , *Ruta chalepensis* ssp. *bracteosa*, *Ruta latifolia* Salisb., *Ruta chalepensis* L.

➤ Noms commun

Arabe : Fijel, Fidjel, Fidjela Aourmi

Français : Rue de Chalep, Rue d'Alep

Anglais : Fringed Rue

Espagnole : Ruda, Ruda bracteosa

Italien : Ruta d'Aleppo

Allemand : Gefranste Raute.

### 5.1.3. Classification botanique

➤ Pré-phylogénétique

**Règne** : Plantae

**Embranchement** : Spermatophyta

**Sous-embranchement** : Angiospermae

**Classe** : Dicotylédones

**Sous-classe** : Dialypétales

**Série** : Disciflores

**Ordre** : Sapindales

**Famille** : Rutaceae

**Sous-famille** : Rutoideae

**Genre** : *Ruta*

**Espèce** : *Ruta chalepensis* L.

➤ Phylogénétique

**Règne** : Plantae

**Sous-règne** : Tracheobionta

**Embranchement** : Angiospermae

**Sous-embranchement** : Eu Angiospermae

**Classe** : Eudicots

**Sous-classe** : Core eudicots

**Série** : Rosids

**Supe-ordre** : Malvids

**Ordre** : Sapindales

**Famille** : Rutaceae

**Sous-famille** : Rutoideae

**Genre** : *Ruta*

**Espèce** : *Ruta chalepensis* L.

## 5.2. *Ruta montana* (Clus) L.

### 5.2.1. Caractères morphologiques

Plante vivace, de 20 à 40 cm à tiges glabres, cylindrique, très finement striées, très rameuses (Bock, 2009), garnies de feuilles pétiolées, glauques, finement découpées en segments linéaires (Quezel & Santa ; 1962). Elle est composée de folioles très petites, étroites, aiguës et glabres ; la foliole terminale un peu plus large que les autres et obtuse, la supérieure simplement ailée (Figure 21).

Les fleurs petites (5 – 6 mm) présentent un corymbe terminal, composé presque d'épis particuliers, unilatéraux, sur lesquels les fleurs sont alternes, pédiculés et unies. Chacune à leur base des bractées longues et tubulées. Le calice est glabre, ainsi que la corolle, les pétales denticulés sur les marges, très peu ouverte et nue ; les étamines un peu plus longues que la corolle (Figure 22).

Le fruit est une capsule glanduleuse (3,5 x 4 mm) à 4 loges obtuses très brièvement pédicellées (Quezel & Santa, 1962) (Figure 23).



**Figure 21** : Feuilles de *Ruta montana* (Clus) L.  
Cliché Bennaoum (2011).



**Figure 22** : Fleurs de *Ruta montana* (Clus) L.  
Cliché Bennaoum (2011).



**Figure 23** : Fruits en capsule de *Ruta montana* (Clus) L.

### 5.2.2. Synonymies

➤ Taxonomiques :

*Ruta tenuifolia* Vill., *Ruta sylvestris* Mill., *Ruta legitima* All., *Ruta graveolens* var. *montana*

➤ Nom commun

Arabe : Fidjel, Fidjela el djebeli

Français : Rue des montagnes

Anglais : Mountain Rue

Espagnole : Ruda de muntanya, Rudamontesina

Italien : Ruta montana

Allemand : Bergraute

### 5.2.3. Classification botanique

➤ Pré-phylogénétique :

**Règne** : Plantae

**Embranchement** : Spermatophyta

**Sous-embranchement** : Angiospermae

**Classe** : Dicotylédones

**Sous-classe** : Dialypétales

**Série** : Disciflores

**Ordre** : Sapindales, Rurales

**Famille** : Rutaceae

**Sous-famille** : Rutoideae

**Genre** : *Ruta*

**Espèce** : *Ruta montana* (Clus.) L.

➤ Phylogénétique :

**Règne** : Plantae

**Sous-règne** : Tracheobionta

**Embranchement** : Angiospermae

**Sous-embranchement** : Eu Angiospermae

**Classe** : Eudicots

**Sous-classe** : Coreeudicots

**Série** : Rosids

**Supe-ordre** : Malvids

**Ordre** : Sapindales

**Famille** : Rutaceae

**Sous-famille** : Rutoideae

**Genre** : *Ruta*

**Espèce** : *Ruta montana* (Clus.) L.

Sur le plan morphologique, les principaux caractères qui distinguent entre les trois espèces du genre *Ruta* sont les feuilles, la fleur et les lobes de la capsule. Le tableau ci-dessous (Tableau 02) résume les caractères morphologiques de chaque espèce.

**Tableau 02** : Caractéristiques morphologiques de trois espèces du genre *Ruta*.

	<i>R. montana</i> (Clus.) L.	<i>R. chalepensis</i> L.	<i>R. angustifolia</i> Pers.
<b>Folioles</b>	Feuilles glauques finement divisées en segments linéaires (2-3-pennatiséquées)	Feuilles vertes plus ou moins jaunâtres, ovales coupées en segments. Bi- pennatiséqué ou presque tri- pennatiséqué	Feuilles vertes étroites plus ou moins jaunâtres, ovales coupées en segments. Bi- pennatiséqué ou presque tri- pennatiséqué
<b>Contour des folioles</b>	Linéaire, 1 mm ou moins	Étroite oblongue, lancéolée et obovale.	Étroite oblongue, lancéolée et obovale.
<b>Inflorescence</b>	Racème de racèmes	Cymes pourvues de bractées, terminales ou à l'aisselle des feuilles supérieures, souvent réunies en corymbe	Cymes pourvues de bractées, terminales ou à l'aisselle des feuilles supérieures, souvent réunies en corymbe
<b>Bractées</b>	Etroit lancéolé	Cordées-ovales. Bractées foliaires largement ovales. Longueur 3-4 mm.	Lancéolé. Très petit. Longueur 1 - 1,5 mm
<b>Fleurs</b>	Bisexuées, Petite (5-6mm), 4 mères	Bisexuées (8-10 mm), 4 (5) mères	Bisexuées (8-10 mm), 4 (5) mères
<b>Sépales</b>	Lancéolé, acuminé, marges entières	Deltoïde ovale, subaiguë, marges entières	Lancéolé, Aiguë, marges denticulées
<b>Pétales</b>	Entières, Marges ondulées et denticulées, parfois spatulées	Ciliés fimbriés sur les marges	Long ciliés
<b>Pédicelles</b>	Plus court que la capsule	Égalise ou dépasse la capsule. 5-10 mm	Égalise ou dépasse la capsule. 5-10 mm
<b>Capsules</b>	Globulaire (3,5 à 4 mm). Glandes acuminées pointues (04 loges obtuses)	Glandes acuminées pointues (6-7 x 5-6mm)	Glandes acuminées pointues
<b>Graine</b>	Réniformes, brun foncé	Réniformes, brun foncé ou noir brunâtre	Réniformes, brun foncé ou noir brunâtre

# *Partie expérimentale*

---

*« Les erreurs sont les portes de la découverte »  
James Joyce, Ulysses (1922)*

*Matériels et méthodes*

---

*Partie 2- Chap.V*

## 1. Choix et localisation des sites d'étude

L'étude a été conduite dans deux zones différentes, la première continentale, sur un terrain vallonné du mont de Tessala à environ 10 Km de la ville de Sidi Bel Abbès et la seconde, littorale, à proximité de la région de Beni-Saf. Wilaya d'Ain Temouchent (Figure 24). Le choix des stations d'étude est basé selon les considérations suivantes :

- la présence des espèces étudiées ;
- l'accessibilité ;
- l'aspect général de la végétation et de la nature des sols sur les documents de synthèse ;
- la variabilité des conditions géomorphologiques ;
- la diversité des deux zones intégrant les faciès de végétation.

### 1.1. Zone de Tessala

La commune de Tessala fait partie d'un ensemble de communes montagneuses à cheval entre trois wilayas (Sidi Bel Abbès, Oran et Ain Témouchent). Ses coordonnées géographiques sont les suivantes :

$X1 = 35^{\circ}17'20.34''$ ,  $Y1 = 0^{\circ}51'54.67''$

$X2 = 35^{\circ}20'31.04''$ ,  $Y2 = 0^{\circ}42'54.96''$

Du point de vue géologique, la zone montagneuse de Tessala se caractérise par des formations de nappes de charriages du complexe crète-oligocène décrit par Dallaoui (1952) et des formations à dominance calcaire. Quelques affleurements durs de grès de calcaires pointent avec des semelles de gypse du Trias. La classe des pentes qui domine cette zone est celle de 12% – 25%.

Les monts de Tessala s'étalent sur 110946 ha et sont dans un état de dégradation avancé, du fait de la pression humaine. Ils sont essentiellement occupés par les formations végétales suivantes (Figure 25) :

- ✓ Forêt claire de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) et de chêne vert (*Quercus ilex*),
- ✓ Matorral de chêne vert et de chêne kermès (*Quercus coccifera*),

- ✓ Garrigue à chêne kermès (*Quercus coccifera*), calycotome (*Calycotome spinosa*) et palmier nain (*Chamaerops humilis*),
- ✓ Garrigue à calycotome, palmier nain et diss (*Ampelodesmos mauritanicus*),
- ✓ Les travaux de reboisements, en particulier le pin d'Alep qui fut associé à des espèces adaptées aux conditions du milieu, comme le caroubier (*Ceratonia siliqua*), le tamarix (*Tamarix gallica*) l'olivier (*Olea europea*), le lentisque (*Pistacia lentiscus*), le cyprès commun (*Cupressus sempervirens*) et le casuarina (*Casuarina equisetifolia*).
- ✓ Cultures céréalières et maraîchères.

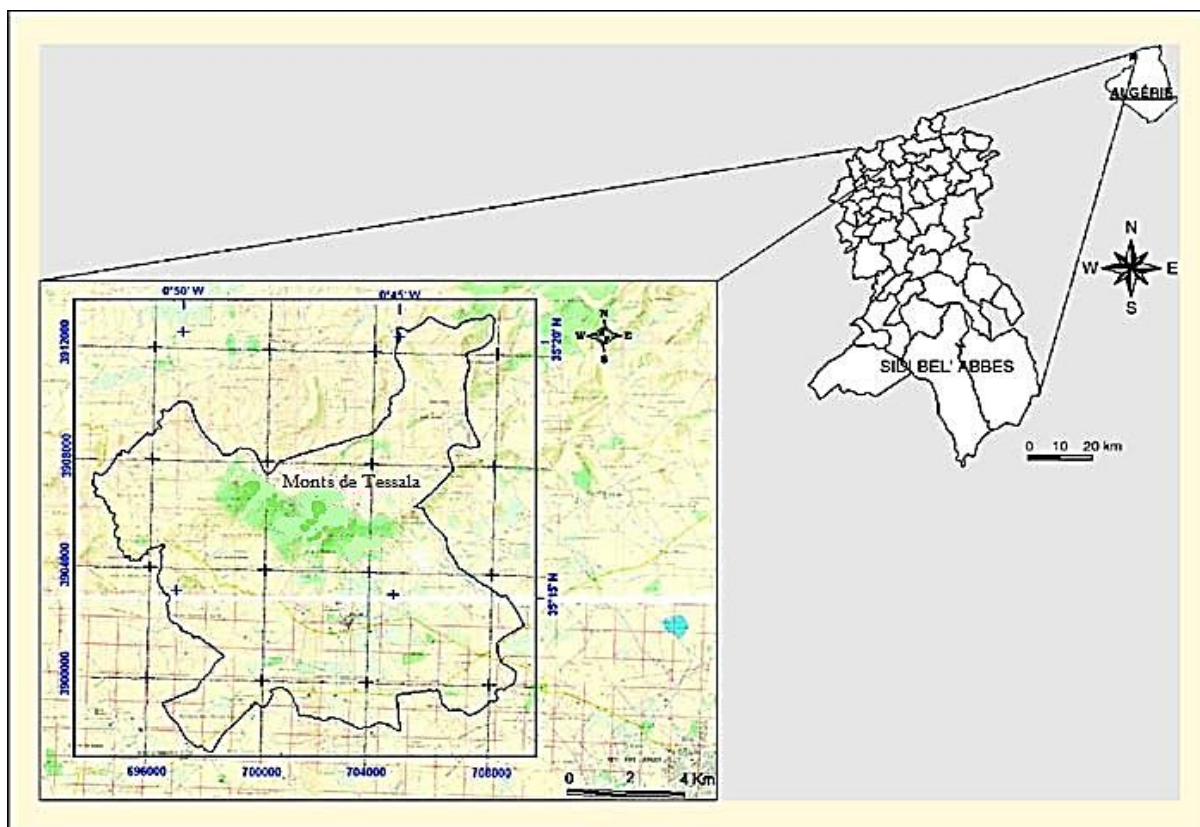


Figure 24 : Localisation de la zone de Tessala (Cherifi *et al.* 2011).

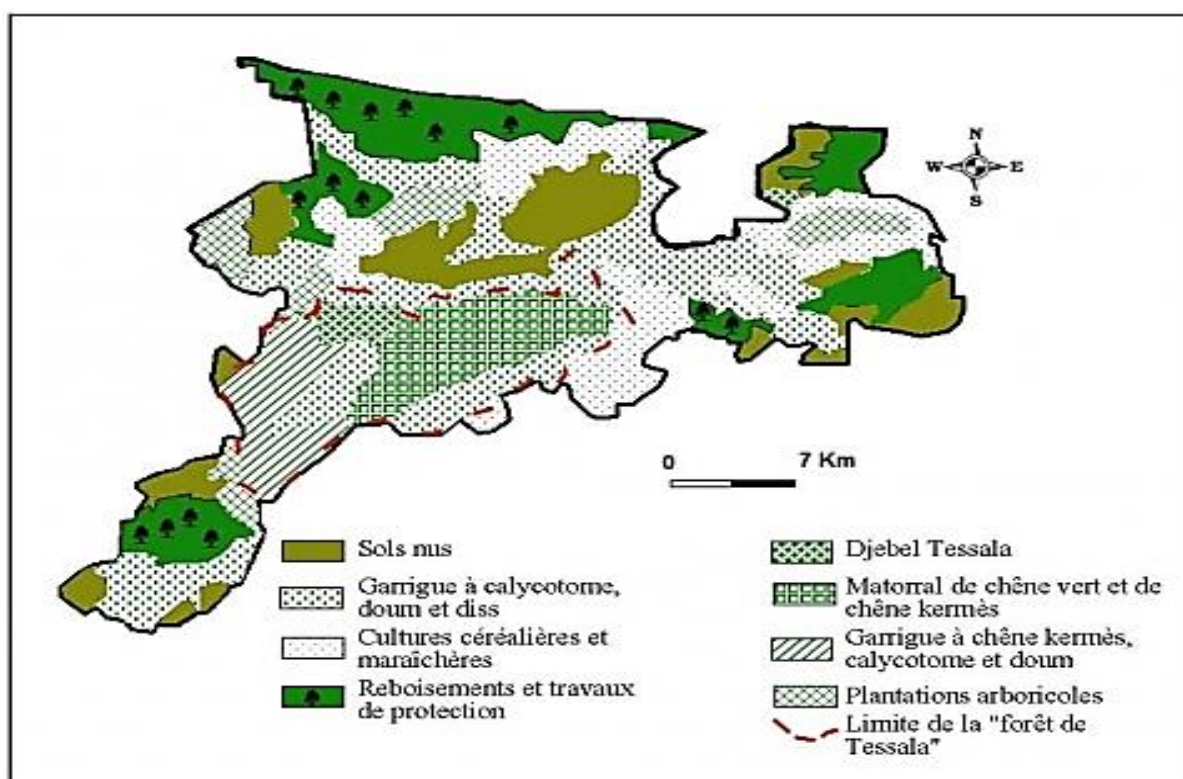


Figure 25 : Carte d'occupation des sols des monts du Tessala d'après Bachir Bouiadja *et al.* (2011).

## 1.2. Zone de Béni-Saf (station Sidi Djelloul)

La situation géographique spécifique de la zone d'étude (littorale) est défini par plusieurs classes d'altitudes ; du zéro mètre au bord de la mer, jusqu'à 409 mètre au Sud (A.N.A.T, 1994) (Figure 26).

Le substratum géologique de la région Béni Saf est constitué par des schistes primaires et des calcaires jurassiques. Le milieu est très hétérogène qui apparemment s'identifie avec une topographie qui est marquée par une pente variant entre 3% à 25%. Les versants tournés vers le Nord (en face de la mer) soit 3 025 ha sont en général plus humide et moyennement ensoleillés, tandis que les versants dirigés vers le Sud (3 137 ha) sont plus ou moins secs (Merioua, 2014).

Les principaux types de sols de la zone d'étude sont les sols peu évolués d'apport et les sols bruns calcaires sur roche mère marne schisteuses ou grés calcaire. Ils se caractérisent par une pauvreté en matière organique. Ce type de sols se trouve sous une végétation de type matorral (Merioua, 2014).

Les formations forestières occupent une superficie de 2843 ha, formées de forêts de Pin d'Alep (Figure 27). Le matorral et la broussaille, représentent 1853 ha et occupent toute la côte de la région de Béni Saf

La composition floristique est très remarquable par les espèces suivantes : *Ceratonia siliqua*, *Olea europea* ssp. *oleaster*, *Pistacia lentiscus*, *Tetraclinis articulata*, *Asparagus acutifolius*, *Calycotome spinosa*, *Phillyrea angustifolia*, *Ampelodesma mauritanicum*, *Chamaerops humilis*, *Lavandula dentata*, *Withania frutescens*, etc.

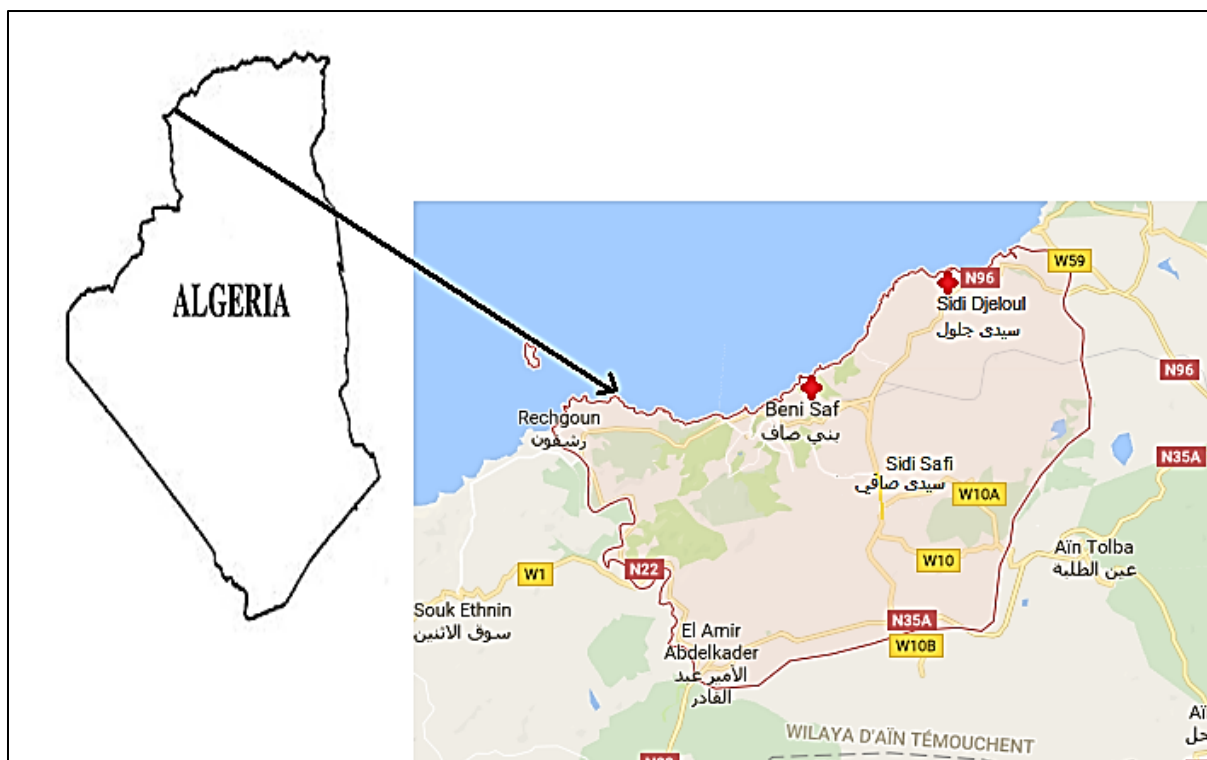


Figure 26 : Localisation de la zone de Béni Saf. (Carte Google Maps, 2017).

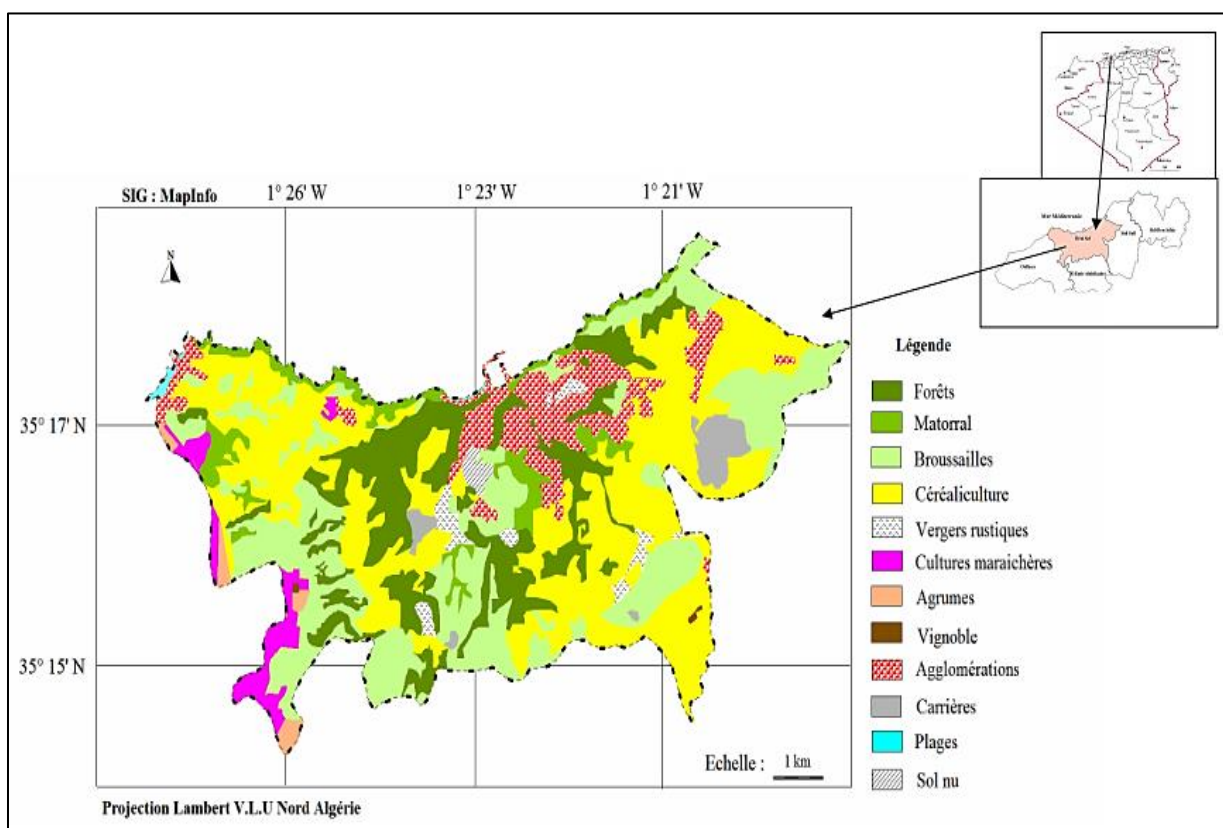


Figure 27 : Carte d'occupation des sols de la zone de Béni Saf d'après Merioua (2014).

## 2. Approche bioclimatique des stations d'étude

D'après les services de l'ONM de la wilaya de Sidi Bel Abbes, le climat de la région de Tessala est sec et froid en hiver où les températures minimales atteignent parfois  $-7,8^{\circ}\text{C}$  (température record). La région est sous gelée le mois d'octobre, novembre, décembre, janvier et février. Les précipitations sont faibles et irrégulières. Le climat est chaud en été avec des températures pouvant atteindre  $47^{\circ}\text{C}$  en juillet et août. Les vents soufflent le plus souvent de direction Nord – Ouest à Sud – Ouest. Par contre, la région de Beni Saf est sous un climat méditerranéen caractérisé par un été chaud et un hiver tempéré. Sur l'année, la température moyenne à Beni Saf est de  $19,1^{\circ}\text{C}$  et les précipitations sont en moyenne de 316,2 mm (Voir annexe 01).

Les températures moyennes enregistrées durant la période 1980-2013 révèlent un maximum de  $26,57^{\circ}\text{C}$  et  $25,01^{\circ}\text{C}$  au mois d'août et un minimum de  $9,49^{\circ}\text{C}$  et  $12,21^{\circ}\text{C}$  au mois de janvier, respectivement dans la région de Tessala et Béni Saf (Annexe 01). Quant aux températures extrêmes enregistrées, elles évoluent dans le même sens avec des maximums en juillet /août qui restent les deux mois les plus chauds et des minimums en janvier qui s'avère le mois le plus froid de l'année, soit  $35,5^{\circ}\text{C}/2,89^{\circ}\text{C}$  (M/m) pour Tessala et  $27,75^{\circ}\text{C}/9,12^{\circ}\text{C}$  (M/m) pour Béni Saf.

Les amplitudes thermiques pour ces deux parties climatiquement opposées se compensent en hiver comme en été, donnant ainsi des valeurs différentes ; l'une, Béni Saf avec  $18,63^{\circ}\text{C}$  et l'autre Tessala enregistrant une valeur de  $32,41^{\circ}\text{C}$ . Nous constatons que la région de Béni Saf se trouve dans un climat plutôt littoral et la région de Tessala dans un climat semi continental.

Les précipitations moyennes mensuelles et annuelles sont extrêmement variables et sont concentrées généralement en saisons froides. De ce fait, la zone d'étude est soumise à un régime saisonnier durant la période (1980-2013), de type HAPE pour la station météorologique de Beni Saf et HPAE pour la station de Tessala (Annexe 02). On remarque une légère différence dans les deux régimes, bien qu'ils se caractérisent par une abondance pluviale en hiver et une sécheresse estivale. La région de Béni Saf se distingue par ces automnes pluviaux.

La valeur moyenne annuelle d'hygrométrie est comprise entre 49,89% à 76,55% pour Tessala et entre 72,33% à 76,33% à Béni Saf.

### **Synthèse climatique :**

#### **Quotient pluviothermique d'Emberger « Q2 ».**

A partir des données des précipitations et des températures, Emberger (1952) a établi une relation dont la résultante servirait à situer le climat, ce qu'on appelle le quotient pluviothermique d'Emberger « Q2 ». C'est le plus connu et le plus largement utilisé en région méditerranéenne.

La formule du quotient Q2 s'exprime comme suit :

$$Q_2 = 2000 P / M^2 - m^2$$

P = pluviométrie en mm ;

M = Moyenne des maximums du mois le plus chaud en Kelvin.

m = Moyenne des minimums du mois le plus froid en Kelvin.

#### **Indice d'aridité de De Martonne :**

On applique la formule de De Martonne(1926) «  $I = P/T+10$  » pour calculer l'indice d'aridité (I) des deux stations d'étude.

## **2. Etude écologique**

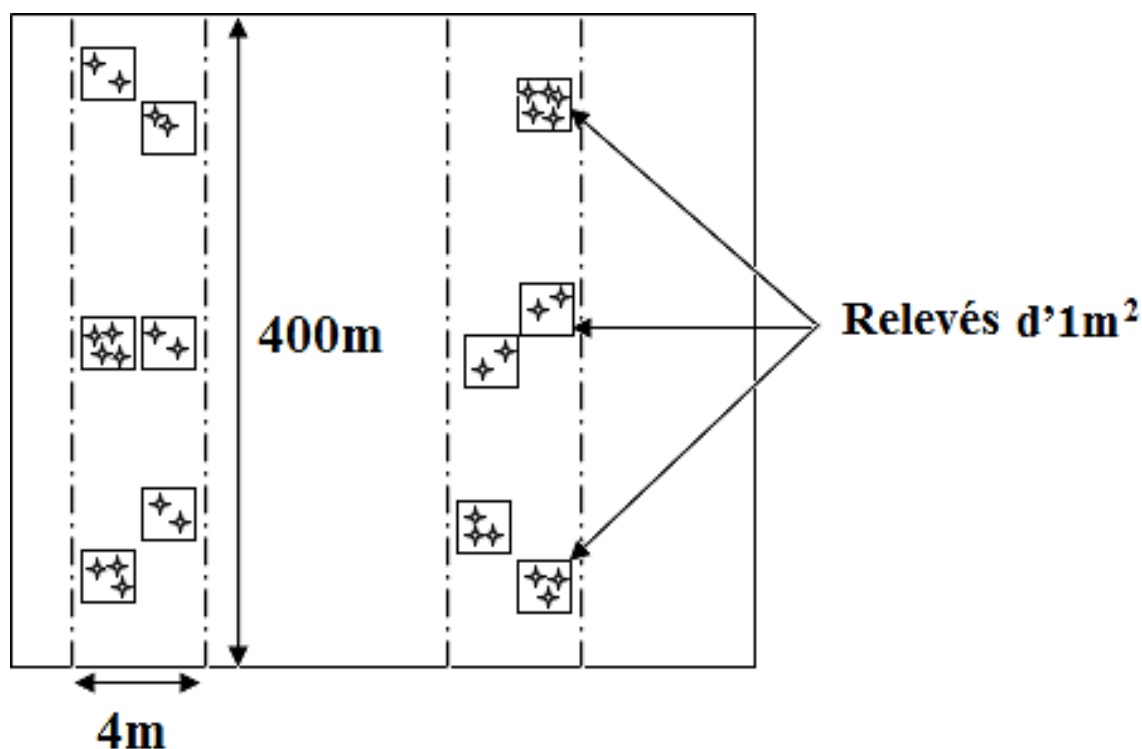
### **2.1. Echantillonnage et inventaire de végétation**

Dans le cadre de notre étude réalisée dans deux stations différentes, une littorale et l'autre continentale, nous avons opté pour la méthode du transect écologique qui est une méthode botanique et qui consiste à déterminer dans la végétation, le long d'une coupe plus ou moins linéaire réalisée dans un complexe géomorphologique, des groupes écologiques ou écosociologiques.

Les relevés floristiques ont été réalisés durant l'année 2013 dans deux régions différentes en fonction de la phénologie (floraison, fructification) des espèces du genre *Ruta*. Chacun des sites a été délimité selon son homogénéité floristique. Ensuite, à l'intérieur des

limites du site, un transect de 4 m de largeur et de 400 m de long a été établi (Figure 28). Par la suite, on choisira plusieurs placettes de relevés à l'intérieur de ces transects phytoécologiques, pour faire d'autres relevés, et voire s'il y a une espèce qui n'a pas été recensé. Le suivi floristique vise à noter, une fois par an et pour toutes les saisons le long d'un transect, la présence de plantes spontanées dans des quadras fixes d'1m<sup>2</sup>, tout en étant conditionné par la présence des espèces du genre *Ruta*. Seuls les végétaux ayant leur pied dans le quadra doivent être pris en compte pour être inventoriée.

Ainsi, 30 relevés phytoécologiques ont été réalisés dans la zone tellienne (station de Tessala) et 14 relevés dans la zone littorale (Station de Béni-Saf). Pour chaque transect, les variables notées sont : la localité, l'altitude, l'exposition, le type de sol, l'humidité atmosphérique (%), la température de l'air. La détermination des espèces a été effectuée directement sur le terrain moyennant les clés de détermination botanique de Quézel et Santa (1962, 1963). Chaque espèce est affectée d'un indice de présence et d'absence. Pour que les relevés puissent être utilisés dans le cadre d'une étude écologique, il a été nécessaire de distinguer entre la strate arborée et la strate herbacée.



**Figure 28** : Méthode de suivi du transect écologique.

## 2. 2. Estimation de la diversité

Les indices de diversité sont des paramètres fréquemment utilisés en écologie pour obtenir des renseignements sur l'état de la végétation, sur sa viabilité ou encore sur son évolution (Magurran, 2004). Pour comparer la diversité des groupes floristiques nous nous sommes servis des indices de présence, richesse spécifique, indice de similitude de Sorensen et l'indice de spécialisation de Fridley.

### 2. 2. 1. La Fréquence

Notion statistique, utilisée dans l'analyse de la végétation. Appelée parfois par certains écologues « indice de présence », elle exprime le pourcentage (%) du nombre de relevés où l'espèce végétale est inventoriée, par rapport au nombre total de relevés floristiques. La fréquence est calculée à partir de la formule suivante :

$$F \% = (100*n)/N$$

Dont, n : c'est le nombre de relevés où l'espèce existe et

N : c'est le nombre total de relevés.

Durietz (1920) a proposé cinq classes d'identification de la fréquence des espèces végétales :

Classe I : espèce très rare  $0 < F < 20\%$ ,

Classe II : espèce rare  $20 < F < 40\%$ ,

Classe III : espèce fréquente  $40 < F < 60\%$ ,

Classe IV : espèce abondante  $60 < F < 80\%$ ,

Classe V : espèce très constante  $80 < F < 100\%$ .

### 2. 2. 2. La richesse spécifique

La richesse spécifique est l'indice de diversité le plus simple à calculer et représente le nombre total / moyen d'espèces par unité de surface ou le nombre d'espèces que compte une communauté ou un peuplement (Ramade, 2009). La richesse observée des taxons est généralement évaluée aux niveaux spécifique (espèces), générique (Genres) et de la famille par zone.

### 2. 2. 3 Indice de similitude

Le degré d'affinité floristique entre les deux écosystèmes a été estimé par le biais du coefficient de similitude de Sorensen (1948).

$$Cs = [2c / (a + b)] \times 100$$

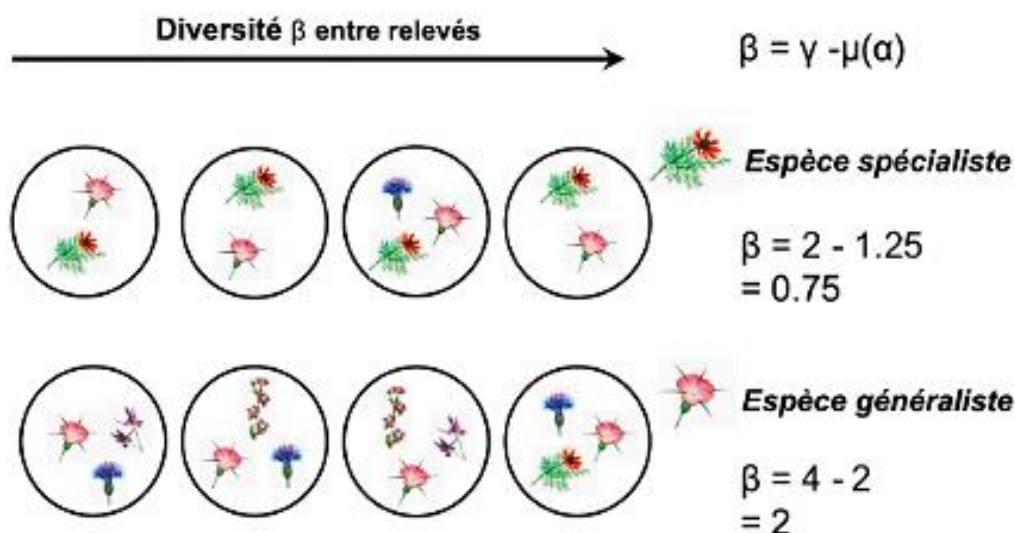
où : c, est le nombre d'espèces communes entre deux stations et a et b sont les nombres d'espèces identifiées dans chacune des deux stations comparées.

### 2. 2. 4 Indice de Fridley

L'indice de Fridley (Fridley *et al.* 2007) est calculé à partir de la coexistence d'espèces, considérant qu'une espèce spécialiste présente majoritairement dans un seul habitat n'est observée qu'avec peu d'autres espèces alors qu'une généraliste présente dans plusieurs habitats peut être observée conjointement à davantage d'espèces (Figure 29). L'indice retenu est calculé suivant la formule suivante :

$$\Theta = \Upsilon - \mu(\alpha)$$

Avec  $\Upsilon$  représentant le nombre de co-occurrences total sur l'ensemble des relevés, et  $\mu(\alpha)$  la co-occurrence moyenne par relevé. Notons que cette mesure correspond à une mesure classique de diversité  $\beta$  renommée  $\Theta$  par Fridley *et al.* (2007) pour éviter toute confusion. La valeur de  $\Theta$  est d'autant plus élevée qu'une espèce est généraliste (Figure 29).



**Figure 29 :** Principe de calcul de l'indice de Fridley. Exemple et illustrations Tiré de Abadie (2008).

$\Upsilon$  représente le nombre total d'espèces côtoyées par une espèce dans l'ensemble des relevés tirés au sort, tandis que  $\mu(\alpha)$  représente le nombre moyen d'espèces côtoyées par relevé. Le coefficient calculé, qui correspond à une mesure de la diversité  $\beta$  entre relevés (nommé  $\Theta$  par Fridley) est d'autant plus élevé qu'une espèce est généraliste.

### 3. Etude microphytodermique

Cette étude a été réalisée entre le mois de janvier et novembre 2013 dans deux régions ayant des caractères climatiques différents. Les échantillons de *Ruta montana* (Clus.) L., *Ruta chalepensis* L. ont été récoltés à partir de monts de Tessala et *Ruta angustifolia* Pers. de la région littorale de Beni-Saf. Ce travail s'est focalisé sur les caractères et les types stomatiques chez les trois espèces du genre *Ruta* ainsi que les cellules sécrétrices et les trichomes. Les spécimens choisis pour l'étude épidermique foliaire ont été récoltés à partir de la zone médiane des feuilles matures.

Pour chaque espèce, des échantillons de 10 folioles médianes ont été prélevés à partir des touffes saines. Les empreintes épidermiques ont été réalisées sur des échantillons de folioles fraîches.

La réalisation des empreintes d'épiderme foliaire est comme suit (Figure 30) :

1. Recouvrir avec une couche de vernis incolore ou deux couches successives (sans laisser sécher la première) les deux surfaces adaxiales et abaxiales des échantillons choisis.
2. Les feuilles sont posées sur le verre de montre ou équivalent et séchées pendant 5 à 10 minutes à l'air libre.
3. Quand le vernis est sec, la couche de vernis est soulevée doucement à l'aide de l'aiguille lancéolée et est décollée délicatement à l'aide de la pince fine.
4. Déposer sur une lame, dans une goutte d'eau, l'empreinte ainsi réalisée, face décollée sur le dessus, bien à plat, sans la froisser.
5. Les empreintes épidermiques sont observées sous microscope optique avec caméra numérique intégrée (40x et 10x), type Axio lab.1 Zeiss microscope pour analyser les détails et obtenir une meilleure image ainsi, les mesures de la longueur et la largeur des stomates, y compris les cellules sécrétrices ont été notés (moyenne de 10 stomates et cavités sécrétrices).

La détermination des types stomatiques et trichomes a été décrite moyennant la clé de Metcalfe & Chalk (1950), Prabhakar (2004) et Carpenter (2005). Afin d'estimer la proportion de cellules stomatiques par rapport aux cellules de l'épiderme de la feuille, un comptage direct sur l'image permettra le calcul de l'indice stomatique (IS) par la formule suivante :

$$SI = [S/(S+E)] \times 100$$

où S représente le nombre de stomates par unité de surface et E le nombre de cellules épidermiques de la même zone.

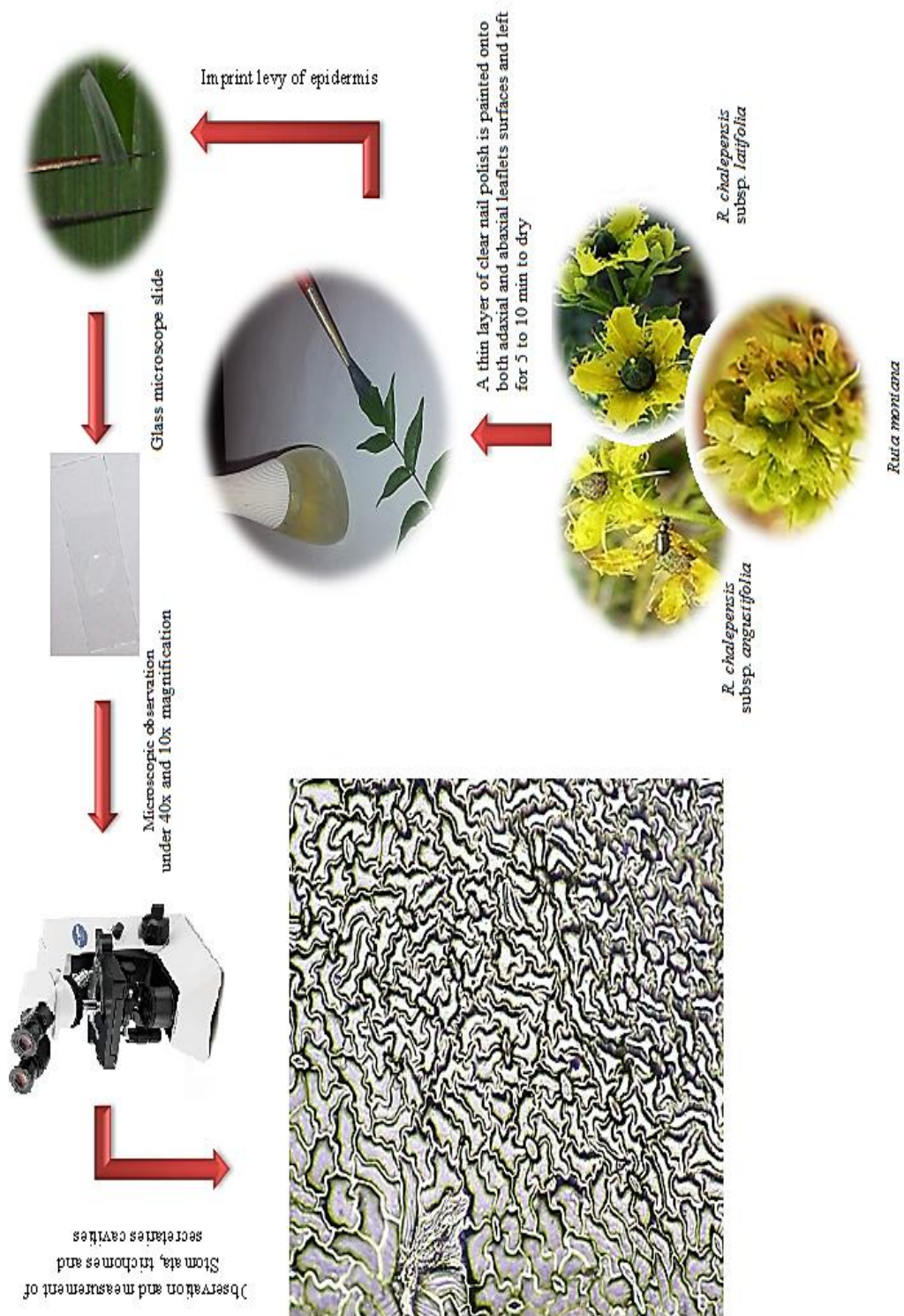


Figure 30 : Technique d’empreinte épidermique.

#### 4. Etude phytochimique et allélopathique

Les parties aériennes des espèces du genre *Ruta* ont fait l'objet d'une étude saisonnière durant l'année 2014. Les échantillons ont été récoltés au mois de janvier, avril, juillet et novembre à partir des deux régions choisies pour l'étude. Les spécimens ont été déposés et séchés à l'air libre pendant une semaine au laboratoire de biodiversité végétale conservation et valorisation où l'extraction des huiles essentielles a été obtenue par hydrodistillation de la matière végétale sèche.

##### 4.1. Hydrodistillation

L'hydrodistillation a été réalisée avec un appareil de type Clevenger (Figure 31), pendant une durée de 3 h selon Tumen et *al.* (2010). Les huiles essentielles sont conservées dans des flacons de verre ambré à une température de 4°C. Les rendements sont calculés par le rapport entre le poids de l'huile extraite et le poids du matériel végétal utilisé.



**Figure 31** : Appareil d'Hydrodistillation de type Clevenger.

## 4.2. Analyses par CPG/SM

L'analyse d'un mélange complexe s'effectue classiquement par le couplage d'une technique chromatographique, la chromatographie en phase gazeuse CPG (« Gas Chromatography » GC) pour la fraction légère et la chromatographie liquide à haute performance CLHP (« High Performance Liquid Chromatography » HPLC) pour la fraction lourde. On fait généralement appel à une technique d'identification spectrale, la spectrométrie de masse SM (« Mass Spectrometry » MS).

Les huiles essentielles obtenues ont été analysées au niveau de laboratoire des sciences chimiques et géologiques, Université de Cagliari et à l'aide d'un chromatographe de type AGILENT Technologies Inc. (Santa Clara, CA, USA) model 6890N, doté d'un injecteur automatique et de deux colonnes de silice (5% phenyl-methylpolysiloxane ; 30 m x 0,25 mm d.i.; épaisseur du film : 0,25 µm), Couplé directement au spectromètre de masse quadripolaire, MS, AGILENT modèle 5973 avec un détecteur d'impact électronique. Le gaz vecteur utilisé est l'hélium (1ml.min<sup>-1</sup>) avec une pression en tête de colonne de 25 psi. La température de l'injecteur est de 280°C. La programmation de la température consiste en une élévation de 60 à 230°C, à 2°C/mn, puis en un palier de 30 mn à 230°C. L'injection se fait par mode split (1 ml d'échantillons dans de l'hexane avec un rapport de dilution de 1%). La quantité d'huile essentielle injectée est de 0,1 µl. Les molécules sont bombardées par un faisceau électronique de 70 eV, la détection se fait par un analyseur quadripolaire constitué d'un assemblage de quatre électrodes parallèles de section cylindrique à 100° C. La température de la source est de 200°C, on réalise un balayage sur une gamme de masse 50-500 u à une vitesse de 1,6 scan/s.

Les composés migrent dans la colonne à des vitesses variables, qui dépendent principalement de leurs propriétés physiques, ainsi que de la température et de la composition de la colonne même. Le composé qui migre le plus rapidement sort de la colonne en premier, suivi des autres composés, dans l'ordre correspondant. Lors de son élution, chaque composé entre dans le détecteur chauffé, où un signal électronique est généré sur la base de l'interaction du composé avec le détecteur. Le signal est enregistré par un système de données, le logiciel ChemStation d'Agilent, est utilisé pour le tracé du chromatogramme en fonction du temps écoulé.

### 4.3. Interprétation du chromatogramme

La taille d'un pic correspond à la quantité d'un composé dans l'échantillon. Lorsque la concentration d'un composé augmente, un pic plus grand est obtenu. Le temps de rétention est le temps nécessaire à un composé pour parcourir la colonne. Pour une même colonne et un ensemble de conditions d'utilisation constant, un composé a toujours le même temps de rétention.

La taille de pic et le temps de rétention permettent d'évaluer un composé de manière quantitative et qualitative, respectivement. Il est toutefois impossible d'identifier un composé sur la seule base de son temps de rétention. Une quantité connue d'échantillon pur et authentique du composé doit être analysée au préalable afin de déterminer son temps de rétention et sa taille de pic. Cette valeur peut ensuite être comparée aux résultats d'un échantillon inconnu, pour déterminer si le composé cible est présent (en comparant les temps de rétention) et dans quelle quantité (en comparant la taille des pics).

L'identification des composés a été réalisée par comparaison de leurs spectres de masse et de leurs KI avec ceux de base de données Adams (2007). Les composés qui non pas pu être trouvés avec la base de données ont été identifiés en comparant leurs temps de rétention ( $t_R$ ) et les indices de Kovats (KI) avec ceux rapportés dans la littérature.

- **Temps de rétention ( $t_R$ )**

Le temps de rétention est le temps nécessaire à un soluté pour parcourir la colonne. Le temps de rétention est affecté au pic de soluté correspondant et est une mesure du temps qu'un soluté met pour passer dans une colonne. Il s'agit de la somme de temps passé par toutes les molécules dans la phase stationnaire et la phase mobile.

- **Temps de rétention d'un composé non retenu ( $t_M$ )**

Aussi désigné comme le « temps mort »,  $t_M$  ou  $t_0$  est le temps de migration dans la colonne d'un composé non retenu. Les molécules d'un soluté non retenues n'entrent pas dans la phase stationnaire.

- **Facteur de rétention (KI)**

Le facteur de rétention, appeler aussi indice de Kovats est une autre mesure de la rétention. Il s'agit du rapport entre le temps passé par un composé dans la phase stationnaire et dans la phase mobile (gaz vecteur). Il est calculé à l'aide de l'équation suivante :

$$K = \frac{t_R - t_M}{t_M} = \frac{t'_R}{t_M}$$

#### 4.4. Bioessais

Un essai biologique basé sur la germination du blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et la croissance racinaire subséquente a été utilisé pour étudier les effets allélopathiques de l'huile essentielle de la Rue au niveau du laboratoire CNCC.

Les Graines de *Triticum aestivum* L., ont été mises à notre disposition par le Centre National de Contrôle et Certifications des Semences et des Plants (CNCC). Les graines ont été désinfectées en surface dans de l'éthanol à 95% pendant 15 s puis rincées à l'eau distillée et ensemencées dans des boîtes de Petri ( $\varnothing = 90$  mm), contenant 5 couches de papier filtrant Whatman imprégnées de 7 ml d'eau distillée (témoin) ou 7 ml de la solution testée de l'huile essentielle à une concentration connue. Pour chaque huile essentielle, 3 concentrations ont été utilisées (80 $\mu$ g/ml, 250 $\mu$ g/ml, 500 $\mu$ g/ml). Les semences sont placées dans un germoir pendant 120 heures (5 jours) dont les conditions de germination étaient de  $20 \pm 1^\circ\text{C}$ , et sous fluorescents avec photopériode de 16h (16 h d'éclairage et 8 h d'obscurité) et une intensité lumineuse d'environ 25  $\mu\text{M} / \text{m}^2 / \text{s}$ .

Le processus de germination des graines a été observé directement dans les boîtes de Pétri. Une graine est considérée comme germinée lorsque la sailli de la radicule devient évidente (Bewley et Black, 1985). L'allongement de la radicule embryonnaire est déterminé en mesurant la longueur des racicules au millimètre près tous les jours. Chaque détermination a été répétée trois fois, en utilisant des boîtes de Pétri contenant 10 graines chacune. Le pourcentage de germination attendu des semences témoins se situant entre 90 et 100 %, l'inhibition observée dans le groupe témoin doit être soustraite des groupes tests. Également, le pourcentage d'inhibition de la germination est exprimé sur la totalité des graines sans égard au réplica et il s'exprime comme suit :

$$\frac{\% \text{ germination témoin} - \% \text{ germination test}}{\% \text{ germination témoin}}$$

## 5. Etude statistique pour l'exploration de données : le data mining

La « fouille » de données (data mining en anglais) est l'ensemble des méthodes et techniques destinées à l'exploration et à l'analyse de grandes bases de données informatiques, de façon automatique, ou semi-automatique, en vue de détecter dans ces données des règles, des associations, des tendances inconnues ou cachées, des structures particulières restituant l'essentiel de l'information utile tout en réduisant la quantité de données. Les outils de data mining permettent de limiter la subjectivité humaine dans le processus de décision lié à l'analyse de jeux de données. Les outils utilisés sont, soit descriptifs, soit prédictifs. Les techniques descriptives ou exploratoires visent à mettre en évidence des informations présentes mais cachées par le volume de données. Les techniques prédictives permettent d'extrapoler de nouvelles informations à partir des informations présentes (Tufféry 2005).

Les données provenant des relevés ont été enregistrées sous la forme d'un tableau brut comportant suivant en lignes les relevés (44 relevés) et en colonnes les espèces (164 espèces). Aux intersections des lignes et des colonnes se trouvaient un chiffre 1/0 indiquant la présence ou l'absence de l'espèce.

La matrice de données était composée de 12 échantillons  $\times$  12 variables soit 144 données pour l'étude microphytodermique et de 11 échantillons  $\times$  46 variables soit 506 données pour l'étude phytochimique.

### 5.1. Analyses multivariées : Description de l'ordination et de la classification des données

Les méthodes mises en œuvre pour comprendre les relations entre les données relevés  $\times$  espèces ou groupes d'espèces et variables écologiques sont le plus souvent des méthodes multivariées : classification et ordination auxquelles des tests statistiques peuvent être associés (Lavorel et *al.*, 1997). L'utilisation des méthodes statistiques multivariées permet de résumer l'information contenue dans ces données (Jongman et *al.*, 1995) qui présentent le plus souvent de nombreux inconvénients.

#### 5.1.1. Ordination

Les méthodes d'ordination se servent de la redondance de l'information dans les systèmes complexes pour réaliser des descriptions simples et améliorer la compréhension (Bouxin, 1983 ; McCune & Grace, 2002). L'ordination ou analyse de gradient est une

méthode de recherche et de description des patrons en tenant compte des changements continus du milieu qui induisent des changements progressifs de composition (Schröder, 2006). Elle est généralement basée sur des tableaux floristiques et permet de réduire la variabilité floristique entre relevés à un nombre réduit (deux ou trois en général) d'axes factoriels (Ter-Braak & Smilauer, 1998).

- **Analyse en composante principale (ACP) (Goodall, 1954)**

L'ACP est une méthode d'analyse de gradient indirecte qui s'applique à des variables quantitatives ou semi quantitatives afin de rechercher les corrélations existant entre elles. Elle a l'avantage de permettre la synthèse de l'information contenue dans un grand nombre de variables, de les visualiser sous forme de nuages de points dans des espaces géométriques (McCune & Grace, 2002) et ne nécessite aucune condition de validité (Fallissard 1998). C'est la matrice des variances-covariances (ou celle des corrélations) qui va permettre de réaliser ce résumé pertinent, parce qu'on analyse essentiellement la dispersion des données considérées. De cette matrice, on va extraire, par un procédé mathématique adéquat, les facteurs que l'on recherche, en petit nombre. Ils vont permettre de réaliser les graphiques désirés dans cet espace de petite dimension (le nombre de facteurs retenus), en déformant le moins possible la configuration globale des individus selon l'ensemble des variables initiales (ainsi remplacées par les facteurs).

- **L'analyse non symétrique des correspondances (NSCA) (Gimaret-Carpentier et al., 1998 ; Kroonenberg & Lombardo, 1999)**

L'analyse des correspondances est réputée comme étant une analyse discriminante ou une analyse canonique. Il doit donc exister une version inter-classe associée. Elle s'appelle l'Analyse Non Symétrique des Correspondances (ANSC). Elle s'appuie sur le critère CATANOVA inventé dans Light & Margolin (1971). Les écologues connaissent la pratique qui permet de passer du cahier de terrain à un tableau floro-faunistique. Dans cette opération, ils exécutent une opération mathématique fondamentale dans la théorie de l'analyse des correspondances (CA). NSCA part de l'observation de la manière dont les données sont récoltées sur le terrain. Les occurrences des espèces sont observées parmi des relevés. Les relevés (nombre, position, par exemple) sont choisis par l'observateur, pas les espèces. Il en résulte une dissymétrie fondamentale qui est explorée par NSCA (Bouxin, 2014).

- **Analyse de la dispersion horizontale (MFA)**

Les associations végétales, au sens phytosociologique du terme, ou les autres types de communautés, sont décrits au moyen de leur composition en espèces ou encore au moyen de caractéristiques environnementales, physiologiques, structurales ou autres, mais chaque fois avec le même objectif de trouver des superpositions entre les diverses caractéristiques présentant des dispersions semblables. L'analyse de la dispersion horizontale (ou analyse des motifs, "pattern analysis") est un outil fondamental pour y arriver. Plusieurs auteurs mettent en évidence l'importance de l'analyse spatiale des données écologiques et cite de nombreuses références allant dans ce sens. (GREIG-SMITH, 1964 ; ROCHE, 1995 ; Bouxi, 2014). Cette analyse est obtenue par l'analyse factorielle multiple (MFA) qui est une méthode d'analyse simultanée de K tableaux. L' MFA est donc une généralisation des techniques de couplage de tableaux. Dans notre étude nous disposons d'un tableau de relevés floristiques et un tableau de facteurs environnementaux pour les deux zones d'étude. Le modèle présence-absence basé sur l'équiprobabilité des (N/M) figures formées par N points alignés a été adopté, dont M sont marqués (+) et N-M sont marqués (-).

### 5.1.2. La classification de données (Clustering)

En statistiques, lorsque l'on souhaite regrouper des objets (individus ou variables) en un nombre limité de groupes homogènes (classes/ segments/ clusters), on utilise des techniques de classification de données (Tufféry, 2005). Les techniques de clustering sont les plus répandues des techniques de data mining descriptif. On les utilise lorsqu'on dispose d'un grand volume de données duquel on souhaite distinguer des sous-ensembles homogènes, susceptibles de traitements et d'analyses différenciés. Ces ensembles peuvent être disjoints, chevauchants ou bien organisés de façon hiérarchique.

En écologie le principe du « cluster analysis » est d'organiser des relevés de végétation (ou types de communautés) dans un certain ordre selon leurs similarités ou dissimilarités calculées suivant les méthodes de distance (Sørensen, Bray Curtis, euclidien, ou autres...) sur la base de leur composition spécifique pour constituer des groupes d'espèces (attributs ou variables) ayant de fortes affinités (Lance & Williams, 1967). La classification hiérarchique ascendante (CAH) est la plus utilisée et conceptuellement la plus séduisante pour une classification multi échelle (McCune & Grace, 2002). La CAH utilise des mesures de distance de similarité ou de dissimilarité.

En biologie, la classification de données est utilisée dans de nombreux domaines comme la médecine (traitement de données cliniques), la génomique, la taxonomie et sans oublier la phylogénie. La taxonomie numérique ou la taximétrie, appelée aussi la phénétique, se réfère à l'analyse de différents types de données taxonomiques par des méthodes mathématiques ou informatiques et l'évaluation numérique des similitudes ou affinités entre unités taxonomiques qui sont ensuite classées en taxons sur la base de leurs affinités. Les méthodes phénétique ne prennent pas du tout en compte la notion d'état primitif ou dérivé d'un caractère, mais se basent sur le nombre de caractères en commun (morphologique, anatomique, physiologique, phytochimique...etc.) que présentent les taxons. Cette méthode est largement développée par Sokal et Sneath (1963), qui définissent Le degré d'affinité en anglais, The degree of pairing Affinity (P.A.) entre deux espèces, genres ou familles (selon le rang d'étude) par la formule suivante :

$$P.A. = \frac{\text{Caractère commun entre les 2 espèces}}{\text{L'ensemble des caractères chez les 2 espèces}} \times 100$$

Les caractères phytochimiques et microphytodermiques chez les trois espèces étudiées ont été numériquement analysées en utilisant l'indice de similitude selon la méthode de Sokal et Sneath. Un dendrogramme a été réalisé séparément en exprimant la liaison moyenne où le calcul de distance était basé sur des corrélations (corrélation de Pearson r). Pour cela, une matrice taxons/caractères a été établie, puis une autre matrice des différences (ou des similitudes) qui comptabilise ces différences pour chaque couple de taxons.

## 5.2. Les tests statistiques appliqués

### 5.2.1. Analyse de variance (ANOVA)

L'ANOVA compare la variance intragroupe à la variance intergroupe. Il s'agit d'une analyse paramétrique, c'est-à-dire que l'on considère que la variable mesurée a une distribution normale. Le but de l'analyse est d'établir si les moyennes des valeurs mesurées pour des échantillons provenant de différents groupes, sont significativement différentes. L'ANOVA à deux facteurs a été appliquée sur les paramètres (Nombre, longueur, largeur, densité) stomatiques et ceux des poches sécrétrices des deux faces foliaires entre les trois espèces et à l'intérieur de chaque espèce suivant les saisons, afin de vérifier d'une part si les paramètres testés sont différents et permettent de différencier entre les trois espèces, et

d'autre part pour tester l'influence des facteurs environnementaux et le facteur saison sur la réponse physiologique de l'épiderme foliaire.

### **5.2.2. Box & Whiskers Plot ou la boîte à moustaches de TUKEY**

La boîte à moustaches est une représentation schématique de la distribution d'une variable. Cette représentation graphique peut être un moyen pour approcher les concepts abstraits de la statistique, si l'on pratique son usage sur différents jeux de données. Le box plot est utilisé pour déterminer à quel seuil une espèce est considérée comme spécialiste ou généraliste. Nous avons donc choisi la projection des espèces sur Nuages de Points en 2D avec Boîtes à Moustaches. Ce type de graphique combine les caractéristiques d'un simple nuage de points X-Y avec les boîtes à moustaches des variables X et Y. Les boîtes à moustaches sont représentées parallèlement aux axes x et y du graphique, la boîte à moustache X en haut et la boîte à moustaches Y à droite.

### **5.3. Logiciels utilisés**

Les tests d'analyses de variance (ANOVA) à une significativité de 5 % et 1 % et 1‰ ont été réalisés sous Excel. L'analyse en composantes principales (ACP) et les classifications hiérarchiques ascendantes (CHA) (Cluster analysis) ont été réalisées avec le logiciel Statistica 8 pour Windows (Statsoft Inc, 2004). L'analyse non symétrique des correspondances (NSCA), et les analyses factorielles multiples (MFA) (analyse de la dispersion horizontale) ont été réalisées avec les Logiciels personnels en ACCESS Basic développé par Guy Bouxing. Ils sont spécialement adaptés aux données de végétation. Ces bases s'appellent : Data analysis2014, Pattern analysis et Cluster. Le programme « PCA-CA-NSCA-MFA and matrix analysis » que nous avons choisi pour le traitement des données calcule l'analyse en composantes principales, l'analyse des correspondances, l'analyse non symétrique des correspondances, et des analyses factorielles multiples basées soit sur l'analyse en composantes principales (MFA-PCA), soit sur l'analyse des correspondances (MFA-CA), soit sur l'analyse non symétrique des correspondances (MFA-NSCA).

*Résultats*

---

*Partie 2 - Chap. VI*

## VI. 1. Etude écologique

Nous entamons dans cette partie une étude de la végétation inventoriée dans les deux sites (Tessala et Béni-Saf) du point de vue diversité et richesse floristique. Les taxons ainsi inventoriés et déterminés sont groupés dans la liste floristique (Annexe 03 et 04), présentée par ordre alphabétique des espèces.

L'analyse de la diversité floristique permet de mettre en évidence les relations entre les différents groupements végétaux et les facteurs écologiques : climatiques, édaphiques, chimiques et biotiques. Ce type de traitement informatique, constitue pour les écologues une phase capitale qui facilite la mise en évidence des zones homogènes et homo-écologiques au niveau des stations et des peuplements, et permet de voir la relation entre les espèces inventoriées et le milieu qu'ils occupent.

### VI. 1. 1. Bioclimat

Les indices climatiques ont été créés afin d'établir des critères de comparaison et de classification entre les différents types climatiques. Cette science voit son évolution au moment où on a voulu obtenir des indices incluant de façon explicite des informations sur le comportement de la végétation, notamment en Méditerranée où le bioclimat intervient dans la répartition des types biologiques. EMBERGER a élaboré un quotient pluviothermique de la région méditerranéenne satisfaisant aux nécessités de l'écologie végétale et mettant en exergue l'étages et sous étages bioclimatiques.

Le quotient pluviothermique Q2 de la zone d'étude est calculé sur la période 1980-2013. Le Q2 est égale à 65,24 dont la valeur de m est de 9,12°C pour la station de Beni Saf. Le Q2 est de 38,42 avec une température m de 2,89°C pour la station de Tessala. Après avoir calculé le Q2 et en fonction des valeurs de m en °C, nous pouvons localiser nos deux stations sur le climagramme d'Emberger (Annexe 05) et définir leurs étages et sous étages bioclimatiques. La station de Béni Saf se situe dans le bioclimat semi-aride supérieur à hiver chaud et la station de Tessala est située dans le bioclimat semi-aride inférieur à hiver frais.

Pour estimer l'intensité de sécheresse, nous avons calculé l'Indice d'aridité de De Martonne qui est de l'ordre de 12,58 mm/°C et 13,44 mm/°C respectivement pour la station Beni Saf et la station Tessala. Les deux zones d'études sont situées sous un climat de type semi-aride à écoulement temporaire (Annexe 06), caractérisée par une saison sèche s'étendant sur la

plus grande partie de l'année et une saison « humide », avec de faibles précipitations comprise généralement entre 200 et 400 mm<sup>2</sup>/an.

## VI. 1.2. Analyse floristique

La prospection des données issues des différents relevés sur le terrain, a permis d'une part de quantifier la richesse spécifique de l'écosystème des deux régions étudiées et d'autre part de définir le cortège floristique des espèces du genre *Ruta*.

Sur le plan quantitatif, 119 espèces ont été inventoriées au niveau de Tessala et 70 au niveau de Béni Saf. Cependant, cette richesse végétale spécifique est inégale selon les relevés considérés. Les taxons inventoriés sont listés sur le tableau 03 en tenant compte de la famille, types biologique et biogéographique.

Tableau 03 : Inventaire floristique de la zone d'étude

N°	Espèce	Famille	Type biologique	Type biogéographique
1	<i>Acis autumnalis</i> (L.) Sweet	Amaryllidaceae	Géophytes	W. Méd.
2	<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Berthol.	Poaceae	Thérophytes	Méd.-Irano-Tour.
3	<i>Aiuga iva</i> L.	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Méd.
4	<i>Aiuga iva</i> ssp. <i>pseudo-iva</i> (Rob. et Cast.) Benth..	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Méd.
5	<i>Allium</i> sp.	Amaryllidaceae	Géophytes	Méd.
6	<i>Annoides pusilla</i> (Brot.) Breistr.	Apiaceae	Thérophytes	Méd.
7	<i>Anthemis pedunculata</i> Desf.	Asteraceae	Thérophytes	Ibér-Maur
8	<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Fabaceae	Hémicryptophytes	Eur-Méd
9	<i>Arisarum vulgare</i> Targ. Tozz.	Araceae	Géophytes	Circum-Méd.
10	<i>Aristolochia baetica</i> L.	Aristolochiaceae	Géophytes	Méd.
11	<i>Aristolochia paucinervis</i> Pomel.	Aristolochiaceae	Géophytes	Méd.
12	<i>Arum italicum</i> Mill.	Araceae	Géophytes	Atl. Méd.
13	<i>Asparagus acutifolius</i> L.	Liliaceae	Géophytes	Méd
14	<i>Asparagus albus</i> L.	Liliaceae	Chaméphytes	W. Méd.
15	<i>Asparagus horridus</i> L.f.	Liliaceae	Géophytes	Méd
16	<i>Asperula hirsuta</i> Desf.	Rubiaceae	Hémicryptophytes	W. Méd
17	<i>Asphodelus microcarpus</i> Sal.&Viv	Liliaceae	Hémicryptophytes	Canar. Méd.
18	<i>Atractylis cancellata</i> L.	Asteraceae	Thérophytes	Circumméd
19	<i>Avena sterilis</i> L. subsp. <i>sterilis</i>	Poaceae	Thérophytes	Macar Méd-Iran Tou
20	<i>Ballota hirsuta</i> L.	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Ibéro-Maur.
21	<i>Bellevialia dubia</i> Pomel	Hyacinthaceae	Géophytes	End N.A.
22	<i>Bellis annua</i> L.	Asteraceae	Thérophytes	Circumméd.
23	<i>Bellis annua</i> L. subsp. <i>annua</i>	Asteraceae	Thérophytes	Circumméd.
24	<i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>maritima</i>	Chenopodiaceae	Hémicryptophytes	Euras. Méd.
25	<i>Biscutella didyma</i> L.	Brassicaceae	Thérophytes	Méd.
26	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv	Poaceae	Hémicryptophytes	Méd.
27	<i>Bromus rubens</i> L.	Poaceae	Thérophytes	Paléo-subtrop.
28	<i>Bupleurum lancifolium</i> Hornem.	Apiaceae	Thérophytes	Méd.
29	<i>Calendula arvensis</i> L.	Asteraceae	Thérophytes	Subméd.
30	<i>Calycotome intermedia</i> Link.	Fabaceae	Chaméphytes	W. Méd
31	<i>Campanula</i> sp.	Campanulaceae	Thérophytes	Eur
32	<i>Carduncellus pinnatus</i> (Desf.) DC.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Sicile-AfrN-Lybie
33	<i>Carduncellus rhaipiticoides</i> Coss. et Dur.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Sicile-AfrN-Lybie

Tableau 3 (Suite)

34	<i>Carduus pteracanthus</i> Dur.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Ibéro-Maur.
35	<i>Carlina involucrata</i> ssp. <i>corymbosa</i> Q. et S.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Euras-NA
36	<i>Catananche coerulea</i> L.	Asteraceae	Hémicryptophytes	W. Méd
37	<i>Centaurea eriophora</i> L.	Asteraceae	Thérophytes	Méd
38	<i>Cerintho gymnantra</i> Gasp.	Boraginaceae	Thérophytes	Méd.
49	<i>Chamaerops humilis</i> L.	Aréacaeae	Chaméphytes	W. Méd.
40	<i>Cirsium echinatum</i> (Desf.) DC.	Asteraceae	Hémicryptophytes	W. Méd.
41	<i>Cistus salvifolius</i> L.	Cistaceae	Chaméphytes	Euras. Méd.
42	<i>Clematis cirrhosa</i> L.	Ranunculaceae	Phanérophytes	Méd
43	<i>Convolvulus althaeoides</i> L.	Convolvulaceae	Hémicryptophytes	Macar.-Méd.
44	<i>Coris monspeliensis</i> L.	Primulaceae	Hémicryptophytes	Méd.
45	<i>Cynoglossum cheirifolium</i>	Boraginaceae	Hémicryptophytes	Méd
46	<i>Cynoglossum creticum</i> Miller	Boraginaceae	Hémicryptophytes	Méd
47	<i>Cynosurus echinatus</i> L.	Poaceae	Hémicryptophytes	Méd.-Macar.
48	<i>Dacylis glomerata</i> L.	Poaceae	Hémicryptophytes	Paléotemp
49	<i>Daphne gnidium</i> L.	Thymelaeaceae	Chaméphytes	Méd.
50	<i>Daucus carota</i> L.	Apiaceae	Chaméphytes	Méd.
51	<i>Delphinium peregrinum</i> L.	Ranunculaceae	Hémicryptophytes	End Alg-Tun
52	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Nees	Poaceae	Hémicryptophytes	Circumbor.
53	<i>Dianthus crinitus</i> Sm.	Caryophyllaceae	Hémicryptophytes	Sah-Sind.
54	<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf.	Poaceae	Thérophytes	Atl.-Méd.
55	<i>Ephedra fragilis</i> Desf.	Ephedraceae	Phanérophytes	Macar.-Méd.
56	<i>Erica multiflora</i> L.	Ericaceae	Chaméphytes	Méd.
57	<i>Erodium moschatum</i> (Burm.) L'Herl.	Geraniaceae	Thérophytes	Méd.
58	<i>Erophaca baetica</i> (L.) Boiss.	Fabaceae	Géophytes	Méd.
59	<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav.	Brassicaceae	Thérophytes	Méd.
60	<i>Eryngium tricuspidatum</i> L.	Apiaceae	Hémicryptophytes	NA-Sicile
61	<i>Eryngium triquetrum</i> Vahl.	Apiaceae	Hémicryptophytes	N.A.
62	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Euphorbiaceae	Thérophytes	Euras.
63	<i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot.	Asteraceae	Thérophytes	Circumméd
64	<i>Fagonia cretica</i> L.	Zygophyllaceae	Chaméphytes	Méd.
65	<i>Festuca</i> sp.	Poaceae	/	/

Tableau 3 (Suite)

66	<i>Fumaria capreolata</i> L.	Papaveraceae	Thérophytes	Méd.
67	<i>Gagea durieui</i> Parl.	Liliaceae	Géophytes	End. Alg.-Mar.
68	<i>Gagea granatelli</i> Parl.	Liliaceae	Géophytes	W. Méd.
69	<i>Galium</i> sp.	Rubiaceae	/	/
70	<i>Galium verrucosum</i> Huds	Rubiaceae	Hémicryptophytes	Euras
71	<i>Gladiolus segetum</i> Ker.-Gawl.	Iridaceae	Géophytes	Méd.
72	<i>Globularia alypum</i> L.	Plantaginaceae	Chaméphytes	Méd.
73	<i>Helianthemum helianthemoides</i> (Desf.) Grosser	Cistaceae	Chaméphytes	End N.A.
74	<i>Helianthemum polyanthum</i> (Desf.) Pers.	Cistaceae	Chaméphytes	End. Alg. Mar.
75	<i>Helianthemum</i> sp.	Cistaceae	/	/
76	<i>Hordeum bulbosum</i> L.	Poaceae	Hémicryptophytes	Méd.-Irano-Tour.
77	<i>Hordeum murinum</i> L.	Poaceae	Thérophytes	Circumbor
78	<i>Hyacinthoides lingulata</i> (Poir.) Rothm.	Asparagaceae	Géophytes	End N.A.
79	<i>Hyoseris radiata</i> L.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Méd
80	<i>Juniperus phoenicea</i> L.	Cupressaceae	Phanérophytes	Circum-méd.
81	<i>Lagurus ovatus</i> L.	Poaceae	Thérophytes	Méd
82	<i>Lathyrus odoratus</i> L.	Fabaceae	Thérophytes	Méd
83	<i>Lavandula dentata</i> L.	Lamiaceae	Chaméphytes	W Méd.
84	<i>Linum maritimum</i> L.	Linaceae	Thérophytes	Méd.
85	<i>Linum strictum</i> L.	Linaceae	Thérophytes	Méd.
86	<i>Linum tenue</i> Desf.	Linaceae	Thérophytes	End NA
87	<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	Brassicaceae	Chaméphytes	Méd.
88	<i>Lolium multiflorum</i> Lamk.	Poaceae	Hémicryptophytes	Circumbor
89	<i>Lycium intricatum</i> Boiss	Solanaceae	Phanérophytes	Méd-Occ.
90	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U. Manns & Anderb.	Primulaceae	Thérophytes	W. Méd
91	<i>Lysimachia monelli</i> (L.) U. Manns & Anderb.	Primulaceae	Hémicryptophytes	W. Méd
92	<i>Macrochloa tenacissima</i> (L.) Kunth.	Poaceae	Hémicryptophytes	Ibér.-Maur.
93	<i>Marrubium vulgare</i> L.	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Cosm.
94	<i>Medicago Lupulina</i> L.	Fabaceae	Thérophytes	Méd.
95	<i>Micromeria inodora</i> (Desf.) Benth.	Lamiaceae	Chaméphytes	Méd.
96	<i>Muscari neglectum</i> Mill.	Hyacinthaceae	Géophytes	Eur. Méd.
97	<i>Narcissus elegans</i> (Haw.) Spach	Amaryllidaceae	Géophytes	W. Méd.
98	<i>Narcissus serotinus</i> L.	Amaryllidaceae	Géophytes	Méd.

Tableau 3 (Suite)

99	<i>Notobasis syriaca</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	Thérophytes	Méd.
100	<i>Olea europea</i> var. <i>oleaster</i>	Oleaceae	Phanérophytes	Méd.
101	<i>Ononis spinosa</i> L.	Fabaceae	Chaméphytes	W. Méd.
102	<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	Asparagaceae	Géophytes	Atl. Méd.
103	<i>Pallenis maritima</i> (L.) Greuter.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Eur. mérid. A.N.
104	<i>Papaver dubium</i> L.	Papaveraceae	Thérophytes	Méd.
105	<i>Paronychia argentea</i> Pourr.	Illecebraceae	Hémicryptophytes	Méd.
106	<i>Periploca angustifolia</i> Labill.	Apocinaceae	Phanérophytes	Méd. Sah.
107	<i>Periploca graeca</i> L.	Apocinaceae	Phanérophytes	Eur. Méd.
108	<i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass.	Asteraceae	Hémicryptophytes	W. Méd.
109	<i>Phalaris</i> sp.	Poaceae	/	/
110	<i>Phlomis crinita</i> subsp. <i>mauritanica</i> (Munby) Murb.	Lamiaceae	Chaméphytes	Ibéro-Maur.
111	<i>Phlomis</i> sp.	Lamiaceae	/	/
112	<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Pinaceae	Phanérophytes	Méd.
113	<i>Pistacia lentiscus</i> L.	Anacardiaceae	Phanérophytes	Méd.
114	<i>Plantago lagopus</i> L.	Plantaginaceae	Thérophytes	Méd.
115	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	Hémicryptophytes	Euras.
116	<i>Poa annua</i> subsp. <i>annua</i> (Beek) Br. Bl.	Poaceae	Thérophytes	Cosm
117	<i>Poa</i> sp.	Poaceae	Thérophytes	/
118	<i>Pycnocomon rutifolium</i> (Vahl) Hoffmanns. & Link	Caprifoliaceae	Hémicryptophytes	W Méd.
119	<i>Ranunculus arvensis</i> L.	Ranunculaceae	Thérophytes	W. Méd.
120	<i>Reseda alba</i> L.	Resedaceae	Hémicryptophytes	Euras.
121	<i>Retama monosperma</i> (L.) Boiss.	Fabaceae	Chaméphytes	Ibéro-Maur.
122	<i>Rhaponticum acaule</i> (L.) DC.	Asteraceae	Hémicryptophytes	N.A.
123	<i>Romulea bulbocodium</i> (L.) Seb.et Maur.	Iridaceae	Géophytes	Méd.
124	<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	Lamiaceae	Chaméphytes	Méd.
125	<i>Rubia peregrina</i> L.	Rubiaceae	Hémicryptophytes	Méd. Atl.
126	<i>Rumex bucephalophorus</i> L.	Polygonaceae	Thérophytes	Méd.
127	<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	Rutaceae	Hémicryptophytes	Méd.
128	<i>Ruta chalepensis</i> L	Rutaceae	Hémicryptophytes	Méd.
129	<i>Ruta montana</i> (Clus.) L.	Rutaceae	Hémicryptophytes	Méd.
130	<i>Salvia argentea</i> L.	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Eur
131	<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	Rosaceae	Hémicryptophytes	Euras.

Tableau 3 (Suite)

132	<i>Santolina rosmarinifolia</i> L.	Asteraceae	chaméphytes	Ibéro-Maur
133	<i>Satureja nepeta</i> (L.) Scheele	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Euras.
134	<i>Scabiosa stellata</i> L.	Caprifoliaceae	Thérophytes	W Méd.
135	<i>Searsia pentaphylla</i> (Jacq.) F. A. Barkley	Anacardiaceae	Phanérophtes	W. Méd.
136	<i>Sedum acre</i> L.	Crassulaceae	Thérophytes	Euras.
137	<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau	Crassulaceae	Thérophytes	Méd.
138	<i>Sherardia arvensis</i> L.	Rubiaceae	Thérophytes	Euras.
139	<i>Silene colorata</i> Poitret	Caryophyllaceae	Thérophytes	Méd.
140	<i>Silene laeta</i> (Ait) A. Br.	Caryophyllaceae	Hémicryptophytes	W. Méd.
141	<i>Silene secundiflora</i> Othh.	Caryophyllaceae	Hémicryptophytes	Ibéro-Maur.
142	<i>Silybum maritimum</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	Hémicryptophytes	Cosm.
143	<i>Smilax aspera</i> L.	Smilacaceae	Chaméphytes	Macar. Méd.
144	<i>Stauracanthus boivinii</i> (Webb) Samp.	Fabaceae	Chaméphytes	Ibéro-Mar.
145	<i>Stipa barbata</i> Desf.	Poaceae	Hémicryptophytes	W. Méd.
146	<i>Stipa parviflora</i> Desf.	Poaceae	Hémicryptophytes	Méd.
147	<i>Teucrium Chamaedrys</i> L.	Lamiaceae	Chaméphytes	Eur-Méd
148	<i>Teucrium polium</i> L.	Lamiaceae	Hémicryptophytes	Eur. Méd.
149	<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.	Thymelaeaceae	Chaméphytes	Méd.
150	<i>Thymus ciliatus</i> Desf.	Lamiaceae	Chaméphytes	End NA
151	<i>Thymus Fontanesii</i> Boiss. et Reut.	Lamiaceae	Chaméphytes	End. Alg. Tun.
152	<i>Trifolium angustifolium</i> L.	Fabaceae	Thérophytes	Méd
153	<i>Trifolium stellatum</i> L.	Fabaceae	Thérophytes	Méd
154	<i>Ulex parviflorus</i> Pourret	Fabaceae	Chaméphytes	W. Méd
155	<i>Ulex</i> sp.	Fabaceae	/	/
156	<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisb.) Dandy	Crassulaceae	Hémicryptophytes	Méd. Atl.
157	<i>Urginea pancrati</i> (Steinh) Phil.	Liliaceae	Géophytes	Canar. Méd.
158	<i>Urtica membranacea</i> Poir.	Urticaceae	Thérophytes	Méd
159	<i>Urtica pilulifera</i> L.	Urticaceae	Thérophytes	Euras.
160	<i>Urtica urens</i> L.	Urticaceae	Thérophytes	Circumb.
161	<i>Verbascum sinuatum</i> L.	Scrophulariaceae	Hémicryptophytes	Méd.
162	<i>Viola odorata</i> L.	Violaceae	Hémicryptophytes	Méd. Atl.
163	<i>Withania frutescens</i> (L.) Pauquy	Solanaceae	Chaméphytes	Ibéro-Mar.
164	<i>Ziziphus lotus</i> (L.) Lam.	Rhamnaceae	Phanérophtes	Méd.

### VI. 1.2.1. Composition floristique par famille

La région de Tessala est peuplée par 42 familles et celle de Beni Saf par 40 familles (Tableau 04). Cette richesse floristique est dominée par les familles des Asteraceae (14,29% ; 5,68%), Lamiaceae (9,24% ; 7,04%), Poaceae (15,31%, 4,22%), Liliaceae (5,88% ; 5,63%) et Fabaceae (5,04 ; 9,86) respectivement au niveau de Tessala et Beni Saf. Les Amaryllidaceae représentent 4,22% pour la station littorale alors qu'au niveau de Tessala elle est de 1,68%. Inversement, les familles des Brassicaceae et Cistaceae (2,52%) sont mieux figurées au niveau de Tessala que Beni Saf (1,41%). Les Hyacinthaceae, Ranunculaceae, Violacées, Plantaginaceae, Rubiaceae et Thymelaeaceae sont plus représentées à Beni Saf tandis que les Rutaceae, les Primulaceae, Papaveraceae et Linaceae s'inscrivent mieux à Tessala. Les Urticacées qui sont absents à Tessala, caractérisent la zone littorale avec un taux de 4,22%. Le reste des familles représentent des taux très faible moins de 2%.

### VI. 1.2.2. Composition floristique par type biogéographique

Les espèces composant les stations sont réparties phytogéographiquement de la manière suivante sur le tableau 05. Cette analyse biogéographique, nous permet de classer la flore de la zone d'étude suivant les origines.

La distribution des éléments phytogéographiques est très hétérogène entre Tessala et Beni-Saf. Les éléments strictement méditerranéens représentent une part très importante de la flore avec des pourcentages respectifs de 32,77% et 40,85%. Ces stations se trouvent aussi dominées par l'élément ouest-méditerranéen (12,61% ; 16,9%), l'élément ibéro-mauritanien (5,88% ; 5,63%), Eurasiatique (5,88% ; 4,22%) et Méditerranéo-Atlantique (4,20% ; 4,22%).

La flore européen-méditerranéenne (3,36%) a une place significative au niveau de Tessala. Les endémiques nord-africains et les Circum-Méditerranéen sont présents dans la région de Beni Saf atteignant un pourcentage de 4,28%. Le reste des éléments sont très variés et représentent des taux assez faible ne dépassant pas 3%.

**Tableau 04** : Composition floristique par famille

<b>Tessala</b>		<b>Beni Saf</b>	
<b>Familles</b>	<b>%</b>	<b>Familles</b>	<b>%</b>
Amaryllidaceae	1,68	Amaryllidaceae	4,22
Apiaceae	4,2	Asteraceae	5,63
Apocinaceae	0,84	Anacardiaceae	2,85
Araceae	0,84	Apiaceae	2,85
Arecaceae	0,84	Apocinaceae	2,85
Aristolochiaceae	0,84	Araceae	2,85
Asparagaceae	0,84	Arecaceae	1,41
Asteraceae	14,29	Aristolochiaceae	2,85
Boraginaceae	1,68	Asparagaceae	1,41
Brassicaceae	2,52	Asteraceae	4,22
Campanulaceae	0,84	Boraginaceae	1,41
Caprifoliaceae	0,84	Brassicaceae	1,41
Caryophyllaceae	3,36	Caprifoliaceae	1,41
Cistaceae	2,52	Chenopodiaceae	1,41
Convolvulaceae	0,84	Cistaceae	1,41
Crassulaceae	2,52	Crassulaceae	1,41
Ephedraceae	0,84	Cupressaceae	1,41
Euphorbiaceae	0,84	Ephedraceae	1,41
Fabaceae	5,04	Ericaceae	1,41
Geraniaceae	0,84	Fabaceae	9,86
Hyacinthaceae	0,84	Hyacinthaceae	1,41
Illecebraceae	0,84	Illecebraceae	1,41
Iridaceae	1,68	Iridaceae	1,41
Lamiaceae	9,24	Lamiaceae	7,04
Liliaceae	5,88	Liliaceae	5,63
Linaceae	2,52	Linaceae	1,41
Oleaceae	0,84	Papaveraceae	1,41
Papaveraceae	1,68	Pinaceae	1,41
Plantaginaceae	1,68	Plantaginaceae	2,85
Poaceae	15,13	Poaceae	4,22
Polygonaceae	0,84	Primulaceae	1,41
Primulaceae	1,68	Ranunculaceae	2,85
Ranunculaceae	0,84	Rubiaceae	2,85
Resedaceae	0,84	Rutaceae	1,41
Rhamnaceae	0,84	Smilacaceae	1,41
Rosaceae	0,84	Solanaceae	2,85
Rubiaceae	2,52	Thymelaeaceae	1,41
Rutaceae	1,68	Urticaceae	4,22
Scrophulariaceae	0,84	Violacées	1,41
Thymelaeaceae	0,84	Zygophyllaceae	1,41
Violacées	0,84	/	/

**Tableau 05** : Composition floristique par type biogéographique

<b>Tessala</b>		<b>Beni Saf</b>	
<b>Chorologie</b>	<b>%</b>	<b>Chorologie</b>	<b>%</b>
Canar. Méd.	1,68	Canar. Méd.	1,41
Circumbor.	2,52	Circumbor.	1,41
Circum.méd	2,52	Circum-méd.	4,22
Cosm.	2,52	Eur. Méd.	2,82
End N.A.	1,68	End Alg-Tun	1,41
End. Alg. Tun.	0,84	End N.A.	4,22
End. Alg.-Mar.	1,68	Eur. mérid. A.N.	1,41
Eur	1,68	Euras.	4,22
Eur. Méd.	3,36	Euras. Méd.	1,41
Eur. mérid. A.N.	0,84	Ibéro-Maur.	5,63
Euras.	5,88	Macar.-Méd.	2,82
Euras. Méd.	0,84	Méd.	40,85
Euras-NA	0,84	Méd. Atl.	4,22
Ibéro-Maur.	5,88	Méd. Sah.	1,41
Macar Méd-Iran	0,84	Méd-Occ.	1,41
Macar.-Méd.	2,52	N.A.	1,41
Méd.	32,77	W Méd.	16,9
Méd. Atl.	4,20	/	/
Méd. Sah.	0,84	/	/
Méd.-Irano-Tour.	1,68	/	/
N.A.	1,68	/	/
NA-Sicile	0,84	/	/
Paléo-subtrop.	0,84	/	/
Paléotemp	0,84	/	/
Sah-Sind.	0,84	/	/
Sicil-AfrN-Libye	1,68	/	/
Subméd.	0,84	/	/
W Méd.	12,61	/	/

**Canar-Méd**: Canarien-Méditerranéen ; **Circumbor**: Circumboréal ;  
**Circumméd**: Circumméditerranéen ; **Cosmo** : Cosmopolite ; **End-N-A** : Endémique Nord-Africain ;  
**End. Alg. Tun**: Endémique Algéro-Tunisien ; **End. Alg.-Mar**: Endémique Algéro-Marocain ;  
**Eur**: Européen ; **Eur-Méd**: Euro-méditerranéen ; **Eur-Mérid N.A** : Européen Méridional – Nord-Africain ;  
**Euras** : Eurasiatique ; **Euras-Méd** : Eurasiatique Méditerranéen ;  
**Euras-N.A** : Eurasiatique Nord-Africain ; **Ibéro-Maur** : Ibéro-Mauritanien ; **Macar Méd-Iran Tou**: Macaro-Méditerranéo-Irano-Touranien ; **Macar-Méd** : Macaro- Méditerranéen ; **Méd**: Méditerranéenne ;  
**Méd. Atl**: Méditerranéo-Atlantique ; **Méd. Sah**: Méditerranéo-Saharien ;  
**Méd-Irano-Tour**: Méditerranéo-Irano-Touranien ;  
**Med-Occ**: Méditerranéo-Occidentale ; **N.A**: Nord-Africain ; **N.A-Sicil**: Nord-Africain-Sicilien ;  
**Paléo-Sub-Trop** : Paléo subtropical. ; **Paléo Temp** : Paléo-Tempéré ;  
**Sah-Sind**: Sahara- Sindien ; **Sicile-AfrN-Libye**: Sicilien-Afrique du Nord-Libyen ;  
**Sub-Méd**: Sub-Méditerranéen ; **W-Méd** : Ouest Méditerranéen ;

### VI. 1.2.3. Variation saisonnière de la composition floristique en fonction des types biologiques

Raunkiaer (1904, 1905, 1907, 1934) a établi une classification des végétaux en type biologique, suivant les formes d'adaptation avec les conditions du milieu naturel. Cette classification est basée essentiellement, sur la stratégie d'adaptation de la plante à la saison défavorable (dans la région méditerranéenne, la période critique est la saison estivale), et la position des bourgeons hibernants par rapport à la surface du sol.

Les zones d'étude, comme toute la région méditerranéenne se caractérise par une biodiversité très importante en matière de flore, nous avons recensé en tous 164 espèces, dont la grande partie est constitué notamment des hémicryptophytes, qui représentent 26,76% à Beni Saf et 37,81% à Tessala. La zone littorale est caractérisée par les chaméphytes (25,35%) et les géophytes (19,72%), à l'inverse de Tessala qui est prédominée, à côté des hémicryptophyte, par les thérophytes (32,77%).

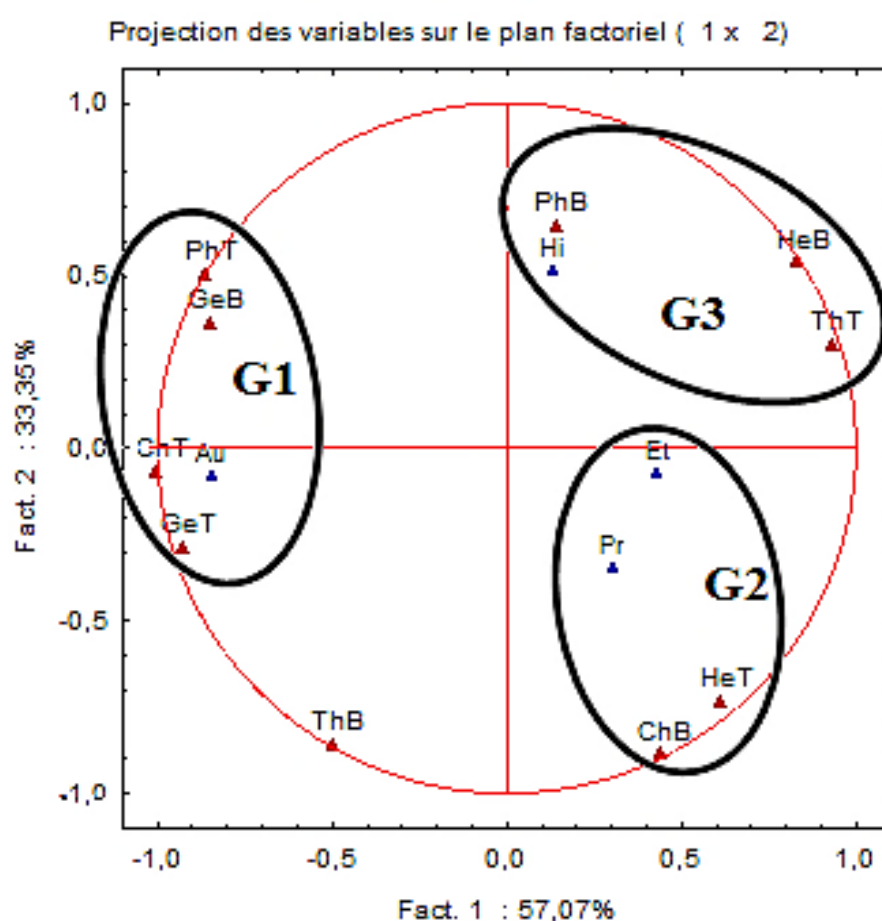
Le tableau 06 montre la distribution des types biologiques au niveau des deux zones étudiées en fonction des saisons.

À partir de la représentation graphique issue de l'analyse en composantes principales (ACP) (Figure 32) sur le plan factoriel 1-2, il ressort que :

- Les géophytes sont particulièrement présents en automne (groupe G1) et où ils représentent des taux assez importants par rapport aux autres saisons voir, 23,22% et 24,41% respectivement au niveau de Béni-Saf et Tessala ;
- Le printemps et l'été (groupe G2), sont caractérisés par la prédominance des hémicryptophytes au niveau de Tessala (36,89%, 37,11%) et des chaméphytes à Béni-Saf (25%, 22,81%) ;
- Les hivers sont marqués par la prédominance des hémicryptophytes à Béni-Saf et les thérophytes à Tessala (groupe G3), avec des taux respectifs de 31,5% et 36,84%.

Tableau 06 : Type biologique

	Type biologique	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Total/année
Beni Saf	Chaméphytes	22,22%	25%	22,81%	25%	25,35
	Géophytes	16,66%	15%	13,04%	23,22%	19,72
	Hémicryptophytes	31,5%	35%	30,43%	29,16%	26,76
	Phanérophytes	16,66%	15%	17,39%	16,66%	12,68
	Thérophytes	11,11%	15%	13,04%	8,33%	12,68
Tessala	Chaméphytes	19,44%	20%	20,31%	18,96%	11,76
	Géophytes	14%	15,38%	15,62%	24,41%	10,92
	Hémicryptophytes	36,11%	36,89%	37,11%	36,21%	37,81
	Phanérophytes	5,55%	4,62%	4,68%	5,17%	3,36
	Thérophytes	36,84%	23,07%	23,44%	17,24%	32,77



**Figure 32** : Représentation superposée des types biologiques et des saisons sur le cercle de corrélation (ACP).

Ph: Phanérophytes; Ch: Chaméphytes; He: Hémicryptophytes; Th: Thérophytes;  
 Ge : géophytes ; B : Béni-Saf ; S : Sidi Djelloul ; T : Tessala.  
 Hi : hiver ; Pr : printemps ; Et : été ; Au : automne.

## VI. 1.2.4. Indices de la diversité floristique

### VI. 1.2.4.1. La fréquence

Si nous confrontons les relevés de chacune des deux zones d'études, nous constatons une divergence dans la densité des espèces. Comme le signale Alcaraz (1969), nous considérons comme espèce de faible présence, celle dont le degré de présence est inférieur à III, et comme espèce de haute présence, celle dont ce degré est égal ou supérieur à III.

De ce fait, le calcul de la fréquence (voir annexe 03 et 04) a reflété les cinq classes suivantes :

- Espèces constantes : représenté que par *Ruta angustifolia* caractéristique de la zone littorale. Cette classe traduit l'homogénéité de la végétation qui peut être appréciée par le fait que ses représentants sont régulièrement répartis ou bien au contraire agglomérés dans certaines parties du relevé.
- Espèces abondantes : elle désigne, *Ruta chalepensis* (66,66 %) et *Lavandula dentata* L. (64,28%).
- Espèces fréquentes : cette classe est bien représentée à Beni Saf, nous pouvons citer *Calycotome intermedia* Link., *Arisarum vulgare* Targ. Tozz., *Pallenis maritimus* (L.) Greuter., *Brachypodium retusum* (Pers.) P.Beauv., *Chamaerops humilis* L., *Lobularia maritima* (L.) Desv., *Romulea bulbocodium* (L.) Seb.et Maur., *Urginea pancration* (Steinh) Phil., *Teucrium polium* L.
- Espèces peu fréquentes : c'est le cas de *Ruta montana* L., *Plantago lagopus* L., *Bromus rubens* L., *Lysimachia monelli* (L.) U. Manns & Anderb., au niveau de Tessala et *Aristolochia baetica* L., *Arum italicum* Mill., *Asparagus acutifolius* L., *Bellevalia dubia* Pomel, *Clematis cirrhosa* L., *Ephedra fragilis* Desf, *Searsia pentaphylla* (Jacq.) F. A. Barkley., au niveau de Béni Saf.
- Espèces très rares : tel que, *Cynoglossum cherifolium*, *Convolvulus althaeoides* L., *Daucus carota* L., *Retama monosperma* (L.) Boiss., *Stipa barbata* Desf...etc.

### VI. 1.2.4.2. Indice de Sorensen (Cs)

La valeur du coefficient de similitude de Sorensen (Cs) montre une faible similitude (< 50 %) entre la composition spécifique des deux sites d'étude. Cet indice indique un pourcentage ne dépassant pas les 27,51 %. Ces deux sites d'étude distants de 95 Km se trouvant sous des paramètres écologiques différents possèdent une structure végétale différente en termes de richesse spécifique.

### VI. 1.2.4.3. Indice de Fridley

L'indice de Fridley calculé nous permet de distinguer entre les espèces spécialistes et les espèces généralistes. L'indice de Fridley (IF) est construit de telle sorte que les espèces sont d'autant plus spécialistes que l'indice est faible. Les espèces présentes une seule fois dans le relevé et dont le niveau de rareté est très important ne sont pas prises en considération pour cet indice.

La représentation graphique (Figure 33) donne un classement des espèces entre généraliste, spécialiste et intermédiaire. Pour cela nous sommes basés en premier temps sur la boîte à moustache de la variable X (Indice de Fridley).

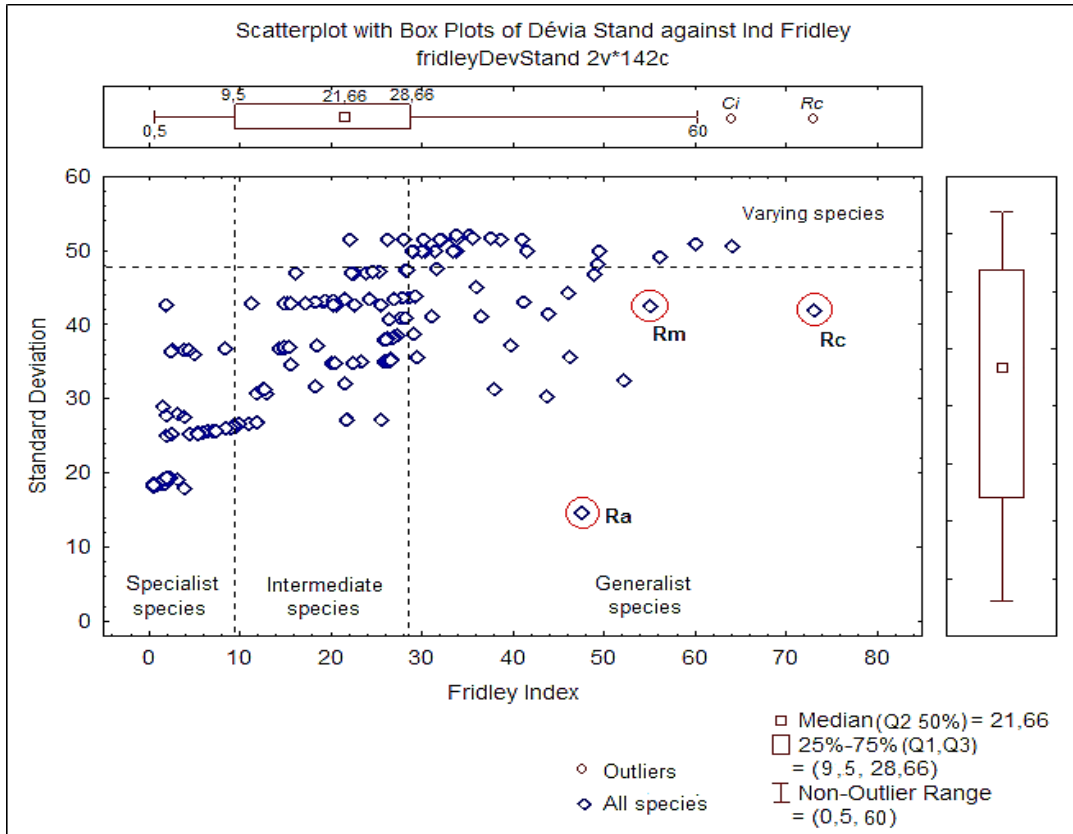
La médiane Q2 (21,66) représenté par le point à l'intérieur de la boîte partage la série de l'indice calculé en deux groupes d'effectifs égaux, groupe de gauche (valeurs inférieures) et groupe de droite (valeurs supérieures) (50% des effectifs). A ce stade nous pouvons considérer que la valeur du deuxième quartile  $Q2=21,66$  comme le seuil qui délimite entre les espèces spécialistes et généralistes.

Si nous avançons plus dans l'analyse des données on aura encore deux quartiles à calculer ;

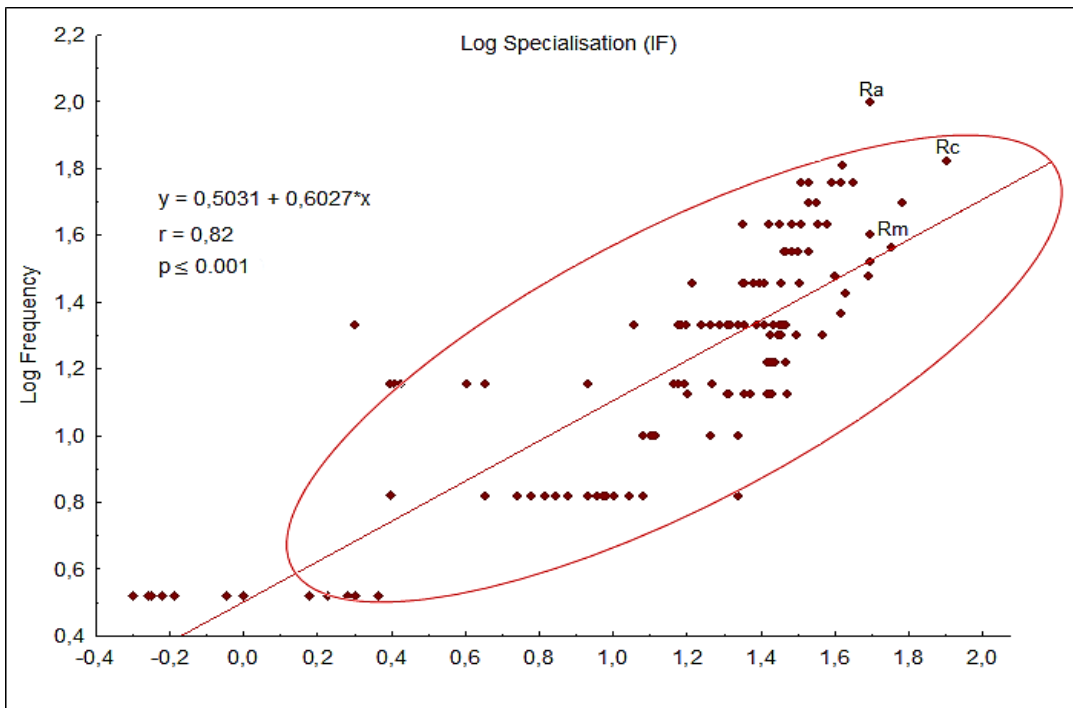
- Le Q1 qui correspond à 25% des observations (représenté par le trait gauche de la boîte) est calculé à partir de la médiane du groupe de gauche ce qui donne  $Q1=9,5$ .
- Le troisième quartile Q3 correspondant à 75% des observations (représenté par le trait droit de la boîte) repartage le groupe de droite en deux effectifs égaux ce qui donne  $Q3=28,66$ .

Les deux moustaches (wiskers) représentées par des traits de part et d'autre de la boîte délimitent les valeurs dites adjacentes (0,5, 60) qui sont déterminés à partir de l'écart interquartile ( $Q3-Q1$ ). Cet écart [ $Q3-Q1=19,16$ ] est utilisé comme indicateur de dispersion. Il correspond à 50% des effectifs situés à l'intérieur de la boîte.

Deux valeurs sont considérées comme atypiques (60,26 et 79,2) (*Calycotome intermedia*, *Ruta chalepensis*) car elles sont situées au-delà de la frontière droite (60).



**Figure 33** : Classement des espèces selon l'indice de spécialisation de Fridley. L'axe Y donne l'écart type de la valeur moyenne de l'indice calculé. La boîte donne la fourchette des valeurs pour les espèces spécialistes, intermédiaires et généralistes. Ra : *Ruta montana* ; Rc : *Ruta chalepensis* ; Ra : *Ruta angustifolia* ; Ci : *Calycotome intermedia*.



**Figure 34** : Relation entre l'indice de spécialisation et la fréquence des espèces. Note : les corrélations sont basées sur n=142 espèces.

Au total, 142 espèces ont été assez fréquentes pour estimer leur degré de spécialisation avec l'indice de Fridley. Les valeurs de IF variaient de 0.5 pour *Aristolochia fontanesii* Boiss. & Reut., l'espèce la plus spécialiste, à 79,2 pour *Ruta chalepensis* (L.), l'espèce la plus généraliste (Figure 33). La dispersion des valeurs de IF dans trois classes de taille inégale (Tableau 07, 08, 09) nous a permis de distinguer les espèces les plus spécialistes de IF = 0,5 à IF = 9,5 soit un taux de 24,34%, les espèces intermédiaires de IF = 9,55 à IF = 28,66 avec un taux de 40,54% et les généralistes de IF=29 à IF= 79,2 qui représente que 10,13%. Les 25% d'espèces ayant l'écart type (standard deviation) le plus élevé ont été regroupées dans une quatrième catégorie appelée «espèces variable».

La corrélation entre l'indice de spécialisation de Fridley et la fréquence des espèces (Figure 34) est statistiquement significative à la valeur  $p \leq 0,001$ . La relation est largement positive avec une valeur absolue du coefficient  $r = 0,82$ . Certains points représentant les espèces sont proches de la ligne mais d'autres en sont éloignés comme *Ruta angustifolia*, ce qui indique une relation linéaire modérée entre les variables. La relation est positive car lorsque la fréquence augmente (Annexe 03 et 04), la valeur calculée de l'indice de Fridley augmente aussi.

**Tableau 07** : Groupe d'espèces spécialistes en fonction de l'indice de Fridley

IF	Espèce	IF	Espèce
0,5	<i>Aristolochia fontanesii</i> Boiss. & Reut.	4,5	<i>Eryngium triquetrum</i> Vahl.
0,55	<i>Salvia argentea</i> L.	4,5	<i>Periploca angustifolia</i> Labill.
0,6	<i>Cistus salvifolius</i> L.	5,5	<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisb.) Dandy
0,65	<i>Ziziphus lotus</i> (L.) Lam.	5,5	<i>Verbascum sinuatum</i> L.
0,9	<i>Carlina involucrata</i> ssp. <i>corymbosa</i> Q. et	6	<i>Olea europaea</i> var. <i>oleaster</i>
1	<i>Asparagus horridus</i> L.f.	6	<i>Stipa parviflora</i> Desf.
1,5	<i>Biscutella didyma</i> L.	6,5	<i>Plantago lanceolata</i> L.
1,69	<i>Linum maritimum</i> L.	7	<i>Festuca</i> sp.
1,9	<i>Centaurea eriophora</i> L.	7	<i>Reseda alba</i> L.
2	<i>Cynoglossum cherifolium</i>	7,5	<i>Catananche coerulea</i> L.
2	<i>Phlomis crinita</i> subsp. <i>mauritanica</i>	7,5	<i>Trifolium stellatum</i> L.
2	<i>Urtica urens</i> L.	8,5	<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav.
2,3	<i>Lolium multiflorum</i> Lamk.	8,5	<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.
2,5	<i>Phalaris</i> sp.	8,5	<i>Lycium intricatum</i> Boiss
2,5	<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	9	<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.
2,66	<i>Aristolochia paucinervis</i> Pomel.	9,35	<i>Helianthemum polyanthum</i> (Desf.)
4	<i>Delphinium peregrinum</i> L.	9,5	<i>Campanula</i> sp.

**Tableau 08** : Groupe d'espèces généralistes en fonction de l'indice de Fridley

IF	Espèce	IF	Espèce
29,2	<i>Teucrium polium</i> L.	41,28	<i>Plantago lagopus</i> L.
29,33	<i>Erica multiflora</i> L.	42,38	<i>Bromus rubens</i> L.
29,53	<i>Ajuga iva</i> L.	49	<i>Lysimachia monelli</i> (L.) U. Manns & Anderb.
30,33	<i>Fagonia cretica</i> L.	49,4	<i>Asphodelus microcarpus</i> Salzm & Viv
37,66	<i>Pistacia lentiscus</i> L.	49,5	<i>Ruta angustifolia</i> Pers.
36,66	<i>Pallenis maritima</i> (L.) Greuter	56,27	<i>Ruta montana</i> L.
39,55	<i>Urginea pancracion</i> (Steinh) Phil.	79,2	<i>Ruta chalepensis</i> (L.)

**Tableau 09** : Groupe d'espèces intermédiaires en fonction de l'indice de Fridley

IF	Espèce	IF	Espèce
9,55	<i>Convolvulus althaeoides</i> L.	20,5	<i>Narcissus elegans</i> (Haw.) Spach
9,55	<i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot.	20,66	<i>Micromeria inodora</i> (Desf.) Benth.
10	<i>Cirsium echinatum</i> (Desf.) DC.	21,66	<i>Sanguisorba minor</i> Scop.
11,33	<i>Pinus halepensis</i> Mill.	21,75	<i>Ajuga iva</i> subsp. <i>Pseudoiva</i> (DC.) Briq.
12	<i>Dactylis glomerata</i> L.	22,5	<i>Ephedra fragilis</i> Desf.
12	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U. Manns &	22,66	<i>Acis autumnalis</i> (L.) Sweet
12,66	<i>Thymus ciliatus</i> Desf.	22,66	<i>Pycnocomon rutifolium</i> (Vahl) Hoffmanns.
12,75	<i>Thymus fontanesii</i> L.	23,5	<i>Galium verrucosum</i> Huds
13	<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf.	24,33	<i>Paronychia argentea</i> Pourr.
14,5	<i>Hyoseris radiata</i> L.	25,66	<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau
15	<i>Lathyrus odoratus</i> L.	26	<i>Asparagus acutifolius</i> L.
15	<i>Periploca graeca</i> L.	26	<i>Daphne gnidium</i> L.
15	<i>Retama monosperma</i> (L.) Boiss.	26,15	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.
15,33	<i>Hyacinthoides lingulata</i> (Poir.) Rothm.	26,2	<i>Rumex bucephalophorus</i> L.
15,5	<i>Erophaca baetica</i> (L.) Boiss.	26,5	<i>Ballota hirsuta</i> L.
15,5	<i>Smilax aspera</i> L.	26,5	<i>Romulea bulbocodium</i> (L.) Sebast. & Mauri
15,66	<i>Searsia pentaphylla</i> (Jacq.) F. A. Barkley	26,75	<i>Carduncellus pinnatus</i> (Desf.) DC.
15,8	<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Berthol.	26,75	<i>Viola odorata</i> L.
16,25	<i>Galium</i> sp.	26,78	<i>Sedum acre</i> L.
17,33	<i>Rubia peregrina</i> L.	26,8	<i>Daucus carota</i> L.
18,33	<i>Gagea granatelli</i> Parl.	27	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv
19,33	<i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>maritima</i>	27	<i>Juniperus phoenicea</i> L.
19,35	<i>Cerinthe gymnandra</i> Gasp.	27,4	<i>Bellis annua</i> L.
19,4	<i>Coris monspeliensis</i> L.	27,83	<i>Arum italicum</i> Mill.
20,25	<i>Helianthemum</i> sp.	28	<i>Fumaria capreolata</i> L.
20,33	<i>Helianthemum helianthemoides</i>	28,33	<i>Lagurus ovatus</i> L.
20,33	<i>Macrochloa tenacissima</i> (L.) Kunth.	28,66	<i>Asparagus albus</i> L.
20,33	<i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass.		

### VI. 1.3. Communautés végétales

Pour l'interprétation des résultats nous nous sommes limités aux deux premiers axes factoriels.

#### VI. 1.3.1. Signification écologique des axes factoriels (NSCA)

L'analyse non symétrique des correspondances (NSCA) montre une importante différence dans la composition floristique entre les relevés de la zone de Tessala et ceux de la zone de Beni Saf (figures 35 et 36).

En effet, sur le premier axe, ceux de la région de Beni Saf (G1) sont marqués par la présence de *Ruta angustifolia*, avec une contribution relative de  $-0,02239$  ainsi que les espèces accompagnatrices, telles que : *Arisarum vulgare* Targ. Tozz. ( $-0,01013$ ), *Erophaca baetica* (L.) Boiss. ( $-0,00271$ ), *Pallenis maritima* (L.) Greuter. ( $-0,00757$ ), *Lathyrus odoratus* L. ( $-0,00321$ ), *Stauracanthus boivinii* (Webb) Samp. ( $-0,00115$ ), *Ulex* sp. ( $-0,01114$ ), *Asparagus albus* L. ( $-0,00161$ ), *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. ( $-0,00714$ ), *Delphinium peregrinum* L. ( $-0,00275$ ), *Fagonia cretica* L. ( $-0,00973$ ), *Fumaria capreolata* L. ( $-0,00275$ ), *Stipa barbata* Desf. ( $-0,00209$ ), *Erica multiflora* L. ( $-0,00339$ ), *Romulea bulbocodium* (L.) Seb. et Maur. ( $-0,00917$ ). Ce lot d'espèces, qui est étroitement lié à la nature du substrat sablo-calcaire, se définit aussi par une strate arborée éparsée et rabougrie : *Pinus halepensis* Mill. ( $-0,00542$ ), *Juniperus phoenicea* L. ( $-0,00454$ ), *Pistacia lentiscus* L. ( $-0,00799$ ), *Searsia pentaphylla* (Jacq.) F. A. Barkley ( $-0,00483$ ).

Parmi les relevés avec les plus fortes contributions relatives, les coordonnées négatives correspondent aux relevés de la zone littorale (Béni-Saf) et les coordonnées positives aux relevés de la zone de Tessala (Figure 36). La représentation des coordonnées des relevés le long de cet axe, est fonction de leur position géographique.

Le site de la région de Tessala se caractérise par un groupe d'espèces végétales (G2) à *Ruta chalepensis* (0,00229), *Calycotome intermedia* Link. (0,0007), *Urginea pancration* (Steinh) Phil (0,01758), *Daucus carota* L. (0,0012), *Chamaerops humilis* L. (0,00504), *Ballota hirsuta* L. (0,01286), *Lysimachia monelli* (L.) U. Manns & Anderb. (0,01067), *Asphodelus microcarpus* Salzm. & Viv. (0,01947), *Ruta montana* (Clus.) L., (0,00533), *Olea europaea* var. *oleaster* (0,00433).

Les espèces les plus contributives à l'axe 2 du côté négatif sont celles qui présentent les coordonnées du groupe (G3). On note la présence de l'espèce *Ruta montana* (L.) L. (-0,01273) dans beaucoup de relevés au niveau de la zone de Tessala, accompagnée par *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb. (-0,00136), *Carduncellus pinnatus* (Desf.) DC. (0,00408), *Sedum acre* L. (0,00291), *Rumex bucephalophorus* L. (0,00262), *Ornithogalum umbellatum* L. (-0,00063) et *Aristolochia fontanessi* Boiss. & Reut. (-0,006).

### VI. 1.3.2. Analyse de la dispersion horizontale de la végétation

Les figures 37 et 38 représentent les analyses factorielles multiples. Dans les deux zones (Beni Saf et Tessala), la projection des points espèces-environnement sur le plan des axes 1 et 2 montre que la structuration du nuage de points correspond à un gradient d'humidité et d'exposition (les autres paramètres, altitude, substrat et températures avaient peu d'influence dans l'analyse).

Sur la figure 37, concernant la zone de Tessala, on retrouve l'opposition entre deux groupes d'espèces : un premier ensemble à *Ruta chalepensis* avec la présence de quelques espèces (*Calycotome intermedia* Link., *Chamaerops humilis* L., *Ballota hirsuta* L. et *Asphodelus microcarpus* Salzm. & Viv.) qui sont associées à l'exposition Est et une importante hygrométrie (36 à 45 %). Un autre ensemble, associé à l'exposition sud et à un taux d'hygrométrie ne dépassant pas 35 %, est marqué par la présence de *Ruta montana* (L.) L. et d'autres espèces comme *Bromus rubens* L., *Pallenis maritima* (L.) Greuter. et *Aegilops neglecta* Req. Ex Berthol.

Sur la figure 38, représentant la zone littorale de Beni Saf, on constate que la présence de *Ruta angustifolia* est conditionnée par le facteur humidité et associée à l'exposition nord-ouest de la région. Elle se rencontre avec d'autres espèces, telles que *Calycotome intermedia* Link., *Chamaerops humilis* L., *Urginea pancracion* (Steinh) Phil., *Withania frutescens* (L.) Pauquy et *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv.

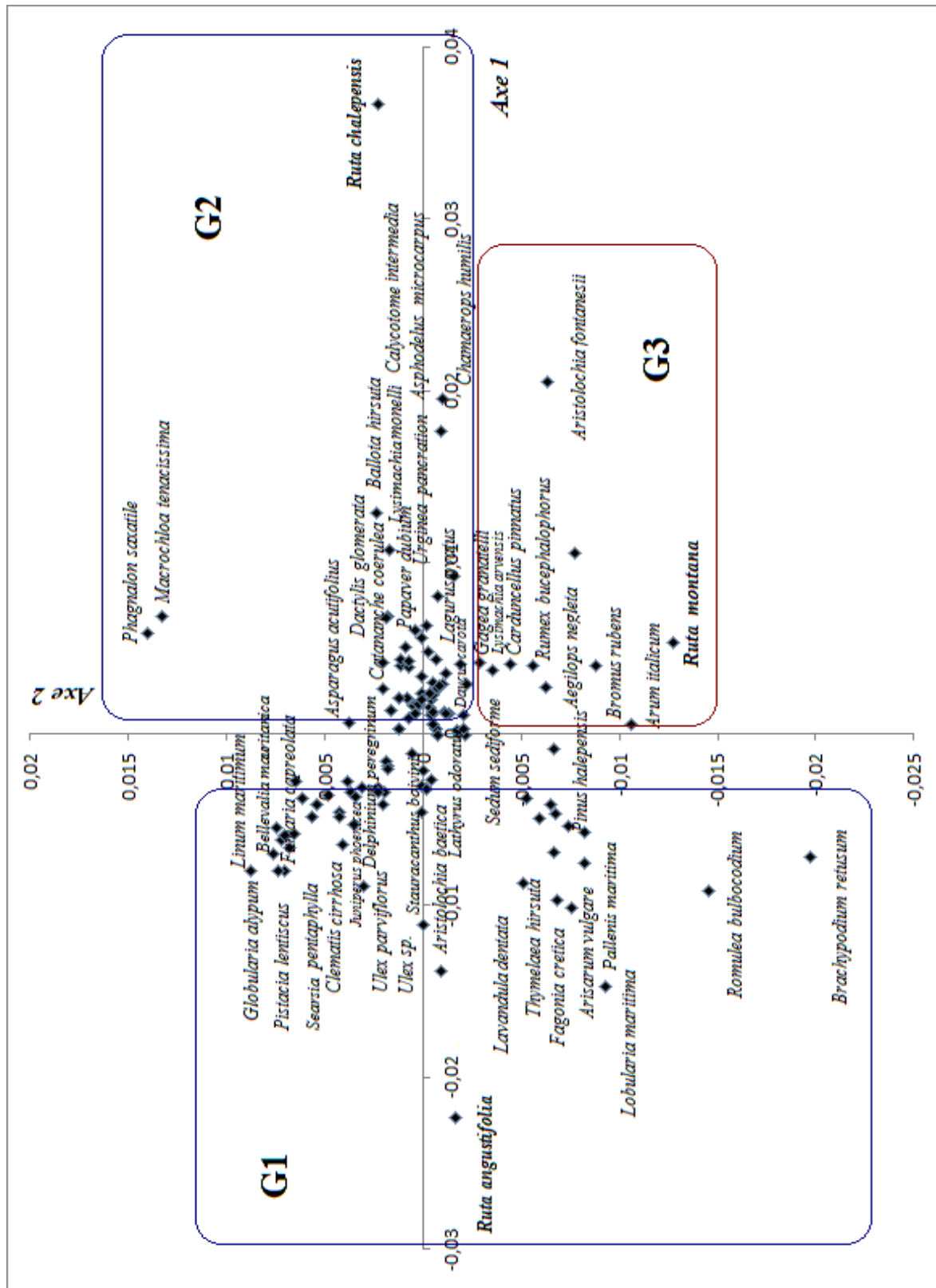
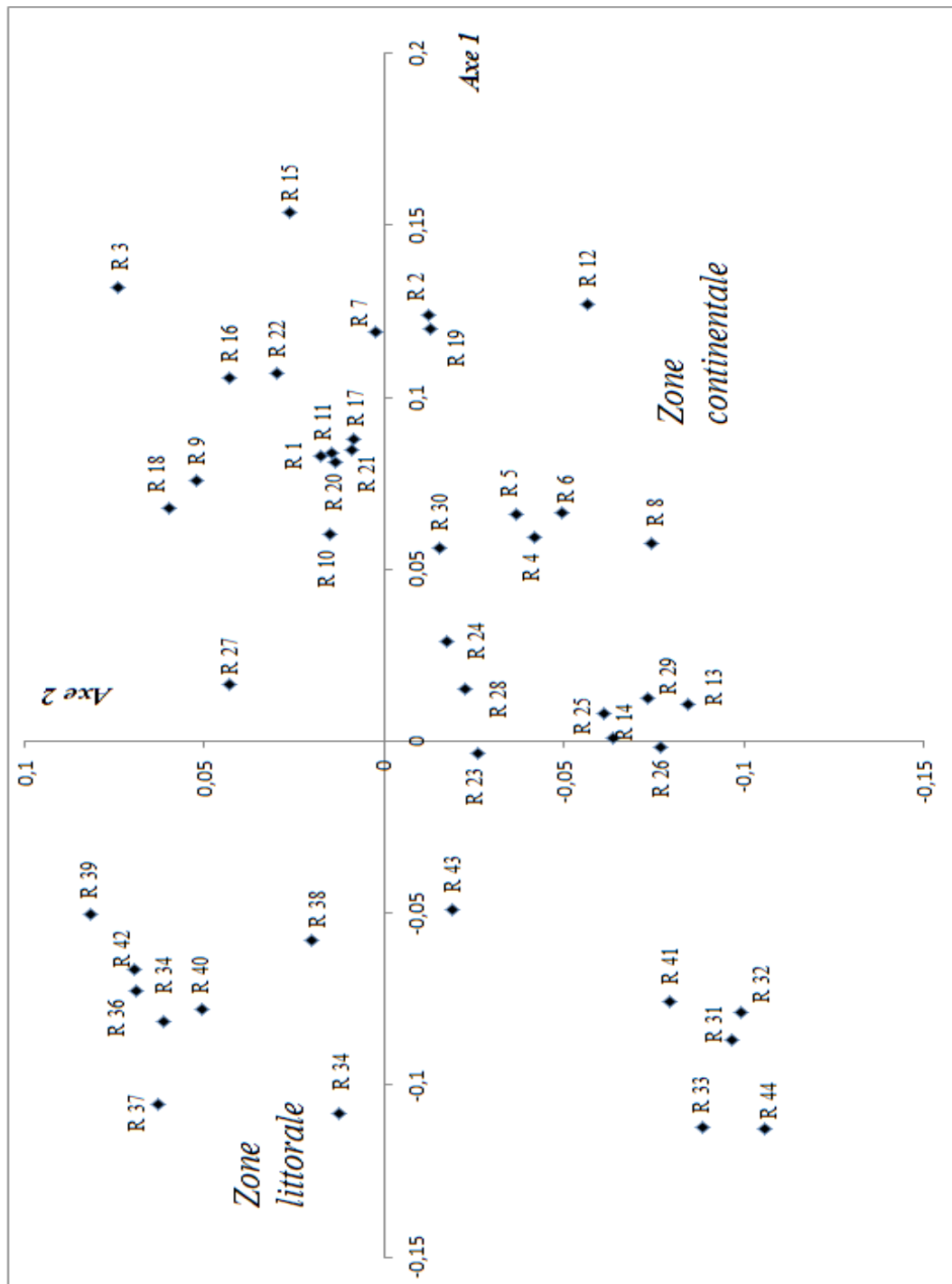


Figure 35 : Représentation des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances.



**Figure 36 :** Représentation des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse non symétrique des correspondances.

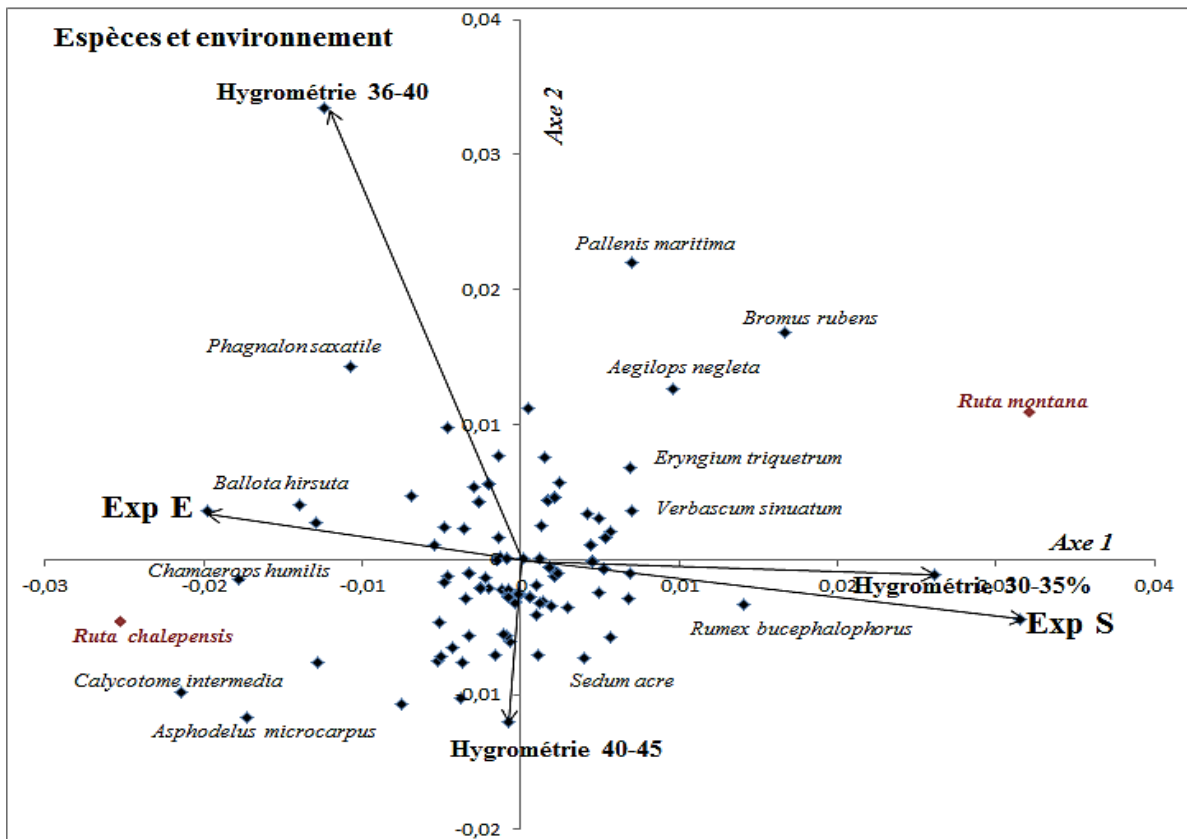


Figure 37: Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Tessala.

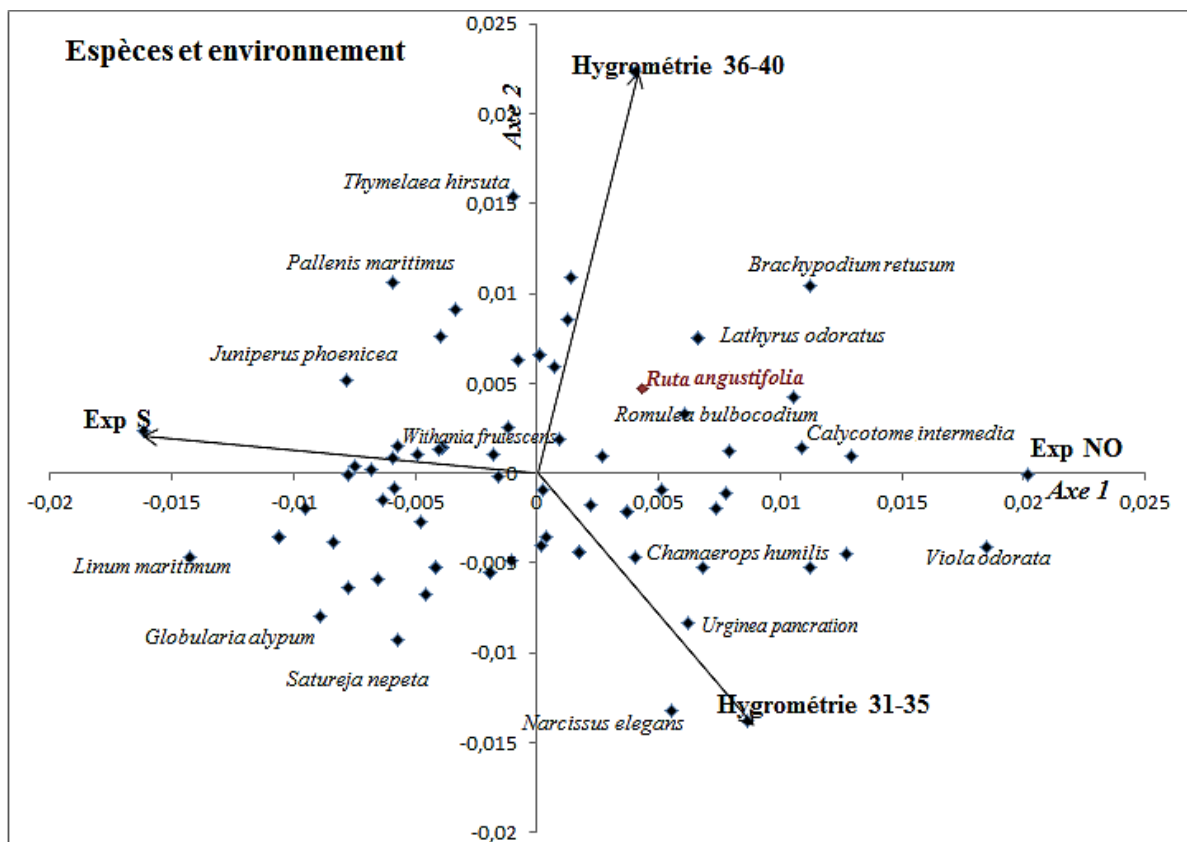


Figure 38: Analyse de la dispersion horizontale des espèces de la région de Béni-saf.

## VI. 2. Etude microphytodermique

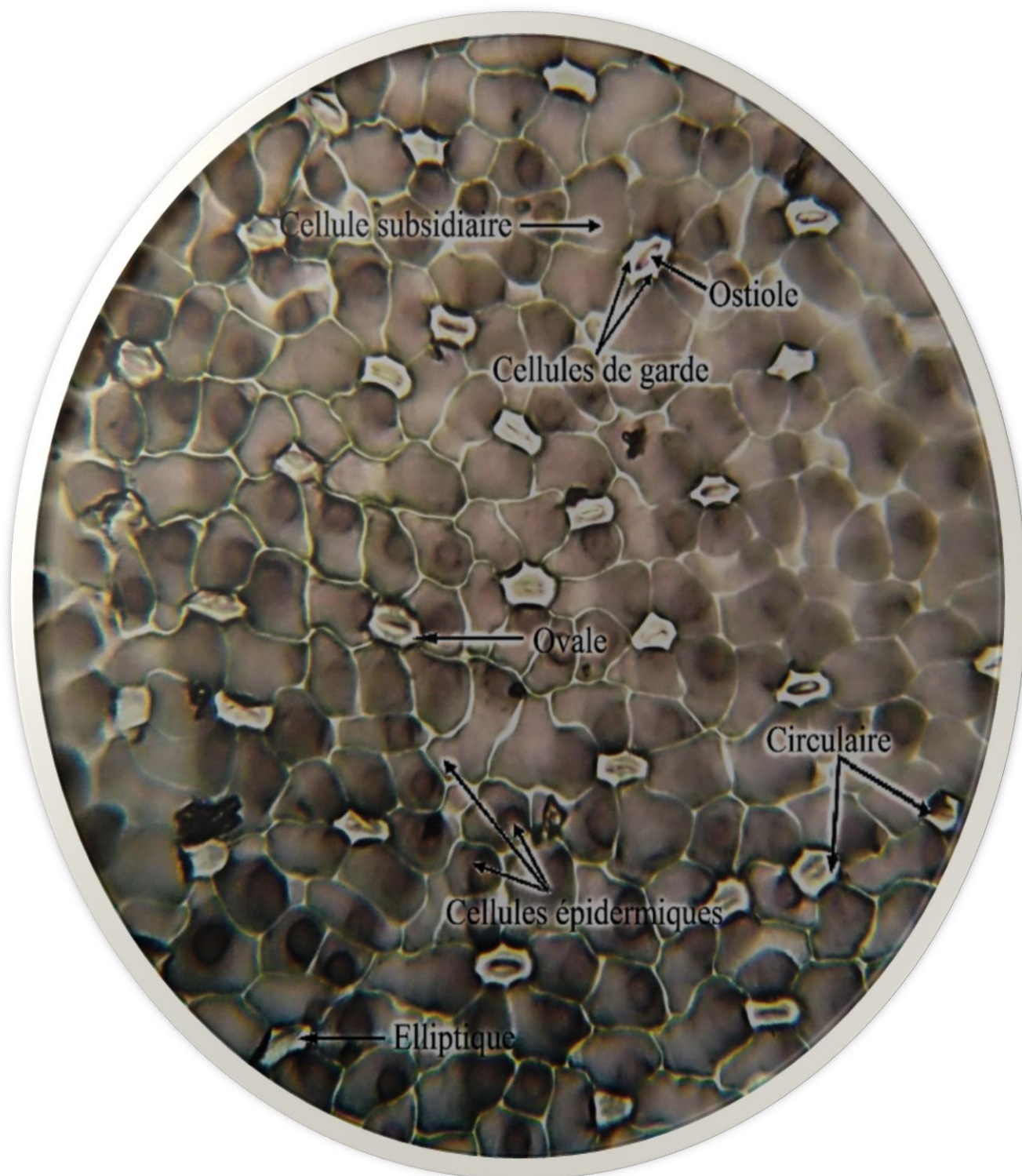
Les résultats de l'étude microscopique sont résumés dans les tableaux 10 et 12, qui comprennent les types stomatiques, le nombre et la taille (longueur et largeur) des stomates ainsi que celles des cavités sécrétrices, et l'indice stomatique.

### VI. 2. 1. Forme type, et taille stomatique

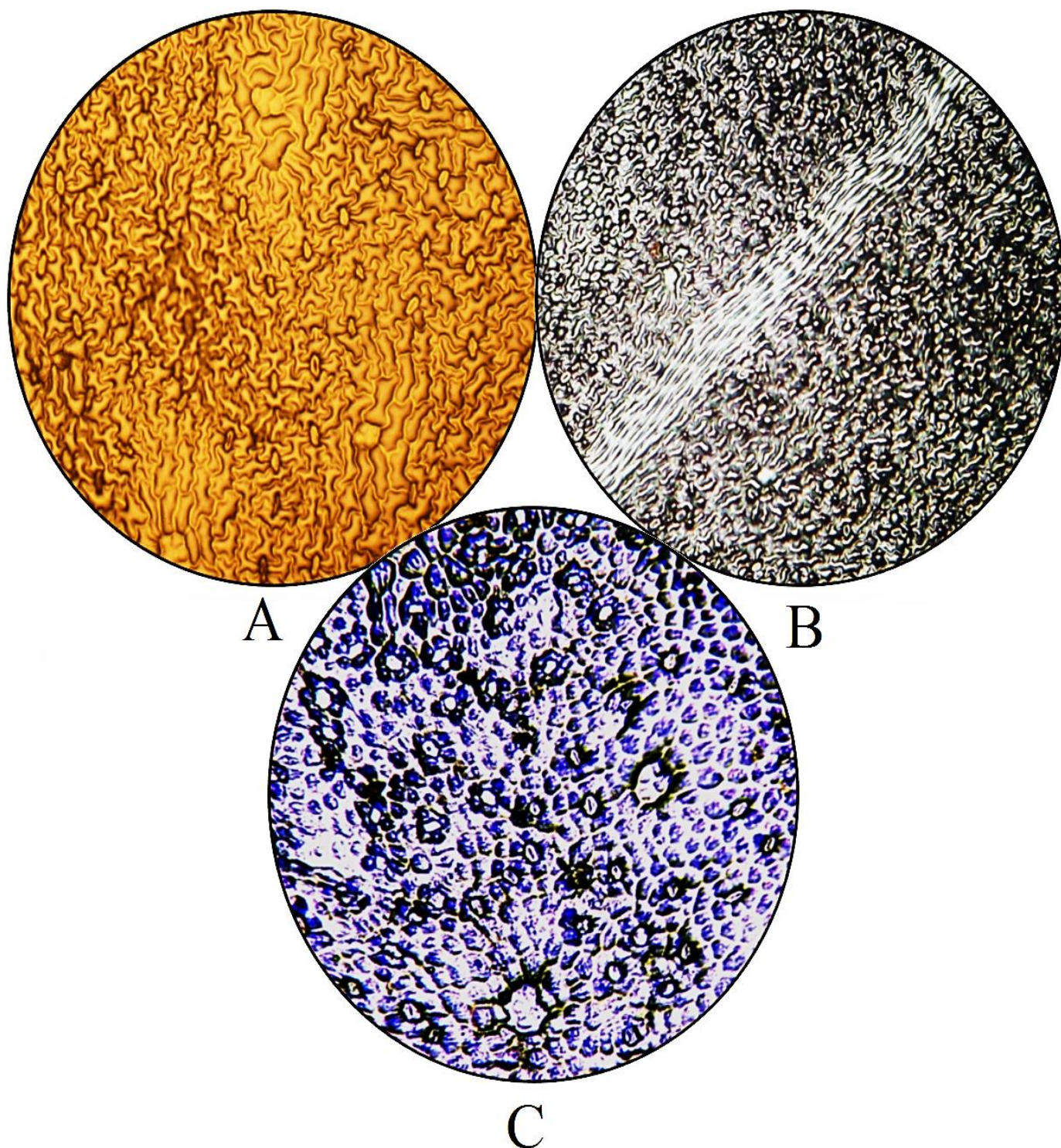
La forme des stomates est généralement circulaire, ovale ou elliptique (Figure 39). Elle diffère selon les espèces étudiées. Ces stomates sont plus allongés sur les feuilles des deux espèces *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* ; Par contre, ils sont ovales à rond sur les folioles de *Ruta montana* (Figure 40).

La taille des cellules épidermiques varie de 30 à 70  $\mu\text{m}$  ; leurs parois sont plus ou moins régulières à ondulées chez certains et sinueuses chez d'autres. Près de la nervure principale, les cellules épidermiques sont allongées le long de l'axe de la médiane et prennent une forme sensiblement rectangulaire (Figure 41). Les cellules épidermiques ont un profil polygonal, plus ou moins similaire sur les deux faces. Ces cellules sont polyédriques avant de devenir ondulées.

La structure des cellules subsidiaires diffère selon leur forme et leur agencement en fonction des cellules de garde. Elles présentent une forme distincte et indistincte aux cellules épidermiques adjacentes, et sont disposées généralement en un cycle qui entoure une paire de cellules de garde. Il existe rarement des cellules subsidiaires di-cycliques.

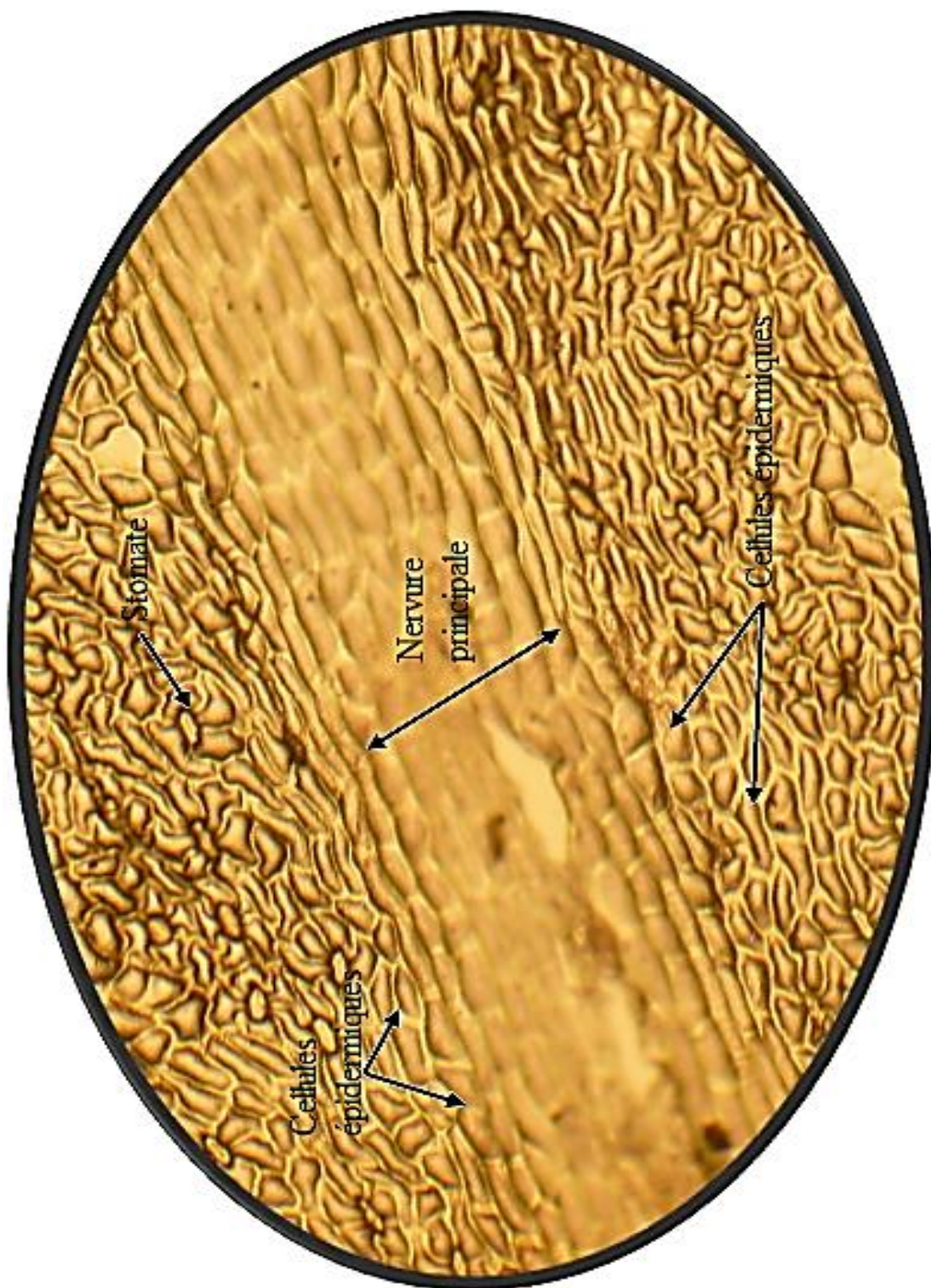


**Figure 39** : Différentes Formes des stomates chez le genre *Ruta* étudié observés sur l'épiderme inférieur des folioles au microscope optique (X400).  
La coloration des cellules est due au traitement d'image.



**Figure 40** : Epiderme inférieure des folioles des espèces du genre *Ruta* étudiés observés au microscope optique (X100).

A : *Ruta angustifolia* ; B : *Ruta chalepensis* ; C : *Ruta montana*



**Figure 41** : Forme des cellules épidermiques près de la nervure principale (X100).

Pour les taxons étudiés, nous avons trouvé des stomates sur les deux faces du limbe foliaires, à l'exception de *R. chalepensis* et *R. angustifolia*, dont l'épiderme de la face supérieure est glabre et dépourvu de stomates pendant la saison automnale. L'étude phytodermologique du genre *Ruta* révèle également la présence de huit types stomatiques sur les surfaces abaxiales et adaxiales. Ces espèces portent donc des feuilles amphistomatiques.

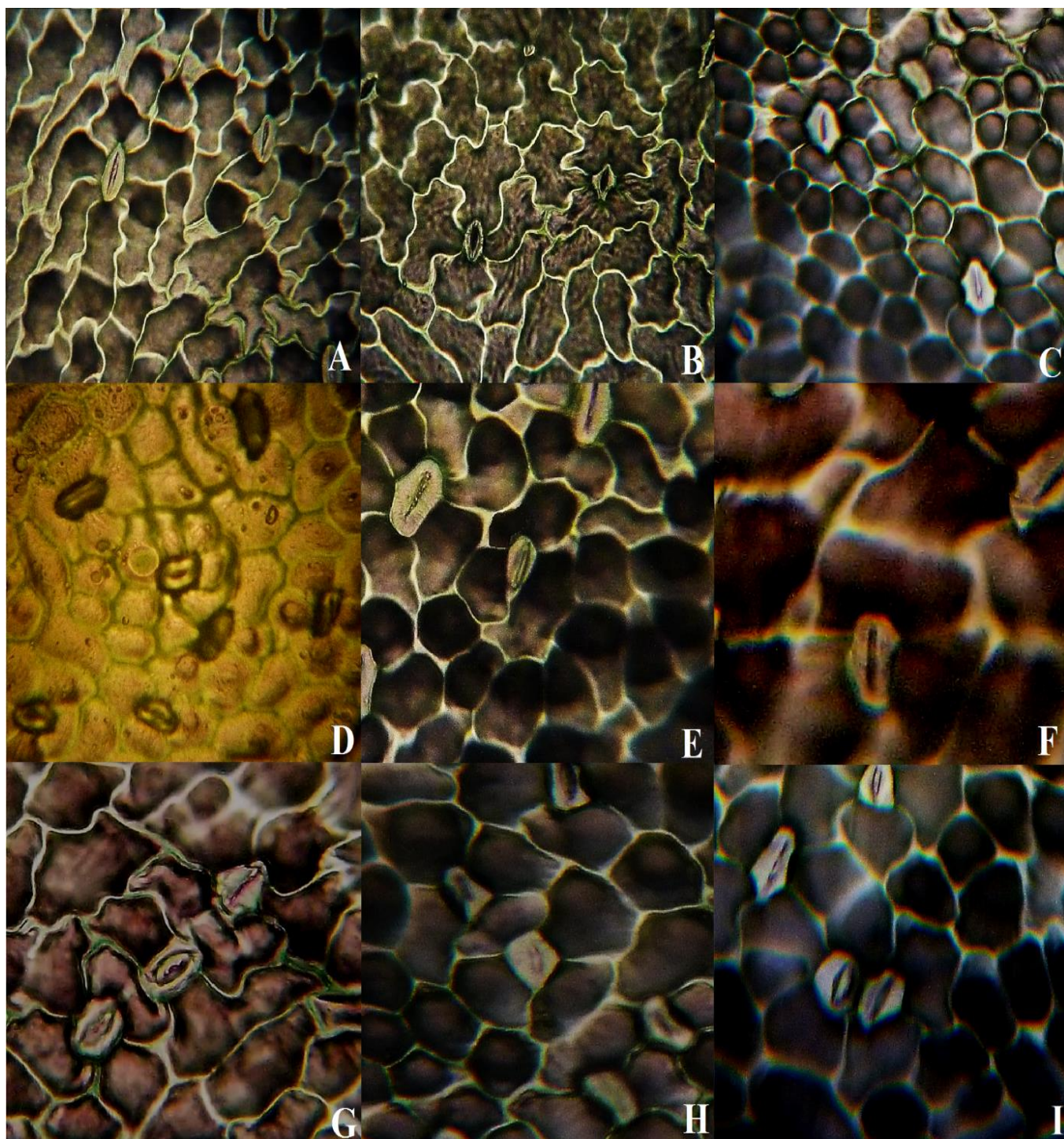
Les types stomatiques les plus fréquemment observés sont anomocytiques, tétracytiques et actinocytiques (Figure 42). Toutefois, nous confirmons la présence d'autres types tels que : Cyclocytique et anisocytique chez *Ruta chalepensis* et *Ruta montana* ; Isotricytique chez *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* ; Staurocytique et paracytique observé uniquement au niveau des folioles de *Ruta chalepensis*.

Comparativement, la taille des stomates est plus grande chez l'espèce littorale *Ruta angustifolia* ( $26,61 \times 15,37$ ) que les espèces continentales *Ruta chalepensis* ( $21,32 \times 12,91$ ) et *Ruta montana* ( $19,78 \times 12,41$ ) qui représente les plus petits stomates.

Cependant, l'analyse statistique a révélé une différence significative à  $\alpha = 0,05$  (Annexe 07) entre la taille des stomates et les saisons sur les deux faces des folioles de *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia*. Chez ces deux espèces, la taille des stomates est beaucoup plus importante au printemps ( $32,14 \times 15,75$ ) ( $46,88 \mu\text{m} \times 31,27 \mu\text{m}$ ) et l'été ( $5,16 \times 13,95$ ) ( $33,14 \mu\text{m} \times 16,18 \mu\text{m}$ ) qu'en hiver et en automne (Tableau 10). Par contre chez *Ruta montana*, le facteur saison n'a aucune influence sur la taille des stomates. Ceci est confirmé statistiquement par une différence non significative. Toutefois chez cette dernière, la différence devient significative entre les deux faces abaxiale et adaxiale où on enregistre une taille stomatique plus importante à la face inférieure.

En outre, l'ostiole est plus ouvert pendant les saisons hivernale et automnale par rapport à la saison estivale, à l'exception de *R. chalepensis* où l'ouverture de l'ostiole est particulièrement prononcée au printemps en face abaxiale ( $17,58 \mu\text{m}$ ). Il est noté pour les deux espèces *R. chalepensis* et *R. angustifolia* l'absence de stomates en automne à la face supérieure. Au cours des saisons, les mesures des stomates sont essentiellement identiques au niveau des folioles de *R. montana*, tandis que la taille de l'ostiole est plus importante pendant les saisons d'hiver et d'automne.

Dans cette étude, le taux d'indice stomatique est situé entre 8, 33% et 57, 14% sur une superficie d'un millimètre carré (Tableau 10), à l'exception de *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* qui ont une valeur nulle sur la face supérieure des folioles pendant la saison automnale.



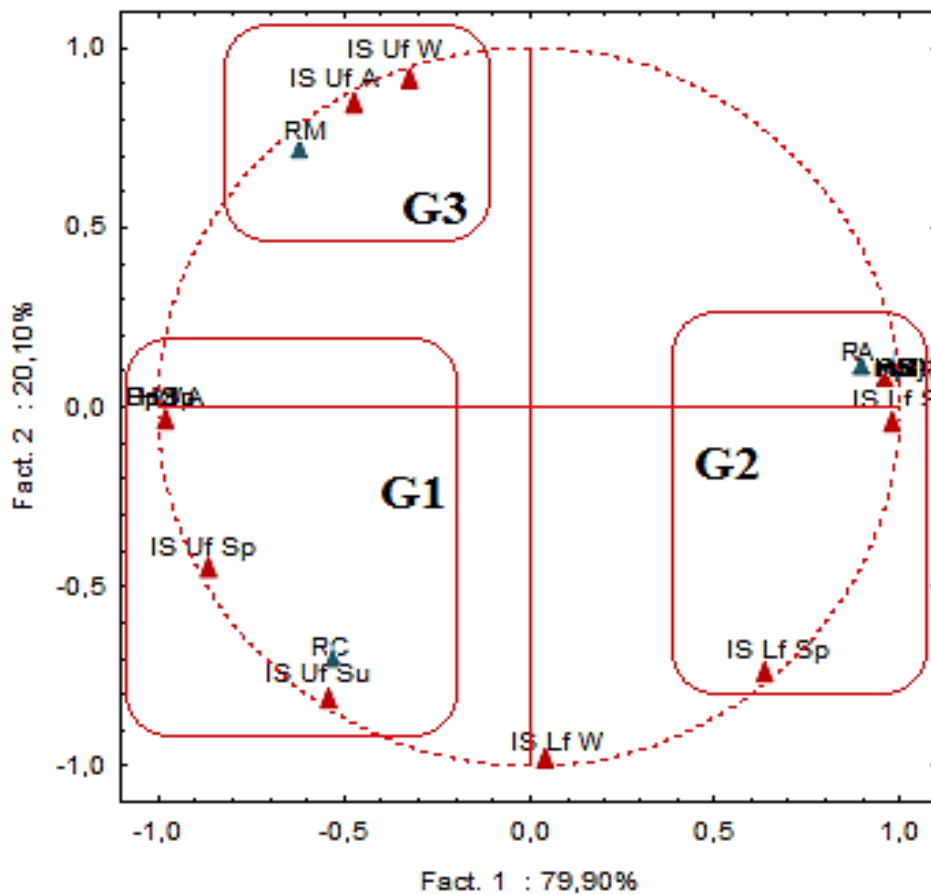
**Figure 42** : Les types stomatiques observés chez les folioles des espèces du genre *Ruta* (X400)

(A) Stomate Anomocytique, *R. angustifolia* face abaxiale ; (B) Stomate Tetracytique, *R. angustifolia* face abaxiale ; (C) Stomate Actinocytique, *R. chalepensis* face abaxiale ; (D) Somate Cyclocytique, *R. montana* face adaxiale ; (E) Stomate Anisocytique, *R. chalepensis* face abaxiale ; (F) Stomate Isotricytique, *Ruta angustifolia* face abaxiale ; (G) Stomate Paracytique, *Ruta chalepensis* face abaxiale ; (H) Stomate Staurocytique, *Ruta chalepensis* abaxial face; (I) Stomates adjacents, *Ruta chalepensis* face abaxiale.

**Tableau 10** : Caractéristiques quantitatives et qualitatives des stomates chez les espèces étudiées.

Espèces	Saisons											Types stomatiques							
		Moyenne Longueur des stomates (µm)		Moyenne Largeur des stomates (µm)		Moyenne Longueur de l'ostiole (µm)		Nbr de stomate		Indice Stomatique (%)		Anomocytique	Tetracytique	Actinocytique	Cyclocytique	Paracytique	Anisocytique	Staurocytique	Isotricytique
		Face Inf.	Face Sup.	Face Inf.	Face Sup.	Face Inf.	Face Sup.	Face Inf.	Face Sup.	Face Inf.	Face Sup.								
<i>R. chalepensis</i>	H.	22,38 ± 0,837	22,35 ± 1,245	14,86 ± 0,529	18,78 ± 4,815	11,72 ± 0,458	7,92 ± 0,0001	6	2	<b>50</b>	<b>14,28</b>								
	Pr.	32,14 ± 1,608	26,03 ± 0,727	15,74 ± 0,509	13,88 ± 0,627	17,58 ± 1,147	13,7 ± 0,650	5	6	<b>50</b>	<b>26,26</b>	+	+	+	+	+	+	+	+
	Et.	25,16 ± 1,029	19,72 ± 1,580	13,95 ± 1,483	14,8 ± 0,881	14,94 ± 0,784	11,48 ± 0,953	8	1	<b>16,66</b>	<b>15,38</b>								
	A.	22,83 ± 0,941	0	11,29 ± 0,942	0	10,49 ± 0,755	0	7	0	<b>29</b>	<b>0</b>								
<i>R. montana</i>	H.	23,11 ± 4,473	22,62 ± 2,734	16,04 ± 4,813	16,29 ± 2,291	13,03 ± 4,162	9,82 ± 1,324	1	3	<b>15,38</b>	<b>20</b>								
	Pr.	18,14 ± 0,822	17,49 ± 0,532	12,35 ± 0,511	8,76 ± 0,550	9,82 ± 0,682	8,16 ± 0,513	6	6	<b>16,66</b>	<b>22,22</b>	+	+	+	+	-	+	-	-
	Et.	20,72 ± 1,229	17,5 ± 0,782	13,59 ± 2,704	12,42 ± 0,898	10,6 ± 0,805	9,73 ± 0,785	3	5	<b>14,28</b>	<b>22,22</b>								
	A.	18,43 ± 0,874	20,24 ± 1,026	10,04 ± 0,393	9,82 ± 0,712	11,23 ± 0,787	9,14 ± 0,591	5	9	<b>29</b>	<b>15,38</b>								
<i>R. angustifolia</i>	H.	19,06 ± 0,591	42,03 ± 3,818	7,55 ± 0,629	36,56 ± 2,818	8,03 ± 1,564	33,67 ± 4,616	6	7	<b>33,33</b>	<b>15,38</b>								
	Pr.	27,79 ± 0,996	46,88 ± 2,113	11,3 ± 0,861	31,27 ± 1,072	12,19 ± 1,047	26,71 ± 2,631	7	6	<b>57,14</b>	<b>16,66</b>	+	+	+	-	-	-	-	+
	Et.	23,19 ± 1,089	33,14 ± 3,965	10,21 ± 0,735	16,18 ± 4,341	11,08 ± 1,222	7,42 ± 3,468	4	1	<b>38</b>	<b>8,33</b>								
	A.	20,78 ± 1,894	0	9,91 ± 0,923	0	9,78 ± 1,558	0	4	0	<b>25</b>	<b>0</b>								

Cependant, il existe une différence notable entre les trois taxons en fonction des saisons et des conditions environnementales (Figure 43). Selon le cercle de corrélation, *Ruta chalepensis* (G1) et *Ruta angustifolia* (G2) se caractérisent par un indice stomatique étroitement lié aux conditions climatiques saisonnières de leurs environnements. Les deux espèces ont un pourcentage plus ou moins égal de l'indice stomatique. Le taux le plus élevé chez *R. chalepensis* est enregistré en hiver et au printemps (50%) sur la face abaxiale. Par contre, avec *R. angustifolia*, le niveau optimal est atteint sur la face inférieure des folioles au printemps (57, 14%) et l'été (38%). Pour *Ruta montana* (G3), cet indice se situe entre 14, 28% et 29% au niveau des deux faces foliaires. Ce groupe est indifférent à l'effet des conditions climatiques saisonnier.



**Figure 43** : Cercle de corrélation suivant l'analyse en composante principale (ACP)

RA : *R. angustifolia* ; RC : *R. chalepensis* ; RM: *R. montana*;

IS Uf: indice stomatique de la face supérieure; IS Lf: indice stomatal sur la face inférieure;

W: l'hiver; Sp: printemps; Su: été; A: automne.

## II. 2.2. Système excréteurs

Chez les espèces du genre *Ruta*, le système excréteur est représenté d'une part par des cavités sécrétrices et d'autre part par des trichomes.

En général, les trichomes sont absents et aucun poil n'est observé sur les deux surfaces des trois espèces du genre *Ruta* tout au long des saisons, sauf pendant la saison printanière, où nous avons observé des trichomes ciliés et capités sur les folioles de *R. angustifolia* (Figure 44 A-D).

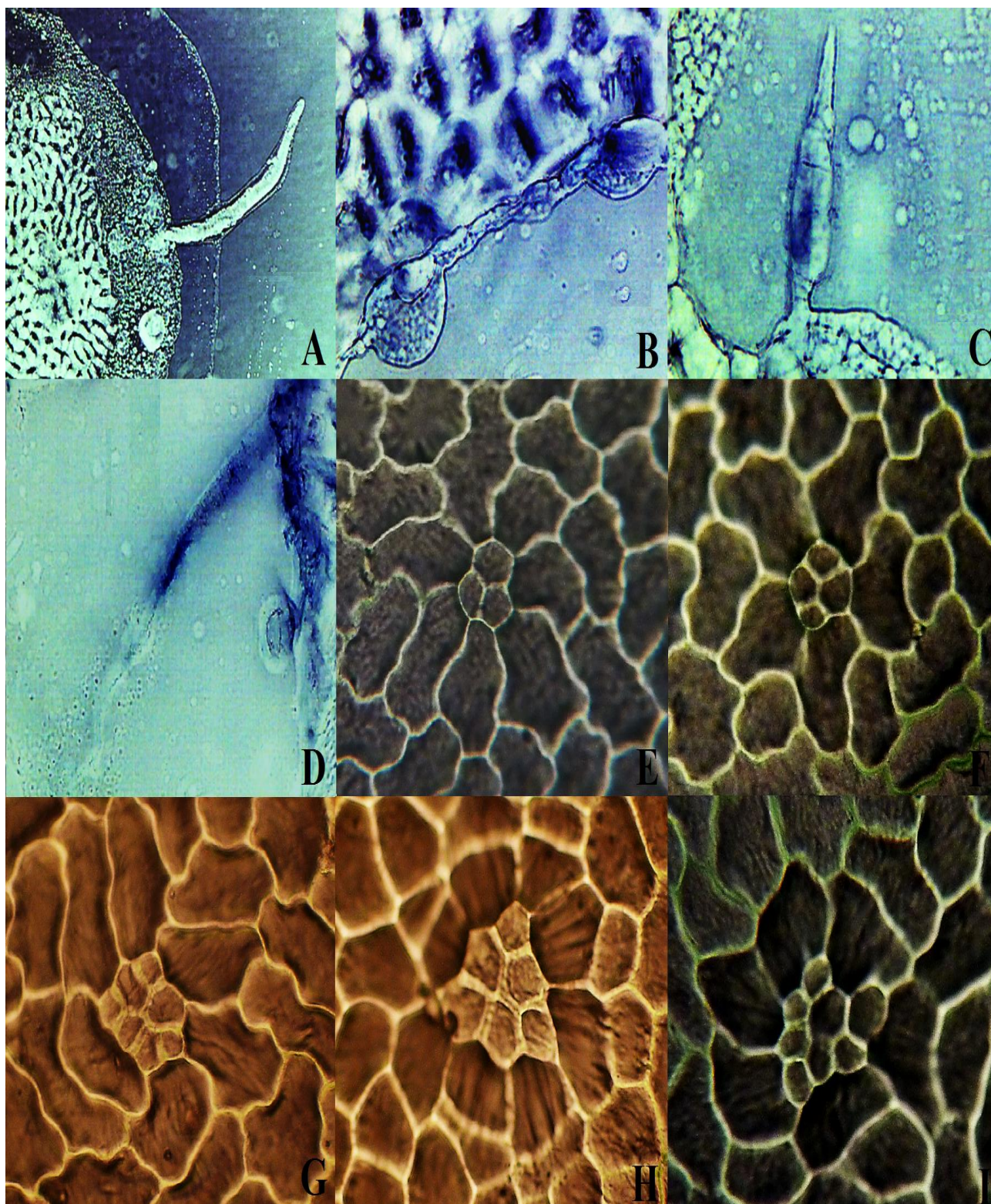
Sur les deux surfaces des folioles, nous avons observé des cavités sécrétrices équidistantes disposées souvent en quinconce ; elles sont composées de cellules de différentes formes selon leur ontogenèse. Le nombre de cellules sécrétrices varie de 2 à 8 cellules entourées par un nombre de cellules polyédriques allant de 6 à 9 en forme de rosettes (Figure 44 E-I).

Le tableau 11, correspond aux caractéristiques des cavités sécrétrices chez les trois espèces du genre *Ruta* suivant le facteur saison.

**Tableau 11 :** Caractéristiques quantitatives des cavités sécrétrices des taxons étudiés

Espèces	Saison	Taille moyenne des cavités Sécrétrices		Densité des cavités sécrétrices / (mm <sup>2</sup> )	
		Face supérieure	Face inférieure	Face supérieure	Face inférieure
<i>R. chalepensis</i>	H.	45,02 ± 9,18	38,17 ± 4,12	5	6
	Pr.	24,72 ± 3,33	43,63 ± 8,32	10	4
	Et.	32,76 ± 2,99	41,22 ± 3,24	12	11
	A.	31,54 ± 4,12	40,05 ± 7,89	5	4
<i>R. montana</i>	H.	40,18 ± 5,93	53,27 ± 10,20	3	2
	Pr.	40,96 ± 3,39	44,61 ± 4,95	9	8
	Et.	45,48 ± 3,72	44,28 ± 2,26	4	5
	A.	46,10 ± 9,90	55,76 ± 3,02	7	9
<i>R. angustifolia</i>	H.	36,85 ± 1,85	46 ± 1,70	3	3
	Pr.	47,41 ± 2,87	47 ± 3,79	27	20
	Et.	48,01 ± 2,69	38,85 ± 1,89	8	14
	A.	31,76 ± 1,53	34,21 ± 1,19	5	4

H : l'hiver ; Pr. : printemps ; Et : été ; A : automne



**Figure 44 :** Observation microscopique des cavités sécrétrices et des trichomes au niveau des folioles des espèces étudiées (X400).

(A) Trichome cilié ; (B, D) Trichome capité ; (C) Trichome cilié en forme conique ;  
 (E, F) Cavités sécrétrices à 3 et 4 cellules ; (G, I) Cavités sécrétrices avec un nombre de cellules supérieur à 5.

En ce qui concerne l'influence saisonnière sur la taille et la densité des cavités sécrétrices, les résultats de l'analyse statistique ANOVA (Annexe 07) montrent une différence non significative ( $\alpha = 0,05$ ) avec *R. montana* et *R. chalepensis* ; C'est-à-dire que le facteur saison n'a aucune relation avec la taille et la densité des cavités sécrétrices. Cependant, avec *R. angustifolia*, la différence est significative à la valeur  $\alpha = 5\%$  et  $\alpha = 1\%$  ( $F = 7,625^{**}$ ).

La densité des cavités sécrétrices diffère le long des saisons ; ce nombre est généralement beaucoup plus élevé en été et au printemps où on note un nombre de 27 cavités sur la face adaxiale et 20 cavités sur la face abaxiale chez *R. angustifolia* pendant la saison printanière (Tableau 11). Cette densité diminue pendant l'hiver pour atteindre seulement quelques cellules sécrétrices (2-3).

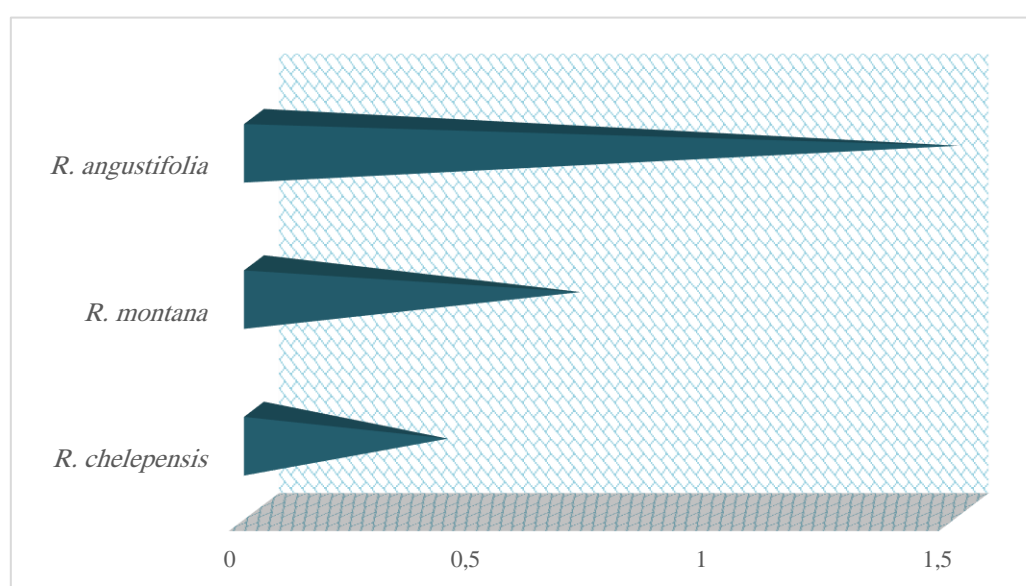
La différence entre les trois espèces au niveau de la taille et la densité des cavités sécrétrices est très significative ( $F = 75,412^{***}$ ). La plus grande taille des cavités sécrétrices est mesurée chez *R. montana*, alors qu'elle enregistre le plus faible taux de densité.

### VI. 3. Analyse phytochimique

#### VI. 3.1. Rendement en huile essentielle

L'hydro-distillation des parties aériennes sèches de *R. montana*, *R. chalepensis* et *R. angustifolia* ont fourni des huiles essentielles d'une couleur jaunâtre ayant une odeur intense et pénétrante.

Les valeurs représentant la moyenne des rendements en huiles essentielles des plantes étudiées donnent un rendement moyen de 0,69% pour *R. montana*, 0,41% pour *R. chalepensis* et 1,49% pour *R. angustifolia* (Figure 45).



**Figure 45** : Rendement en huiles essentielles pour les trois espèces étudiées.

L'ordre de grandeur des rendements en huiles essentielles, se présente comme suit : feuilles de *R. angustifolia* > feuilles de *R. montana* > feuilles de *R. chalepensis*.

#### VI. 3.2. Analyse chromatographique (GC-MS)

Le tableau 12, montre la composition quantitative et qualitative de l'huile essentielle de 11 échantillons analysés par GC/MS, où les composés sont listés dans l'ordre de leur temps de rétention (RT) et l'indice de Kovats (KI). Le chromatogramme de chaque échantillon d'huile analysée est représenté en Annexe 08.

Tableau 12 : Composition chimique des huiles essentielles par saison.

N°	RT	KI	Composés	<i>R. angustifolia</i>				<i>R. chalepensis</i>				<i>R. montana</i>		
				H.	A.	P.	E.	H.	A.	P.	E.	A.	P.	E.
1	4,1766	887	Isopropyl-2methyl butyrate	-	-	-	-	0,1	-	-	0,1	-	-	-
2	5,2302	937	$\alpha$ -Pinene	-	-	-	-	0,2	0,3	0,1	0,2	-	-	-
3	6,2225	976	Sabinene	-	-	-	-	0,3	0,4	0,1	0,3	0,1	-	-
4	6,3231	980	$\beta$ -Pinene	-	-	-	-	0,1	0,2	-	0,1	0,0	-	-
5	6,6815	992	Myrcene	-	-	-	-	0,2	0,1	-	0,2	-	-	-
6	7,7218	1027	Para-Cymene	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3
7	7,8574	1031	Limonene	-	-	-	-	3,8	4,2	1,9	3,6	0,5	0,1	0,2
8	8,5001	1051	(E)-b-Ocimene	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
9	8,8672	1061	$\gamma$ -Terpinene	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
10	10,087	1094	2-Nonanone	0,3	0,5	0,4	0,5	25,5	13,4	26,2	26,5	0,9	0,03	1,3
11	10,3755	1101	2-Nonanol	-	-	-	-	1,0	0,7	1	2,5	-	-	0,2
12	10,511	1105	n-Nonanal	0,5	0,5	1,0	0,6	0,8	-	0,8	1,0	0,2	-	0,2
13	11,8881	1143	2-Octyl acetate	-	-	-	-	0,5	1	-	-	-	-	-
14	11,9449	1144	Geijerene	-	-	-	-	0,7	1,4	1,1	0,9	-	-	-
15	13,366	1179	Terpinen-4-ol	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-
16	13,9166	1191	$\alpha$ -Terpineol	-	-	-	-	-	-	0,2	0,2	-	-	-
17	14,0259	1193	2- Decanone	4,8	4,8	5,0	4,7	1,6	27,2	1,7	1,7	0,6	0,4	1,1
18	15,923	1241	2-Methyl octyl acetate	-	-	-	-	24,8	1,9	19,4	18,6	-	-	-
19	17,9558	1288	Pregeijerene	-	-	-	-	2,0	27,7	0,9	0,8	-	-	-
20	18,288	1295	2-Undecanone	78,8	83,9	84,7	82,8	23,9	2,7	29,5	29,3	61,1	20,9	70,1

Tableau 13 (suite)			2-Undecanol	3,7	3,2	2,7	2,8	1,5	0,5	1,3	2,3	3,5	2,1	2,3
22	21,2039	1367	2-Methyl undecanone	-	-	-	-	1,0	0,6	1,1	1,0	-	-	-
23	21,2083	1367	2-Methyl-undecanal	0,9	0,8	0,6	0,6	-	-	-	-	-	-	-
24	22,0913	1387	Isobuthyl phenyl acetate	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	0,1
25	22,4454	1395	2-Dodecanone	3,5	2,7	3,0	3,0	0,5	7,7	0,6	0,5	-	-	-
26	22,4498	1395	Methyl decyl ketone	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2	0,5
27	23,3547	1418	(E)-Caryophyllene	-	-	-	-	-	-	-	-	6,3	3,1	2,9
28	23,709	1428	Dictamnol	-	-	-	-	-	-	0,4	-	-	-	-
29	24,0367	1436	2-Methyl dectyl acetate	-	-	-	-	5,9	0,7	5,6	4,8	-	-	-
30	24,7186	1453	$\alpha$ -Humulene	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,2	0,2
31	25,4268	1470	$\alpha$ -Macrocarpene	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-
32	26,1219	1487	Phenyl ethyl 2-methylbutanoate	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,2	-
33	26,2967	1491	Phenyl ethyl 3-methylbutanoate	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-
34	26,4891	1495	$\alpha$ -Zingiberene	-	-	-	-	-	-	-	-	0,9	0,4	0,6
35	26,5197	1496	2-Tridecanone	2,7	2,2	2,0	2,3	0,5	-	0,6	0,5	-	-	-
36	27,005	1509	Germacrene A	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,1	0,2
37	28,5131	1549	Elemol	-	-	-	-	-	0,2	0,3	0,2	-	-	-
38	29,0159	1562	Longipinanol	-	-	-	-	0,3	0,5	0,2	0,3	-	-	-
39	29,7503	1581	Caryophyllene oxide	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2	1,3	0,5
40	31,6126	1630	Caryophylla-4(12).8(13)-dien-5 $\alpha$ -ol	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	-	0,1
41	31,7481	1634	Caryophylla-4(12).8(13)-dien-5 $\beta$ -ol	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8	0,6	0,5
<b>TOTAL (%)</b>				<b>79,62</b>			<b>89,72</b>			<b>62,74</b>				

H: Hiver, P: Printemps, E: Été, A: Automne.

L'analyse de la composition chimique de l'huile essentielle des parties aériennes de *Ruta* a permis d'identifier des composés dont la teneur est supérieure ou égale à 0,1%. Ces composés ont une aire cumulée qui correspond à 97,62%, 89,72% et 62,74% des aires cumulées de l'ensemble des constituants de l'huile essentielle respectivement pour *R.angustifolia*, *R.chalepensis* et *R.montana*.

La principale caractéristique de ces huiles est la richesse en cétones, représentant 26,08%, 41,66% et 13,79% respectivement dans les huiles de *R. chalepensis* au printemps, *R. angustifolia* tout au long des saisons, et *R. montana* en été (Tableau 13). Pour certaines huiles, nous trouvons également une richesse en monoterpènes (*R. chalepensis*), en alcool (*R. chalepensis* au printemps et en été), en aldéhyde (*R. angustifolia*) et les sesquiterpènes hydrocarbonés qui sont synthétisés uniquement par les cellules de *R. montana*.

**Tableau 13** : Pourcentages des familles de composés des huiles essentielles (%).

Espèces	Saison	Ketone	Aldeid	Alcool	Ester	OS	HM	HS	Autres
<i>R. chalepensis</i>	H.	24	4	8	16	4	28	/	16
	A.	20	0	8	12	8	28	/	24
	P.	26,08	4,3	17,4	8,7	8,7	21,7	/	13
	E.	23,1	3,8	15,4	11,5	7,7	26,9	/	11,5
<i>R. angustifolia</i>	H.	41,66	16,7	8,3	/	/	/	/	33,3
	A.	41,66	16,7	8,3	/	/	/	/	33,3
	P.	41,66	16,7	8,3	/	/	/	/	33,3
	E.	41,66	16,7	8,3	/	/	/	/	33,3
<i>R. montana</i>	A.	12,9	3,2	6,4	6,4	9,8	6,4	16,1	38,7
	P.	12,5	0	3,1	3,1	6,2	3,1	12,5	59,4
	E.	13,79	3,4	6,9	0	10,3	13,8	13,8	37,9

H : Hiver, P : Printemps ; E : Été ; A : Automne ; OS : sesquiterpènes oxygénés ; HM : monoterpènes hydrocarbonés ; HS : sesquiterpènes hydrocarbonés

Vingt-deux composés ont été identifiés avec *Ruta montana*. Le principal composé est le 2-undécanone (61,1%, 20,9% et 70,1% respectivement en automne, printemps et été) ; Suivi par (E)-caryophyllène et caryophyllène oxyde. Nous notons également que la quantité élaborée de composés biochimiques varie selon les saisons. En effet, certains composés montrent un taux important en été et en hiver. Alors qu'au cours de la période printanière, le taux de ces mêmes composés est réduit, vraisemblablement à la suite de déclenchement de la production du métabolite secondaire, à l'exception de (E)-caryophyllène et caryophyllène oxyde. Une prédominance de  $\alpha$ -Zingiberene,  $\alpha$ -Humulene et Germacrene A est également enregistrée.

La Figure 46 représente les structures chimiques développées de certains composés majoritaires détectés dans les HEs de Ruta.

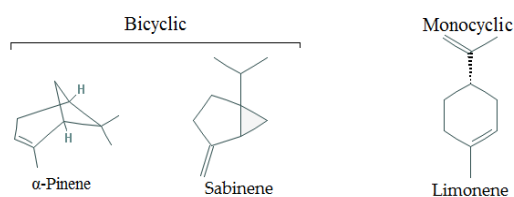
Concernant *Ruta angustifolia*, seulement 12 composés sont présents dont quatre non identifiés (Tableau 12) avec des proportions élevées de 2-undécanone pour chaque saison, surtout au printemps qui se caractérise par le taux le plus élevé (84,7%). Cela diminue légèrement jusqu'à arriver à 78,8% en hiver. Le 2-Undécanol, 2-dodécanone, 2-tridécanone et 2-méthyl-undécanal, marquent des taux progressifs pendant les saisons. L'optimum est atteint en hiver. Pour certains composés, il se produit le phénomène opposé, où il est noté que ces taux sont beaucoup plus élevés au printemps, ce qui est le cas du n-Nonanal. On remarque que les terpènes sont pratiquement absents dans les échantillons de cette espèce littorale.

L'huile essentielle de *Ruta chalepensis* est la plus riche en composés. En effet, 25 composés ont été identifiés. Les composés majoritaires sont encore 2-undécanone (23,9%, 2,7%, 29,5% et 29,3% respectivement en hiver, automne, printemps et été), suivis de 2-nonanone, 2-octyl Methyl acetate et 2-decyl acetate. Ces trois constituants sont peu synthétisés au printemps (Tableau 12). Cependant, certains composés ne sont synthétisés que pendant une saison de l'année, comme l' $\alpha$ -terpinérol. La comparaison de la composition des huiles essentielles montre que le pourcentage relatif du constituant majoritaire 2-undécanone augmente sensiblement en hiver jusqu'à l'été pour diminuer définitivement en automne. On note notamment pour cette huile une richesse en monoterpènes (Limonene, Sabinene et  $\alpha$ -Pinene), en sesquiterpènes (Elemol, et Longipinanol) et en terpénoïdes (Geijerene et Pregeijerene).

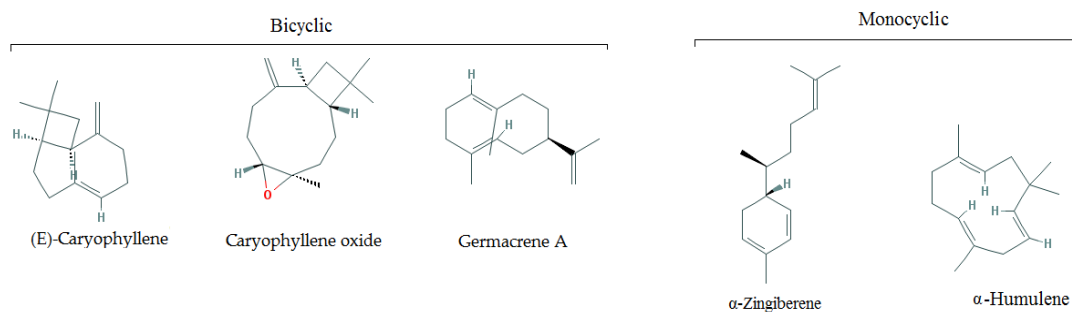
L'analyse des constituants en huiles essentielles de différentes espèces étudiées a montré la prédominance des cétones. Ceci dit, le 2-undécanone, le 2-nonanone et le 2-decanone sont les composés majoritaires du genre Ruta. Les profils des alcools mettent en évidence l'importance du 2-Undécanol dans les échantillons des HEs de la plupart des échantillons (0,5-3,8%) où il a été détecté comme quatrième composé majoritaire. Ensuite, ce sont les aldéhydes avec le n-Nonanal qui est le cinquième composé le plus représenté chez le genre Ruta. Cependant, malgré le travail d'analyse réalisé, il reste encore un certain nombre de composés non identifiés (Tableau 13).

## Terpenes

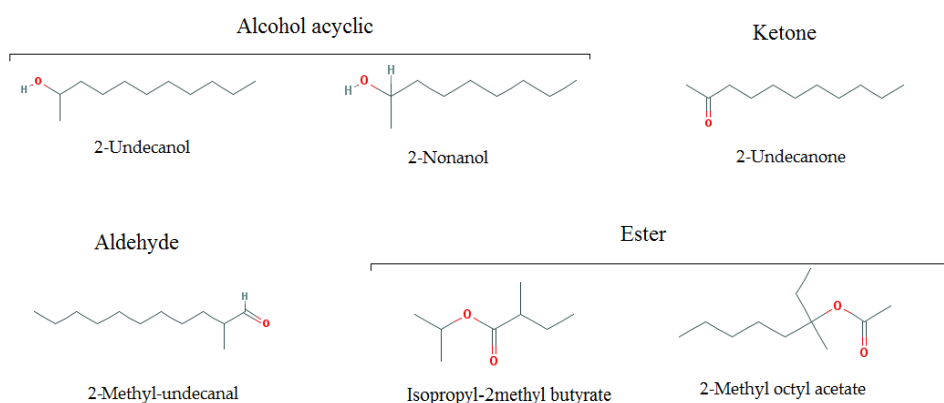
### 1- Monoterpenes



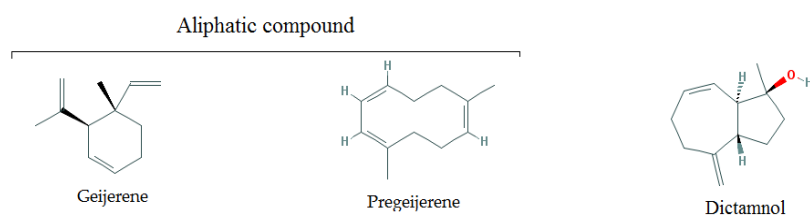
### 2- Sesquiterpenes



## Aromatic compounds



## Terpenoides (Isoprenoides)



**Figure 46** : Structure chimique de quelques molécules présentes dans l'huile essentielle des espèces étudiées répartie par famille phytochimique.

### VI. 3.3. Analyses statistiques

Pour évaluer l'intérêt des constituants de l'huile essentielle dans les relations taxonomiques entre les espèces, les saisons et les facteurs environnementaux, deux analyses multivariées par ACP (Analyse en Composantes Principales) et CHA (Classification Hiérarchique Ascendante) ont été réalisées avec les constituants des huiles; (55 échantillons  $\times$  4 variables = 220 données) et (46 échantillons  $\times$  11 variables = 506 données) respectivement pour l'ACP et la CHA.

La combinaison des composées phytochimiques et des saisons fait ressortir le nuage de point représenté par le diagramme de double projection (ACP biplot) (Figure 47).

La première composante PC1 représente 87,81% de la variance totale qui sépare la saison de printemps des autres saisons à l'intervalle de confiance 95% selon les teneurs les plus élevées en 2-décanone, 2-undécanone, 2-nonanone, 2-méthyl undécanone. La deuxième composante PC2 (9,62% de la variation totale) distingue les saisons d'été et d'automne principalement en raison des teneurs les plus élevées en 2-Undécanone dans les échantillons de *R. montana*, 2-Nonanol, 2-Undécanol,  $\alpha$ -Zingiberène, Germacrène A, Pregeijerène et (E)-Caryophyllène. L'hiver est également caractérisé par le 2-Tridécanone et le 2-méthyl octyle acétate chez l'échantillon de *R. chalepensis*.

Par conséquent, deux types d'huiles essentielles ont été identifiés. Le premier type a révélé les saisons de printemps et d'hiver qui se caractérisent par les pourcentages les plus élevés de cétone (2-Undécanone, 2-Nonanone, 2-Méthyl undécanone, 2-Tridécanone). Le deuxième type a révélé les saisons d'été et d'automne avec une prédominance de sesquiterpènes et de monoterpènes, notamment les sesquiterpènes oxygénés et les monoterpènes hydrocarbonés dans les échantillons de *R. montana* et *R. chalepensis*.

Sur la base de la variabilité et la biodiversité de la distribution des constituants d'huiles essentielles chez les onze échantillons, un dendrogramme a été construit en fonction du coefficient de similarité Pearson R en utilisant la distance moyenne pondérée (Figure 48). L'analyse par CHA a montré une grande variabilité chimique entre les huiles essentielles provenant des espèces du même genre *Ruta*.

Par conséquent, le dendrogramme suggère que le principal facteur qui semble influencer la composition des huiles est le site de collecte, en raison de la formation de deux groupes, le premier groupe avec des échantillons de la région de Tessala (Cluster I) et un autre groupe avec des échantillons de la région de Beni-Saf (Cluster II).

Cluster I regroupe les huiles essentielles de *R. montana* (Ruta M) et *R. chalepensis* (Ruta C) et cluster II est composé principalement par les échantillons de *R. angustifolia* (Ruta A) qui présentent une teneur élevée en 2-undécanone, donc à chemotype 2-undécanone et sans doute une absence des composés terpéniques.

L'analyse du cluster I a révélé l'existence d'une grande diversité chimique des HES des échantillons de la région de Tessala. La formation d'un sous-cluster distinct par Ruta M. Sp et le regroupement du reste des six échantillons dans un sous-cluster composé à une distance de 12 ddc (distances cluster combine) suggèrent que Ruta M. (Sp) est nettement divergente de tous les autres échantillons probablement par sa teneur élevée en Caryophyllène oxide en parallèle avec des teneurs plus faibles en 2-undécanone et 2-Nonanone qui sont faiblement synthétisés au printemps par cette espèce.

Les autres échantillons de ce cluster sont globalement classés dans deux sous-clusters. Le sous-cluster regroupant les échantillons de *R. chalepensis* (Ruta C) et un sous-cluster à Ruta M. (Su)-Ruta M. (A) suggère également une différenciation dans la composition des HES à l'intérieur du genre *Ruta* et entre les saisons. Ainsi, au sein de ce cluster I les échantillons de *R. chalepensis* (Ruta C) sont relativement loin de ceux de *R. montana* (Ruta M) probablement sur la base de leurs pourcentages en monoterpènes (Limonène, Sabinène,  $\alpha$ -Pinène) et en terpénoïdes (Geijerène, Pregeijerène). Le sous-cluster à Ruta M. (Su)-Ruta M. (A) est caractérisé par la forte présence des squiterpènes ( $\alpha$ -Zingibérène,  $\alpha$ -Humulène, E-Caryophyllène et Germacrène A).

Cependant, il est à noter que même si les HES des échantillons de Ruta M. Sp, Ruta M. (Su) et Ruta M. (A) sont caractérisées par le E-Caryophyllène comme second composant majeur, elles ne sont pas groupées dans un sous-groupe distinct au sein du cluster I.

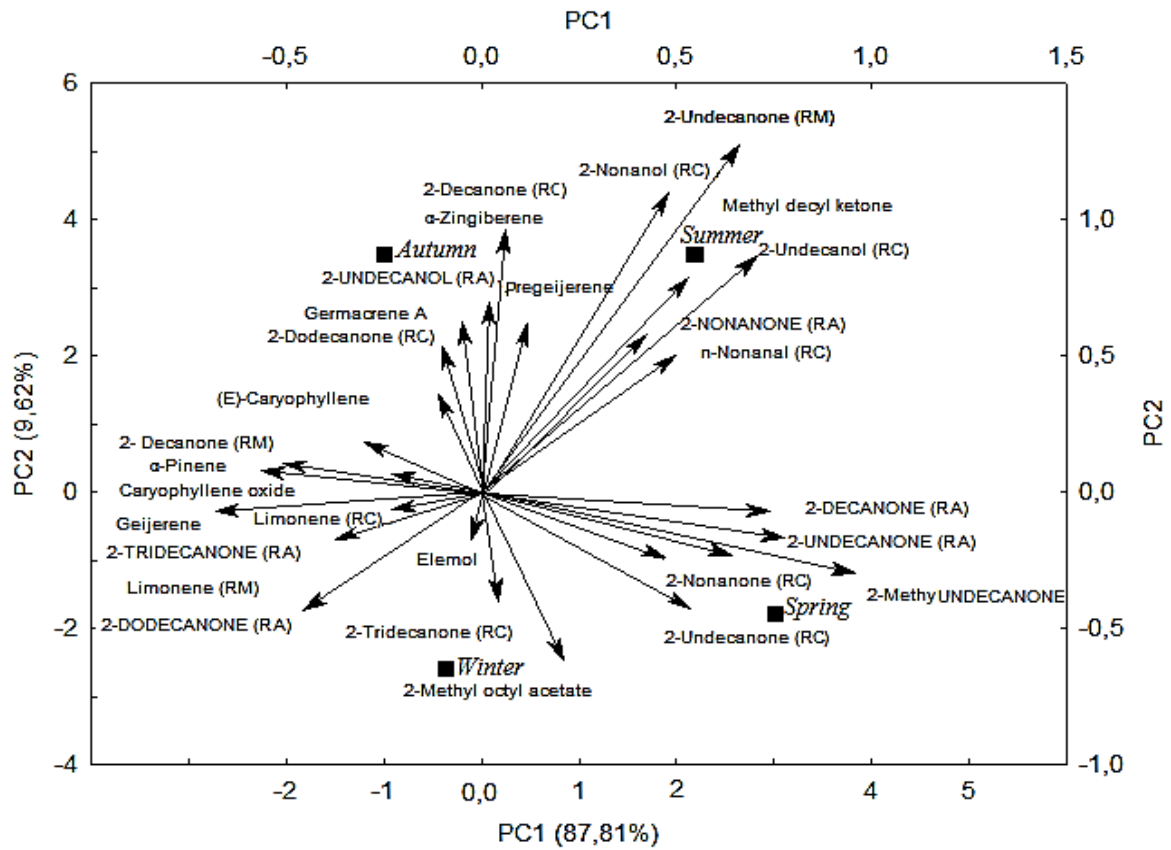


Figure 47 : ACP biplot des constituants de l'huile essentielle des espèces étudiées suivant la saison à laquelle elles appartiennent.

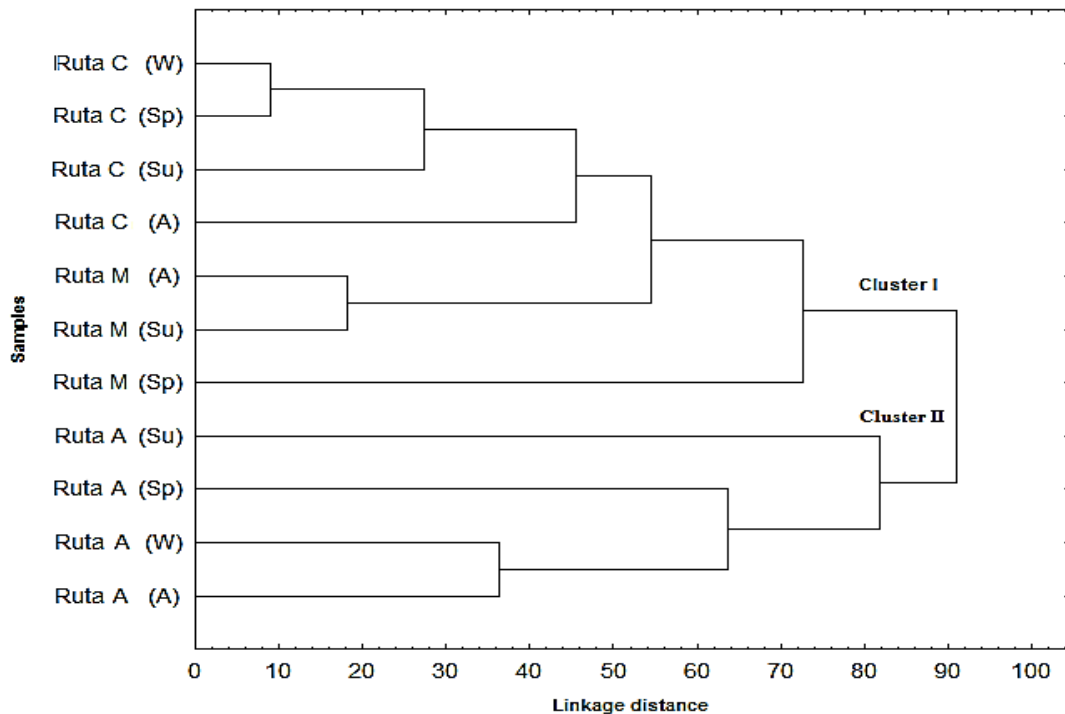


Figure 48 : Dendrogramme de l'analyse hiérarchique de onze échantillons d'huile essentielle par le biais du coefficient de similarité Pearson R.

Cette classification est basée sur les teneurs (%) des composés chimiques, les données climatiques, le type de sol et l'altitude.

**VI. 4. Degré d'affinité (PA) entre les trois espèces (The degree of pairing Affinity)**

Pour vérifier le degré d'affinité (PA) entre les trois taxons étudiés, les caractères écologiques, microphytodermiques et phytochimiques développés par la CPG/SM ont été numériquement analysés en utilisant l'indice de similitude selon la méthode de Sokal et Sneath. En plus de ces trois paramètres étudiés, nous avons pris en considération les caractères morphologiques issus de la bibliographie évoquées en chapitre 04 (Tableau 02).

Selon les conditions écologiques que développe chaque espèce, nous constatons que *R. chalepensis* est liée à *R. montana* par rapport à *R. angustifolia*. Le dendrogramme (Figure 49) place *R. montana* entre *R. chalepensis* et *R. angustifolia*. Ceci est dû au fait que *R. chalepensis* présente un degré d'affinité plus élevé (Tableau 14) avec *R. montana* (50%) que *R. angustifolia* (38,46%).

Nous constatons d'après les caractères morphologiques des espèces étudiées que *R. chalepensis* est liée à *R. angustifolia*. Le dendrogramme (Figure 50) place *R. angustifolia* entre *R. chalepensis* et *R. montana*. Ce placement est le résultat d'un degré d'affinité plus élevé (Tableau 15) entre *R. chalepensis* et *R. angustifolia* (53,84%) par rapport à *R. montana* (17,64%).

Suivant l'étude épidermique, il est clair que *R. chalepensis* est liée à *R. montana* par rapport à *R. angustifolia*. Le dendrogramme (Figure 51) construit sur la base de la présence de divers types stomatiques sur les deux faces foliaires des trois espèces étudiées (Tableau 10) place *R. montana* entre *R. chalepensis* et *R. angustifolia*. Ceci est dû au fait que *R. chalepensis* présente un degré d'affinité plus élevé (Tableau 16) avec *R. montana* (62,5%) que *R. angustifolia* (50%).

L'indice de degré d'affinité (PA) construit sur la base de la diversité qualitative des constituants en HE des trois espèces étudiées (Tableau 12), a dévoilé que *R. chalepensis* est liée à *R. angustifolia* par rapport à *R. montana*. Le dendrogramme (Figure 52) place *R. angustifolia* entre *R. chalepensis* et *R. montana*. Ceci est dû au fait que *R. chalepensis* présente un degré d'affinité plus élevé (Tableau 17) avec *R. angustifolia* (26,92%) que *R. montana* (20%). Cette affinité s'explique par une abondance des constituants appartenant à la classe de cétones, aldéhydes et alcools.

**Tableau 14** : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction de leur écologie

	<i>Ruta chalepensis</i>	<i>Ruta montana</i>	<i>Ruta angustifolia</i>
<i>Ruta chalepensis</i>	100		
<i>Ruta montana</i>	50	100	
<i>Ruta angustifolia</i>	38,46	20	100

**Tableau 15** : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction des caractères morphologiques

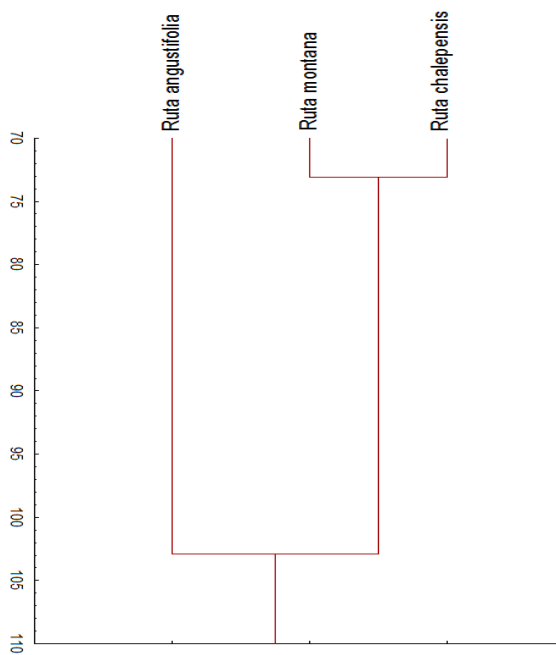
	<i>Ruta chalepensis</i>	<i>Ruta montana</i>	<i>Ruta angustifolia</i>
<i>Ruta chalepensis</i>	100		
<i>Ruta montana</i>	17,64	100	
<i>Ruta angustifolia</i>	53,84	25	100

**Tableau 16** : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction de la présence de divers types stomatiques

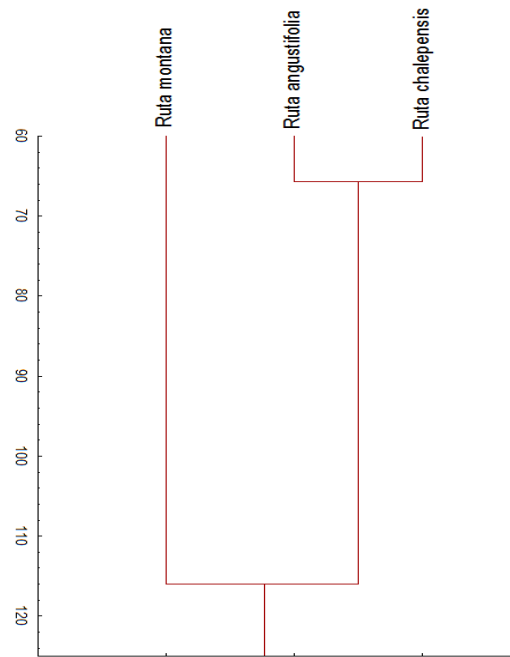
	<i>Ruta chalepensis</i>	<i>Ruta montana</i>	<i>Ruta angustifolia</i>
<i>Ruta chalepensis</i>	100		
<i>Ruta montana</i>	62,5	100	
<i>Ruta angustifolia</i>	50	50	100

**Tableau 17** : Degré d'affinité (%) entre les trois espèces en fonction des caractères phytochimiques de leurs huiles essentielles.

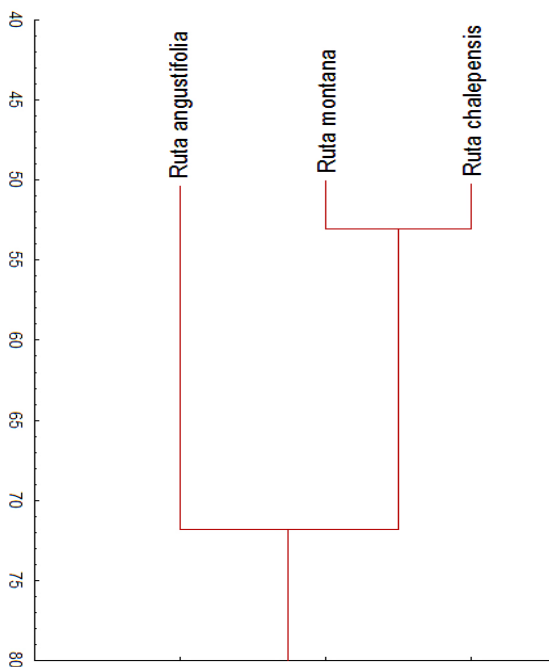
	<i>Ruta chalepensis</i>	<i>Ruta montana</i>	<i>Ruta angustifolia</i>
<i>Ruta chalepensis</i>	100		
<i>Ruta montana</i>	20	100	
<i>Ruta angustifolia</i>	26,92	19,23	100



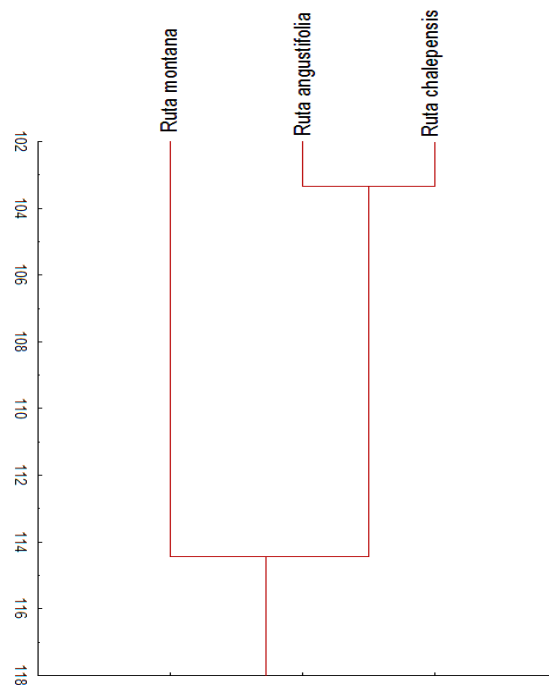
**Figure 49 :** Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur les conditions écologiques.



**Figure 50 :** Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur les caractères morphologiques.



**Figure 51 :** Dendrogramme représentant la liaison entre les trois espèces comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur la présence des types stomatiques.



**Figure 52 :** Dendrogramme représentant la similarité entre les trois taxons comme révélé par les valeurs de degré d'affinité basées sur les caractères des composés phytochimiques.

Afin d'établir des relations de parenté entre ces trois taxons étudiés nous avons associé entre les données écologiques, morphologiques, microphytodermiques et phytochimiques. Pour le traitement de ces données, les méthodes fondées sur le principe de la phénétique ont été utilisées. L'application de ces méthodes nécessite l'utilisation d'algorithmes de calcul UPGMA qui signifie Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean. UPGMA utilise un algorithme de clusterisation séquentiel dans lequel les relations sont identifiées dans l'ordre de leur similarité. Le point de départ de cet algorithme est un tableau de distances. Nous avons calculé les distances entre ces espèces à travers le calcul des distances, entre les quatre caractères étudiés (Tableau 18).

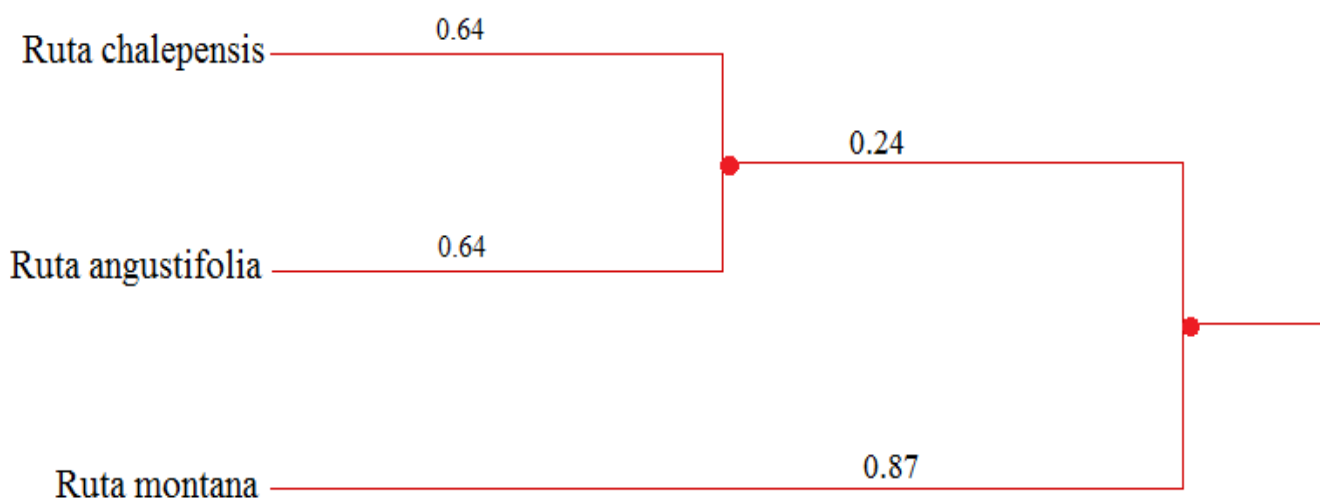
La première étape de l'algorithme consiste à rechercher la plus petite distance non nulle qui est de l'ordre de  $1,27 = \text{Dist} (R_c, R_a)$  et c'est la distance qui sépare l'espèce *Ruta chalepensis* de l'espèce *Ruta angustifolia*. Le point de branchement est positionné à la distance  $1,27/2=0,64$ . Ces deux espèces sont groupées dans un même cluster avec un nœud ancêtre (Figure 53). D'après le principe de la phénétique, ces deux taxons sont proches parce qu'elles possèdent un ancêtre commun récent.

Dans la suite, on peut calculer une nouvelle matrice de distance entre le cluster (Rc,Ra) et *Ruta montana* par la formule suivante :  $\text{dist} (R_c, R_a), R_m = (\text{dist} R_c, R_m + \text{dist} R_a, R_m)/2 = 1,73$  ; un nouveau nœud se forme entre *Ruta montana* et le cluster (Rc,Ra) (Figure 53).

Certains caractères sont plus discriminants que d'autres et le digramme est mieux résolu. Les méthodes phénétiques sont facilement applicables pour les données phytochimiques (moléculaires), alors qu'il est plus difficile de calculer des distances à partir des ressemblances morphologiques ou écologiques. De ce fait, et en comparaison avec l'indice de degré d'affinité (PA) calculé précédemment, nous pouvons déduire que le caractère le plus discriminant est le caractère phytochimique de l'huile essentielle des trois taxons étudiés. Ce dernier rapproche *R. chalepensis* de *R. angustifolia* par la richesse en cétones et aldéhydes. On note également une forte ressemblance au niveau des critères morphologiques chez les deux taxons, ce qui n'est pas le cas chez *R. montana* et *R. chalepensis* qui sont très dissemblables morphologiquement et qui malgré les conditions écologiques qu'ils peuvent partager ne se regroupe pas dans un même cluster.

**Tableau 18** : Matrice de distance entre les trois taxons basée sur les quatre caractères étudiés (écologiques, morphologiques, microphytodermiques et phytochimiques)

	<i>Ruta chalepensis</i>	<i>Ruta montana</i>	<i>Ruta angustifolia</i>
<i>Ruta chalepensis</i>	0		
<i>Ruta montana</i>	1,46	0	
<i>Ruta angustifolia</i>	1,27	2	0



**Figure 53** : Dendrogramme montrant les relations de parenté entre les taxons du genre *Ruta* étudiés sur la base de l'UPGMA

## VI. 5. Etude allélopathique

Pour évaluer les effets allélopathiques possibles des composés organiques volatiles de *R. chalepensis*, *R. montana* et *R. angustifolia*, nous avons testé leurs huiles essentielles *in vitro* sur la germination et la croissance de la radicule embryonnaire des graines de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), à différentes concentrations (80 µg / ml, 250 µg / ml et 500 µg / ml). Le tableau 19 montre les effets des huiles essentielles extraites à partir des espèces du genre *Ruta* choisi pour l'étude sur la germination et la croissance de la radicule du blé, 120 h après le traitement.

L'huile a inhibé à la fois la germination et la croissance de la radicule des graines de blé de manière dose-dépendante, l'effet étant significativement plus efficace avec *R. chalepensis* et *R. angustifolia*.

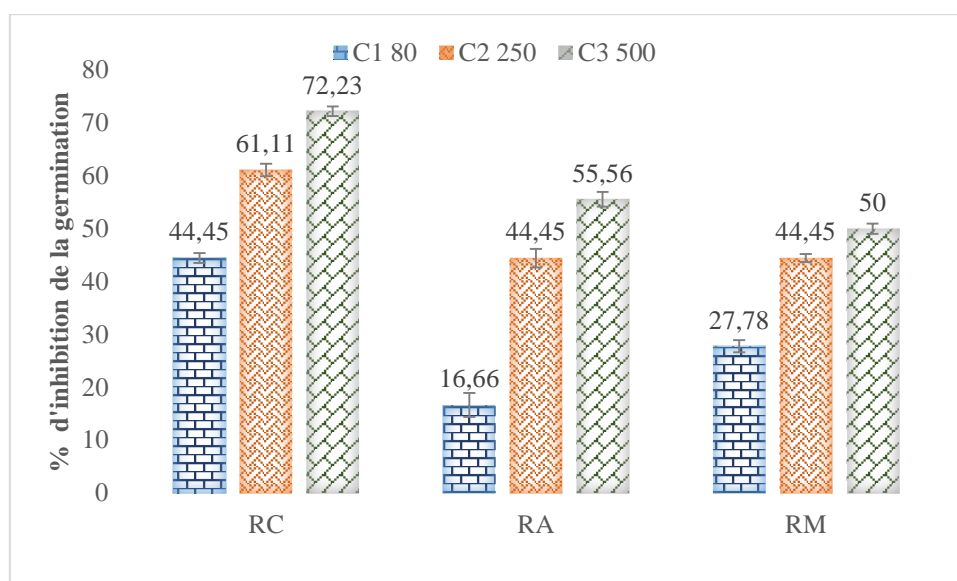
La germination a été inhibée avec des taux de 50%, 55,56% et 72,23% à la concentration la plus élevée (500 µg / ml) respectivement, avec l'huile de *R. montana*, *R. angustifolia*, et *R. chalepensis* et avec des taux de 27,78% 16,66% et 44,45% à la plus faible concentration 80 µg / ml. On remarque que cet effet inhibiteur est plus important avec l'huile de *R. chalepensis* (Figure 54). L'analyse du test ANOVA II (Tableau 19) indique que la germination de blé tendre est significativement affectée à la valeur  $\alpha=5\%$  et  $\alpha=1\%$ . La majorité de ces extraits sauf celui de *R. montana* et celui de *R. angustifolia* (80 µg / ml) inhibent la germination des graines. On constate aussi que *R. montana* est celle qui possède le faible effet inhibiteur par rapport au deux autres taxons en comparaison avec le témoin.

Les échantillons d'huiles essentielles présentent un fort effet inhibiteur sur la croissance de la radicule de *Triticum aestivum* L. pour toutes les concentrations testées. Cette croissance est réduite à des valeurs comprises entre 73,3% et 94,29%, avec la plus forte concentration (500 µg / ml) et entre 56,73% et 64,% avec la plus faible concentration testée (Figure 55). La comparaison des moyennes indique que les huiles essentielles des trois espèces inhibent significativement la croissance de la radicule à  $\alpha= 5\%$  et cela pour l'ensemble des concentrations testées. Les résultats obtenus montrent que les substances volatiles chez les trois espèces du genre *Ruta* étudiée affectent la longueur de la radicule où elle diminue avec l'augmentation de la concentration (Figure 56- 58). Le pourcentage d'inhibition dépasse généralement 70 % d'autant plus à la concentration 250 µg / ml et 500 µg / ml. En effet, même si *Ruta montana* affecte sensiblement la germination des graines surtout à la concentration 80 µg / ml, son pouvoir inhibiteur de la croissance n'est pas négligé en marquant des taux d'inhibition qui dépassent 50%.

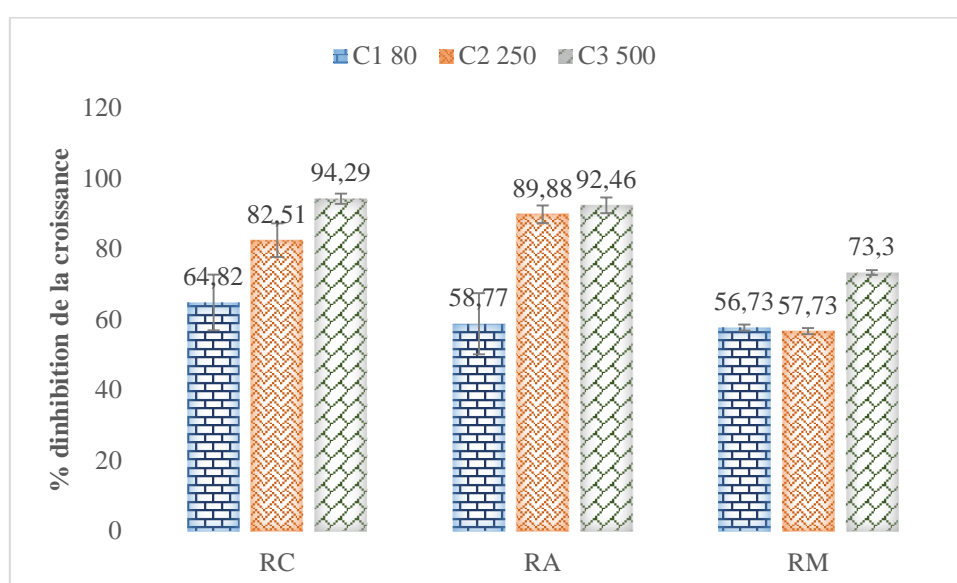
**Tableau 19** : Activité des huiles essentielles des espèces du genre *Ruta* étudiées sur la germination et la croissance de la radicule embryonnaire du blé tendre (*Triticum aestivum* L.), 120 h après les semis

	Germination						Longueur de la radicule (mm)									
	<i>R. chalepensis</i>		<i>R. angustifolia</i>		<i>R. montana</i>		<i>R. chalepensis</i>		<i>R. angustifolia</i>		<i>R. montana</i>					
	Moyenne	% d'inhibition	Moyenne	% d'inhibition	Moyenne	% d'inhibition	Moyenne	% d'inhibition	Moyenne	% d'inhibition	Moyenne	% d'inhibition				
Témoin	14,2±1,59						60,33±2,27									
Huile essentielle																
80 µg / ml	8,4±0,92	44,45	11,2±2,25	16,66	11,6±1,16	27,78	21,22±7,91	64,82	24,88±8,68	58,77	25,77±0,84	56,73				
250 µg / ml	5,4±1,16	61,11	5,6±1,75	44,45	9±0,77	44,45	10,55±4,76	82,51	6,11±2,48	89,88	26,11±0,86	57,73				
500 µg / ml	3±0,89	72,23	4±1,41	55,56	7,8±0,97	50	3,44±1,49	94,29	4,55±2,23	92,46	16,11±0,68	73,3				
Analyse de variance ANOVA II	Espèce allélopathique (E)				*				Espèce allélopathique (E)				NS			
	Concentration (C)				**				Concentration (C)				*			
	Interaction (E × C)				**				Interaction (E × C)				*			

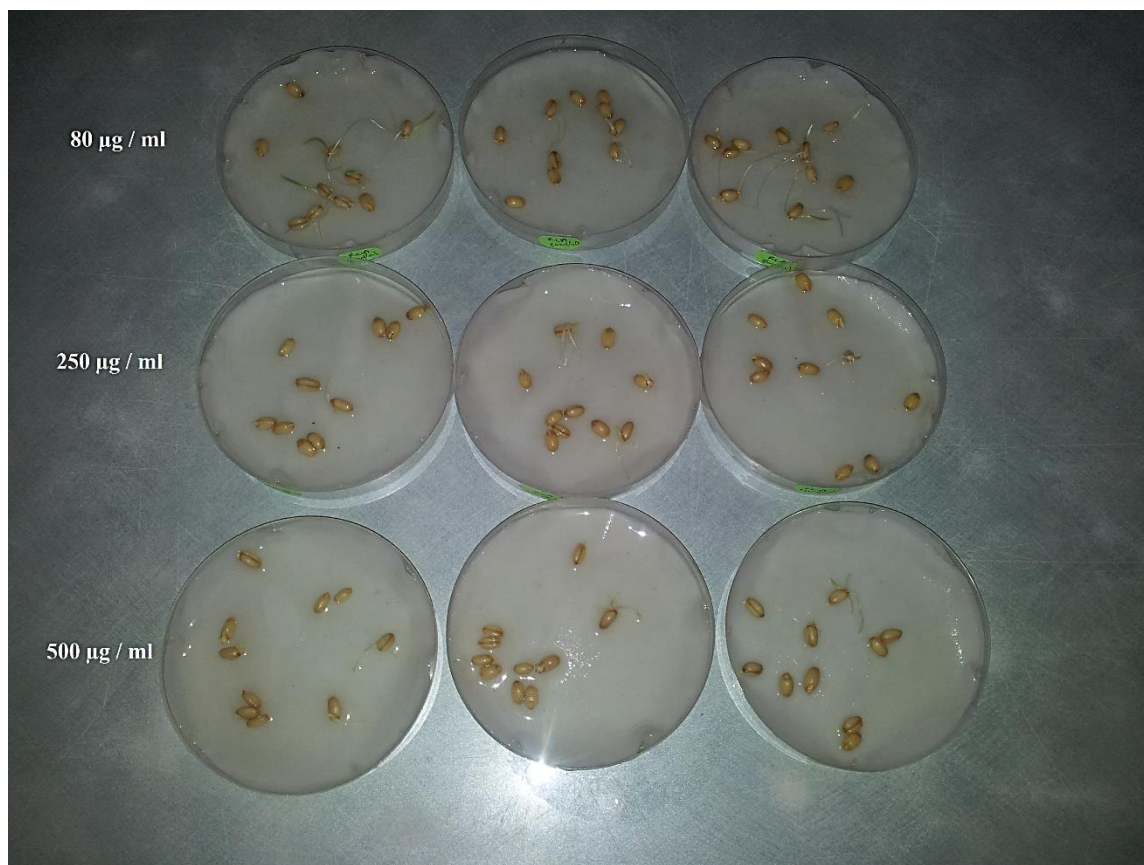
Les données sont exprimées en moyenne de graines germées ± déviation standard. Et longueur de la radicule ± déviation standard. Chaque boîte de Pétri contenait 10 graines ; chaque test est Répété trois fois (n=3). NS : non significatif ; \*  $P < 0,05$  ; \*\*  $P < 0,01$ .



**Figure 54 :** Effet des huiles essentielles sur la germination de *Triticum aestivum* L.



**Figure 55 :** Effet des huiles essentielles sur la croissance de la racine de *Triticum aestivum* L.

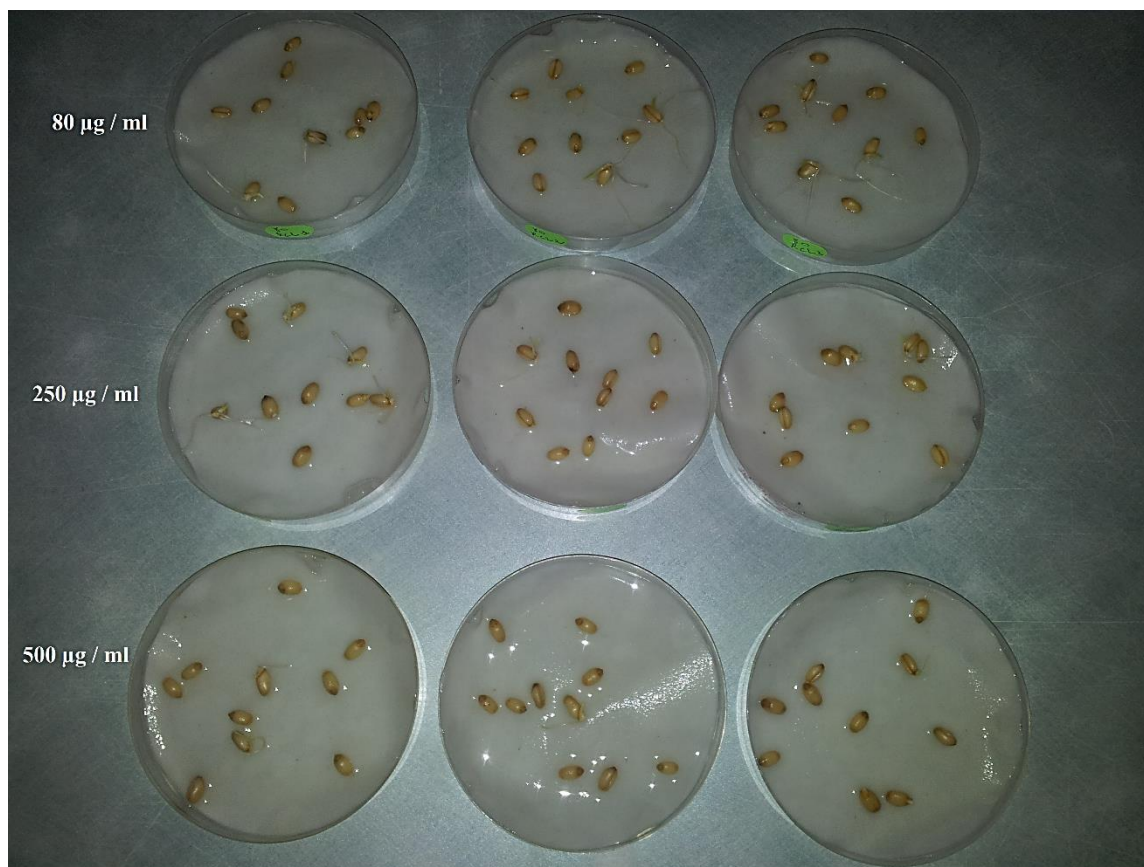


*R. chalepensis ssp. angustifolia*



**Témoin**

**Figure 56 :** Effet de l'huile essentielle de *Ruta angustifolia* sur la croissance de *Triticum aestivum* L.

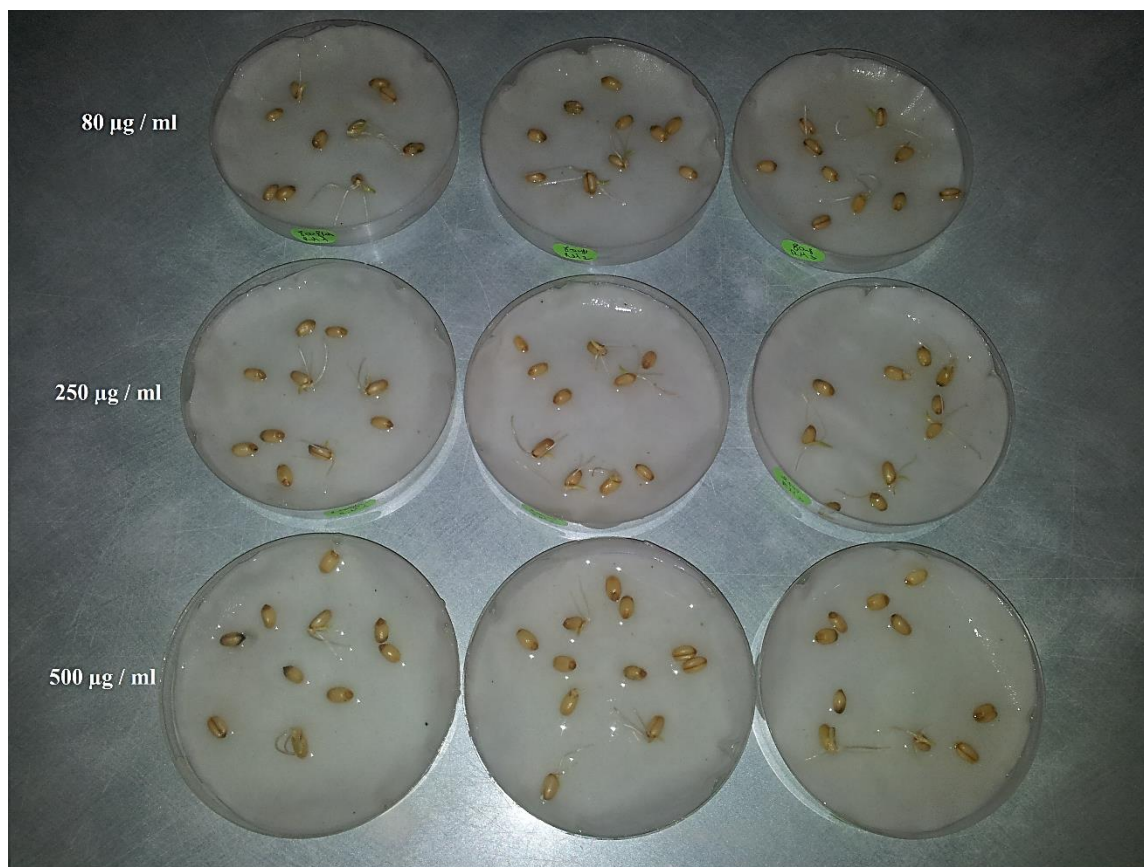


*R. chalepensis* ssp. *latifolia*



Témoin

**Figure 57** : Effet de l'huile essentielle de *Ruta chalepensis* sur la croissance de *Triticum aestivum* L.



*R. montana*



Témoin

**Figure 58** : Effet de l'huile essentielle de *Ruta montana* sur la croissance de *Triticum aestivum* L.

*Discussion*

---

*Partie 2 - Chap. 199*

### 1. Autoécologie et habitat de *Ruta* sp.

Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation nous a permis de situer la place des espèces du genre *Ruta* dans les formations thermophiles des matorrals des deux zones étudiées, Tessala et Beni saf.

En zone tellienne (Tessala) comme en zone littorale (Béni-Saf), les espèces du genre *Ruta* trouvent refuge dans un matorral représenté par la chaméropaie, qui est l'indicateur de l'étage bioclimatique méditerranéen semi-aride, caractérisant un bioclimat moins sec (Emberger, 1954). *Ruta angustifolia* et *Ruta chalepensis* sollicitent une humidité importante entretenue par l'ombrage de *Chamaerops humilis* L. pour le maintien de leurs développements. A l'inverse, *Ruta montana* n'est pas exigeante pour ce facteur, elle se présente sous forme d'individus plutôt épars et isolés. Elle croit spontanément dans des endroits ensoleillés et sur des terrains à forte déclivité (Alcaraz 1991). Ces espèces sont des éléments typiques du faciès le plus thermophile du matorral méditerranéen. Elles préfèrent les expositions ensoleillées sous un climat frais à froid en hiver (Bouazza *et al.* 2001).

La catégorie d'espèces rencontrée dans la zone d'étude (*Chamaerops humilis*, *Calycotome intermedia*, *Asphodelus microcarpus*, *Urginea pancration*, *Brachypodium retusum*, *Asparagus acutifolius*) est d'un intérêt écologique particulier indicateur de dégradation avancée (Chérifi *et al.* 2011). Elles subissent actuellement une pression anthropozoogène de plus en plus forte du fait que la seule ressource des riverains est basée sur l'élevage et que par manque d'espace, les groupements végétaux étudiés sont sollicités pour le pacage. Ces activités sont souvent défavorables à un développement et une évolution optimale de cette végétation. Les plantes en général et les annuelles en particulier, qui n'arrivent pas à maturité, broutées régulièrement, auront tendance à disparaître, tandis que les espèces toxiques négligées auront tendance à proliférer (Mahboubi 1995). Il s'agit surtout de *Ruta chalepensis* L. et *Ruta montana*, dont le faible intérêt pastoral peut être expliqué par le fait qu'elles contiennent des alcaloïdes et des glucosides, qui sont considérés comme des composés toxiques (Lamnaouer 2010).

La communauté végétale observée dans la région de Tessala se développe sous une ambiance bioclimatique semi-aride inférieure. *Ruta chalepensis* apparaît souvent en association avec *Asphodelus microcarpus*, contrairement à *Ruta montana*. Après la destruction de toute association arborescente et/ou arbustive, il se développe en général une pelouse à *Brachypodium retusum*. Ce groupe écologique caractéristique de la région méditerranéenne relevant de l'étage bioclimatique semi-aride supérieur (Ghezlaoui *et al.* 2009), occupe une aire très importante dans la région de Beni Saf, où prédomine *Ruta angustifolia*.

Cette étude met en évidence trois communautés végétales ; une première, celle de Beni Saf caractérisée surtout par une strate arborée sur substrat sablonneux-calcaire, sous laquelle prospère une flore assez diversifiée. Ce groupe est caractérisé par la présence de *Ruta angustifolia*, qui se développe sur sols sableux et est accompagnée par : *Withania frutescens* (L.) Pauquy, *Chamaerops humilis* L., *Arisarum vulgare* Targ. Tozz., *Lycium intricatum* Boiss. Certaines de ces espèces traduisent une ambiance humide sous la canopée de la strate arborée. Ceci est en adéquation avec les travaux de Felidj (2011), qui signale que ces espèces se développent nettement mieux sur sols sableux.

Une deuxième communauté définie par une strate arborescente sur un substrat calcaire peu résistant à l'érosion, dominé par *Calycotome intermedia* et *Chamaerops humilis*, sous lesquels se trouve *Ruta chalepensis*. Elle est fréquente aussi sur les marnes calcaires, accompagnée par *Reseda alba* L., *Teucrium polium* L., *Chamaerops humilis* L., *Ziziphus lotus* (L.) Lam., *Calycotome intermedia* Link., *Ballota hirsuta* L., *Urginea pancration* (Steinh) Phil. Ces résultats rejoignent les travaux de Lepoutre & Sauvageot (1970).

Puis une troisième caractérisée par une strate herbacée, qui croît également sur substrat calcaire et éboulis propre à la communauté végétale de *Ruta montana* accompagnée par *Bromus rubens* L., *Pallenis maritima* (L.) Greuter., *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb. et *Aegilops neglecta* Req. Ex Berthol.

Dans les deux communautés propres à la zone de Tessala où la nature du substrat est formée d'argilites, de marnes et de calcaires marneux (Pouquet 1952), la thérophytie prend une place importante. C'est une forme de résistance à la sécheresse et aux fortes températures des milieux xériques et annonce un stade de dégradation ultime due à la forte action antropozoogène (Sauvage 1960 ; Gaussen 1963 ; Quézel 2000).

L'étude saisonnière effectuée montre que l'effet des variations climatiques sur la composante floristique se traduit différemment. Du point de vue physiologique, les thérophytes enregistrent un taux de 32,77 % au niveau de Tessala contre 12,68 % au niveau de Beni-Saf. Stebbins (1952) et Stebbins & Major (1965), ont signalé la richesse de la région méditerranéenne et au Maghreb plus particulièrement en thérophytes, espèces à cycle court, qui sont les plus adaptées à l'aridité du climat et en particulier au stress hydrique estival. Selon Floret et *al.* (1992), les modifications de la composition floristique notamment, l'abondance des thérophytes sont liées à l'accroissement de la luminosité au niveau des strates basses. Ce qui explique la thérophytisation au niveau de Tessala. Les hémicryptophytes et les chaméphytes quant à eux caractérisent le printemps et l'été au niveau des deux zones d'étude.

Ces espèces ont un mode d'adaptation physiologique leur permettant une présence permanente durant toute l'année. Néanmoins, les variations climatiques saisonnières et plus spécialement l'apport d'humidité, peuvent se répercuter sur la quantité de phytomasse produite (Ozenda 1991). C'est le cas de *Ruta montana* et *Ruta chalepensis* dont la phytomasse est très réduite en automne et en hiver notamment. Les géophytes représentent un pourcentage de 19,72 à Béni Saf contre 10,92 à Tessala et sont plus apparent durant la saison automnale. Elles sont les premières à fleurir durant cette période. Selon Dahmani-Megrerouche (1996) et Kadi-Hanifi (2003), le nombre des phanérophytes et des géophytes régresse avec l'aridité et l'ouverture du milieu, tandis que celui des thérophytes et des chaméphytes progresse.

La chorologie est très différente entre les deux zones. Les stations étudiées sont dominées par l'élément méditerranéen et l'élément ouest-méditerranéen. Malgré leurs faibles participations, les autres éléments phytochoriques, contribuent à la diversité et à la richesse phytogénétique de ces deux régions. Néanmoins, cette structure végétale reste très hétérogène en matière de composition spécifique entre les stations d'études. Ce résultat est validé par le biais du coefficient de Sorensen ( $C_s$ ). Les valeurs moyennes relevées sur terrain du taux d'humidité à l'intérieur des touffes qui se situent entre 26% et 47%, montrent que vraisemblablement le facteur humidité conditionne les espèces du genre *Ruta* en relation avec les communautés végétales au sein desquelles elles se développent. Ceci est plus remarquable avec *R. chalepensis* et *R. angustifolia*. Selon Abadi (2008), l'exigence hydrique est un trait parmi d'autres qui semble être lié à la spécialisation des espèces.

Selon l'indice de Fridley, les espèces ayant la plus grande largeur de niche étaient aussi les plus fréquentes (*R. chalepensis*, *R. angustifolia*, *Teucrium polium*, *Urginea pancration*, *Asphodelus microcarpus*). Cependant, le fait que la fréquence et l'indice de Fridley (IF) sont corrélés, il est intéressant de noter que la meilleure relation obtenue a une forme curvilinéaire (relation linéaire modérée). Cela signifie que les espèces les plus généralistes avec IF ne sont pas forcément les plus abondantes. C'est le cas de *Ruta montana* qui est classée comme peu fréquente mais qui apparaît tout de même parmi les espèces généralistes, ce qui tend à indiquer que l'indice de Fridley n'est pas directement affecté par le nombre d'échantillons où l'espèce est présente. Ce résultat soutient partiellement l'hypothèse de «l'ampleur des ressources» révélée par Brown (1984) en stipulant «les espèces ayant une large tolérance environnementale et capables d'utiliser une grande variété de ressources (espèces généralistes) survivraient dans plus d'endroits et sur de plus grandes surfaces». Il n'est cependant pas clair dans quelle mesure la relation pourrait résulter d'un artefact d'échantillonnage, c'est-à-dire lorsque des données ont été collectées le long d'un gradient environnemental important, des espèces très fréquentes apparaîtront également comme espèces généralistes (Gaston & Spicer 2001). Cependant, l'inverse n'est pas nécessairement vrai : une espèce peu fréquente ou même rare pourrait être soit généraliste (si les sites où elle se produit sont très différents) ou spécialiste (si tous les sites où elle se trouve ont des conditions écologiques proches).

Néanmoins, nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier la spécialisation avec d'autres indices comme le Species Specialization Index (SSI, Julliard *et al.* 2006) et l'Indicator Value (IndVal, Dufrêne & Legendre 1997) qui sont dépendant de la définition d'habitat à l'inverse de l'indice de Fridley qui est indépendant de cette notion, car les données que nous avons utilisées pour cette étude se prêtaient bien à ce type de mesures.

Généralement, l'étude autoécologique visant à caractériser l'habitat des espèces du genre *Ruta* se résume à leur comportement héliophile, avec un ombrage léger sur substrat rocheux et secs, à réserves en eau souvent faibles, définissant des stations à bilan hydrique déficitaire. Notons que *Ruta angustifolia* est une espèce assez thermophile, qu'on peut qualifier de xérophile calcicole (Dutilly-Diane *et al.* 2007).

## 2. Caractéristiques microphytodermique

En raison de la présence de plusieurs types de stomates, le genre *Ruta* est qualifié de polytypique. C'est le cas de *Ruta chalepensis* qui possède les huit types stomatiques trouvés dans notre étude (anomocytiques, tétracytiques, actinocytiques, cyclocyrique, anisocytique, Isotricyrique, staurocyrique et paracyrique). La même remarque a été observée sur l'épiderme inférieur des espèces du genre *Citrus* qui présentaient le plus souvent des stomates de type paracyrique, hémiparacyrique, brachiparacyrique (latérocyte) et anomocytique (Bercu *et al.*, 2011). Selon St. Martin (1982), ces espèces évoluent en raison de la pluralité des stomates. Cependant, le type paracyrique observé chez *R. chalepensis* et où les cellules de garde sont accompagnées de deux cellules péri-stomatiques dont les axes longitudinaux sont parallèles à l'axe du stomate semble être une caractéristique des espèces xérophiiles (Kadi-Bennane *et al.*, 2003 ; Anjum *et al.*, 2007).

En se référant aux études ontogéniques précédentes (Guyot 1966 ; Humbert 1977), nous pouvons relier les formes stomatiques observées au schéma proposées par Prabhakar (2004) grâce à des relations topologiques évidentes puisque chaque type stomatique est formé suite à un plan de développement spécifique et caractéristique (Ouyahya, 1996). Par rapport à la classification de Metcalfe et Chalk (1950), les cellules stomatiques chez le genre *Ruta* sont principalement de type anomocytiques (Renonculaceae). Il correspond à un type quasi universellement répandu sur les épidermes des Angiospermes, notamment chez les premiers stomates formés sur un épiderme foliaire. On attribue souvent à ces stomates dont la taille peut être anormalement grande, un rôle d'hydathodes (Guyot, 1985). Ces stomates anomocytiques peuvent sans doute être considérés comme primitifs à la fois pour les raisons ontogéniques et pour des raisons physiologiques (Humbert & Guyot, 1981). En plus de ce type stomatique, il faut souligner l'existence de formes anisocytiques (Type Crucifère) chez *R montana* et *R chalepensis*. Malgré sa faible abondance, ce dernier type n'est pas à négliger, car il pourrait indiquer le niveau évolutif des taxons étudiés (Guyot, 1985).

Bien que l'analyse statistique (ANOVA) ait montré une différence non significative pour le nombre de stomates sur les deux faces foliaires, les échantillons foliaires des trois espèces du genre *Ruta* manifestent plusieurs modes de distribution des stomates. Les stomates se trouvent abondamment sur l'épiderme inférieur par rapport à l'épiderme supérieur principalement chez

les deux taxons *R. chelepis* et *R. angustifolia*, elles se révèlent donc comme hypoamphistomatiques. Chez *R. montana*, Les empreintes épidermiques révèlent une distribution isoamphistomatique ; les stomates sont en nombre plus ou moins égal sur les doubles faces foliaires. Toutefois, on note une absence totale des stomates sur la face supérieure de *R. chelepis* et *R. angustifolia* pendant la saison automnale ; à ce stade elles se manifestent comme hypostomatiques. En effet, il a été suggéré que l'hypostomatie est considéré comme un trait primitif chez les plantes terrestres, et l'amphistomatie comme un état dérivé (Mott et al., 1999). Ces résultats s'expliquent par la différence de réponse physiologique de chaque espèce aux conditions climatiques de son environnement (température, humidité, lumière, précipitations). Ces caractères trouvés dans d'autres espèces de ce genre ou de genres différents de la même famille qui ont une écologie similaire sont certainement le résultat de l'adaptation à des conditions difficiles (chaleur et sécheresse). Toutefois, selon Bani Ameer et Zahidi (2005), il ne semble y avoir aucune relation entre l'adaptation des espèces à la sécheresse et la présence des stomates sur une face donnée de la feuille.

Nos résultats contredisent ceux de Dufour (1887) qui a montré une absence totale des stomates sur les deux faces foliaires de *Ruta graveolens* qui se développe à l'ombre, même si un nombre restreint de stomates est enregistré sur les feuilles exposées à la lumière. Cependant, chez le Citrus des régions tropicales qui porte des feuilles hypostomatiques, il est fréquent de rencontrer des espèces dépassant 500 stomates par mm<sup>2</sup>, alors que ce chiffre n'est pas toujours atteint en climat méditerranéen. Chez le citronnier et le mandarinier, le nombre de stomates est plus élevé que chez l'oranger : 580 contre 460 par mm<sup>2</sup>. (Aubert & De Parcevaux 1969).

L'amphistomatie est reconnue par Camargo et Morenco (2011) comme une stratégie adaptative et évolutionnaire à long terme et non une réponse d'acclimatation ; une stratégie par laquelle les plantes modifient les caractères anatomiques foliaires pour faire face à des changements permanents dans les conditions environnementales. Cependant, l'absence de ce caractère chez quelques espèces à haute irradiation solaire suggère que l'amphistomatie est probablement déterminée par le fond génétique de chaque espèce (Berger et Altman, 2000), plutôt que par des changements environnementaux tout au long du cycle de vie de la plante.

Chez les 03 espèces étudiées, la valeur de l'indice stomatique de la face abaxiale suivant une évolution saisonnière oscille entre 16,66% - 50% chez *R. chalepensis*, 14,28% - 29% chez *R. montana* et 25% - 57,14 % chez *R. angustifolia*. La valeur de l'indice stomatique discrimine nettement les trois taxons et les saisons à la fois ; un résultat confirmé par l'analyse statistique ACP. Les deux espèces *R. angustifolia* et *R. chalepensis* ont pratiquement toujours les fréquences les plus fortes et les intervalles de variation dans le temps sont aussi étendus où on enregistre des valeurs plus importantes au printemps chez ces même espèces alors que cet indice se révèle plus ou moins important chez *R. montana* durant la saison automnale. La proportion de cellules stomatiques sur l'épiderme tire sans doute une partie de son pouvoir discriminant de semblables différences génotypiques. Cependant, la distinction entre les écotypes s'améliore au cours du temps autant pour l'indice que pour la densité stomatique (Daunay *et al.*, 1986) Il y a donc aussi un effet « cumulatif » de l'âge et de l'histoire des plantes sur la phase de division cellulaire. Divers facteurs peuvent être aussi la cause : l'espèce, l'indice stomatique est sensible positivement ou négativement au déficit hydrique, à la sécheresse ou au rayonnement lorsque l'un ou l'autre est suffisamment long (Hill 1976, Schoch 1978, Phogat *et al.*, 1984).

Le nombre de stomates par unité de surface foliaire intervient pour sa part sur la rapidité des changements de la résistance stomatique en fonction de l'ouverture ostiolaire. Plus ce nombre de stomates est élevé, plus la gamme d'ouverture ostiolaire est faible pour faire varier la résistance stomatique d'une valeur donnée (Aubert & De Parcevaux 1969). L'état de l'environnement et le facteur génétique influent fortement la morphogenèse des stomates (Wilmer, 1996). Par contre, Palasciano *et al.*, (2005), indiquent que le nombre de stomates par unité de surface foliaire est considéré comme une caractéristique particulière propre aux espèces et variétés végétales. Toutefois, la fréquence des stomates (indice et densité) et la régulation de leurs ouvertures sont la clé pour toute étude adaptative vis-à-vis des conditions xériques (Pearce *et al.*, 2005).

La taille des stomates diffère d'une espèce à l'autre. Ceci est confirmé par le test statistique ANOVA. Les stomates sont majoritairement grands et l'ostiole est plus ouvert sur les folioles de *R. angustifolia* et *R. chalepensis* comparativement à *R. montana*. Suivant une évolution saisonnière, l'ouverture ostiolaire est plus prononcée en hiver et en automne. Cela est probablement dû à l'influence de la lumière sur les stomates. Selon Carpenter et Smith (1975), les espèces xérophytes ont des stomates beaucoup plus petits que les espèces mésophytes. Les

plus petits stomates sont en lien étroit avec le milieu aride (Tirse *et al.* 2014). Selon De Micco et Aronne (2012), l'adaptation à la sécheresse implique une diminution de la taille des stomates, tandis que la densité des stomates montre une réponse plus plastique aux changements environnementaux. La taille stomatique se révèle comme un attribut écologique important (Shiva Kameshwari, 2011) et un indicateur de l'habitat de la plante (Chen *et al.*, 2008).

Les espèces du genre *Ruta* se distinguent par leur système excréteur représenté principalement par des cavités sécrétrices et rarement par des poils. Selon la littérature ces derniers sont rarement présents voir absents chez les Rutacées (Callow *et al.*, 2000) Cependant, des trichomes ciliés et capités peuvent apparaître sur les folioles de *Ruta angustifolia* Pers. même si cette dernière ne développe pas des poils tecteurs au cours de l'année sauf durant la saison printanière. Ceci est dû aux conditions écologiques du milieu où croient ces taxons. L'humidité et la température peuvent agir sur le rendement en trichomes des plantes. Le changement des températures et d'humidité à travers les saisons ou entre les milieux peut stimuler un environnement plus stressant, dans lequel le végétal pense qu'il devrait augmenter la production de trichomes (Tirse *et al.*, 2017).

La densité des cellules sécrétrices augmente pendant l'été et le printemps suite à la dégénérescence des cellules centrales, ce qui entraîne la formation de la lumière à travers les glandes. Ces glandes foliaires sont d'abord unicellulaires, puis se disposent dans un ensemble continu de 2 à 4 cellules épidermiques spécialisées (Haberlandt, 1914), où la paroi centrale des cellules se déchire et disparaît laissant à leur place un vide rempli par de l'oléorésine. Ce mode de formation est décrit par Chatin (1875) lors d'une étude sur l'histogénèse des glandes foliaires de *R. angustifolia*. C'est une caractéristique de la famille Rutaceae.

Selon Haberlandt (1914), les cavités sécrétrices se développent par un processus schizolysigène. Cependant, Turner *et al.* (1998) ont considéré que l'espace central des cavités sécrétrices était formé de manière schizogène. Récemment, Bennici et Tani (2004) semblent soutenir l'étude de Haberlandt (1914) par la description du processus de l'ontogénèse des cavités sécrétrices schizolysigène chez le Citrus. Toutefois, ces auteurs s'accordent sur la formation et l'accroissement des cavités qui se produisent par un chevauchement des deux processus schizogènes et lysigènes. Tschirch et Stock (1933), notent que le phénomène schizolysigène se produit spécialement chez les Rutaceae, mais aussi chez de nombreuses autres

familles, y compris les conifères, Myrtaceae, Myoporaceae, Dipterocarpaceae et Umbelliferaeae.

Les empreintes de l'épiderme foliaire des espèces étudiées peuvent révéler les glandes schizolysigènes. Cela correspond aux observations de Peterson et Scott (1978) sur *R. graveolens*. La cellule mère est divisée en quatre cellules filles (Voir Annexe 09), puis, à travers les parois traversent les cellules dans les directions les plus diverses, formant un massif de nombreuses cellules où les produits de sécrétion s'accumulent dans l'espace central par synérèse pour former une plage plus ou moins étendue. La lyse des cellules les plus internes s'accompagne de la lyse de l'épiderme. Ce développement est dit lysigène (Kienast 1885).

Néanmoins, Antunes (1982) note qu'il existe Deux types de glandes chez les feuilles de *Ruta chalepensis*. Les unes se trouvent dans les parenchymes foliaires, les autres sont adjacentes à l'épiderme. Les premières forment des poches schizolysigènes, les secondes des poches lysigènes. Le processus schizolysigène commence par une séparation des parois des cellules centrales, suivie de lyse de ces cellules. Les glandes périphériques forment leur cavité par lyse des cellules centrales. Au fur et à mesure du creusement de la cavité s'accumulent dans les deux cas les produits de sécrétion.

Les poches schizolysigène présentes sur les feuilles de ces espèces sont non seulement la structure et les caractéristiques communes de la famille Rutaceae, mais aussi les sites primaires de la synthèse, de la sécrétion et de la collecte des huiles essentielles. La même caractéristique est observée sur les feuilles d'*Heliotropium megalanthum* (Akyol, Alçitepe & Özdemir 2012). Ces poches, toujours très superficielles, sont d'origine épidermique. C'est ce qui explique qu'il suffit d'écraser légèrement une partie molle d'une feuille de *Ruta* pour qu'une forte odeur d'essence s'en dégage. D'un point de vue fonctionnel, le système de sécrétion des plantes est considéré comme un rapport de la plante avec son écosystème.

### 3. Chemotype et Variation spatiotemporelle de la production des HEs au sein du genre *Ruta*

Malgré des différences morphologiques peu marquées chez les espèces du genre *Ruta*, chacune possède des caractères génétiques et biochimiques propres qui aident à son identification. Cependant, parmi les soixantaines d'espèces de ce genre, 10 seulement ont fait l'objet d'analyses de molécules volatils à ce jour. Ainsi, seule la composition phytochimique de *R. graveolens* L., *R. chalepensis* L., *R. angustifolia* Pers., *R. montana* Clus. L., *R. corsica* Dc., *R. pinnata* L., *R. lamarmorea* L., *Ruta microcarpa* Svent., *Ruta oreojasme* Webb. & Berthel et *R. tuberculata* Forsk (*Haplophyllum tuberculatum*). ont été rapportées dans la littérature (Inigo, 1981 ; Baser *et al.*, 1996 et Bagchi *et al.*, 2003 ; Bertrand *et al.*, 2003 ; Dob *et al.* 2008 ; Merghache *et al.*, 2009 ; Zellagui *et al.*, 2012 ).

L'étude phytochimique a montré que nos résultats sont comparables à ceux rapportés dans la littérature (Dob *et al.*, 2008; Mejri *et al.*, 2010; Majdoub *et al.*, 2014). Le rendement en l'huile essentielle était très élevé dans les échantillons de *R. angustifolia* mais relativement faible chez *R. chalepensis* même si cette dernière est la plus diversifiée en composés phytochimiques. Les premiers échantillons sont prélevés de la région côtière de Beni-Saf, alors que les deux autres (*R. chalepensis*, *R. montana*) représentent la région tellienne de Tessala. Cette variation de rendement peut être attribuée aux conditions écologiques et la position géographique de ces espèces que nous avons évoquées précédemment dans ce chapitre. Toutefois, le rendement en huiles essentielles varient suivant divers facteurs tel que l'environnement, le génotype, le lieu et la période de récolte, le type de sol, la partie de la plante étudiée, l'âge de la plante, le séchage et la technique d'extraction, le butinage par les abeilles, les parasites, les virus et les mauvaises herbes (Smallfield, 2001 ; Merghache *et al.*, 2009).

Plusieurs auteurs s'accordent que les constituants principaux de l'huile essentielle de *Ruta* sont le 2-undécanone, 2-nonanone, 2-nonanol et 2-dodécanone (Başer *et al.*, 1996; Verzera *et al.*, 2000; Rustaiyan, *et al.*, 2002; Merghache *et al.*, 2009; Mejri *et al.*, 2010 et Khadhri *et al.*, 2014). Ceci corrobore nos résultats. Cependant, de nombreux auteurs ont décrit une variation interspécifique importante de la concentration de ces composés et / ou de la présence d'autres constituants à des concentrations élevées (Bagchi *et al.*, 2003; Gibka *et al.*, 2009; Mejri *et al.*, 2012). La qualité et la proportion de composés présents dans les huiles essentielles de la

présente étude ne sont pas toujours les mêmes que celles de la littérature. Selon Palá-Paúl *et al.* (1993), ces variations peuvent être attribuées aux conditions climatiques saisonnières et géographiques, à la période de récolte, aux chemotypes et / ou aux procédures d'extraction. Ainsi, la présence et / ou la quantité de chaque composé peut varier et la composition du mélange de produits chimiques peut également varier, de sorte que la chimiodiversité peut être répartie au sein des individus et entre eux (Moore *et al.*, 2013).

En effet chez *Ruta montana*, certains composés synthétisés présentent un taux significatif en été et en hiver. Cependant, durant la période de printemps, le taux de ces mêmes composés est réduit, probablement en raison d'une variation des voies de biosynthèse des métabolites secondaires, à l'exception de (E) caryophyllène et de caryophyllène oxyde. Selon les travaux qui ont été rapportés sur les huiles essentielles de *Ruta montana*, il semble que le undécane-2-one soit un chemotype pour *R. montana* de Turquie (Mejri *et al.*, 2010), tandis que l'huile essentielle de Constantine se caractérise par la présence principale de l'undécane-2-one (37,70%), du résorcinol (27,60%) et du 2-acétoxytétradécane (9,19%) (Ferhat *et al.*, 2014). Le travail de Boutoumi *et al.* (2009) sur l'huile essentielle de *R. montana* dans la région de Tipaza a montré que ketone (C6-C13) est le chemotype principale avec un taux de 95%.

Les résultats de l'analyse de l'huile essentielle de *Ruta chalepensis* sont semblables à ceux de Merghache *et al.* (2009), qui notent respectivement pour le 2-undécanone les valeurs de 32,29% ; 43,71% ; 46,22% ; 50,59% et 22,76% respectivement pour le mois de février, avril, juin, août et octobre. Nos résultats révèlent que ce taux augmente sensiblement en hiver jusqu'à l'été pour diminuer définitivement en automne où il sera nettement remplacé par le Pregeijerene (27,7%) et le 2-decanone (27,2%). Cependant, dans l'huile essentielle obtenue à partir des tiges de *R. chalepensis* de la Tunisie, le 2undécanone était identifié comme composés prédominants (50,6%) suivis de 1-nonène (10,9%) (Khadhri *et al.*, 2014). Les huiles essentielles de *Ruta chalepensis* d'Argentine, de Turquie, d'Iran et de l'Inde ont le 2-undécanone, en tant que composé majoritaire (38,1%, 66,5%, 52,5% et 41,3 respectivement) (Inigo, 1981; Baser *et al.*, 1996 et Bagchi *et al.*, 2003). Alors que dans l'huile essentielle de Grèce, le 2-méthyl-octyle acétate (44,0%) et  $\beta$ -phellandrène (10,7%) étaient les principaux constituants (Tzakou et Couladis 2001). Comparativement à l'étude de Dob *et al.* (2008), l'huile de *Ruta angustifolia* recueillie en mai 2005 auprès de la région de Boudouaou (Algérie), contenait cinquante-quatre

composés, dont le 2-undécanone (28,2%) et 2-nonanone (20,0%) étaient prédominants ainsi que le 2-méthyl-octyle-acétate (12,7%) comme autre composé majeur.

La principale caractéristique de ces huiles est la richesse en cétones. Nos résultats corroborent ceux de Merghache *et al.* (2009) et Zellagui *et al.* (2012). Pour certaines huiles, nous avons également trouvé une richesse en monoterpènes (*R. chalepensis*), en alcool (*R. chalepensis* au printemps et en été), en aldéhyde (*R. chalepensis angustifolia*) et les sesquiterpènes hydrocarbonés qui sont synthétisés uniquement par les cellules de *R. montana*. Selon Bohlmann *et al.*, (2000), la plante synthétise les terpènes lors d'une attaque d'insectes. En outre, le contenu de (E)-caryophyllène dans l'huile essentielle de *R. montana*, qui est connu pour prévenir les prédateurs herbivores, indépendamment des étapes de développement en question (Amit *et al.*, 2009), suggère que ces constituants d'huiles essentielles offrent aux espèces des avantages sélectifs par rapport aux espèces indigènes en termes d'habitat (Faria *et al.* 2012). Les monoterpènes, grâce à leur capacité à la thermoprotection, pourraient jouer un rôle différent dans la protection des plantes contre le stress thermique suite à une augmentation soudaine de la température des feuilles provenant de la lumière du soleil, un phénomène connue sous le terme *heat flecks*). Ils peuvent encore jouer un rôle dans la fertilisation, la protection contre le stress et la thermotolérance photooxydative (Gouinguene & Turlings 2002, Penuelas et Munne-Bosch 2005).

La variabilité phytochimique entre les huiles essentielles des parties aériennes des espèces du genre *Ruta* déterminée par une analyse statistique peut refléter l'influence environnementale sur la composition de l'huile, bien qu'elle ait également été favorisée par des facteurs génétiques (Duarte *et al.*, 2010). Ce travail suggère qu'il existe une influence des facteurs environnementaux sur la composition chimique des huiles essentielles chez les trois espèces étudiées, principalement des conditions de climat (température, humidité, précipitations), d'altitude et de type de sol. Ceux-ci peuvent influencer le contenu des plantes en substances actives (la fertilisation à l'azote favorise habituellement la synthèse des alcaloïdes). Ces espèces ne sont pas broutées par le bétail, cela s'explique par la concentration d'alcaloïdes considérés comme composés toxiques (Bennaoum, 2011). Cependant, cette composition varie notamment avec l'âge et le mode de développement. Ainsi chez la rue d'Alep (*Ruta chalepensis* L.), la teneur en chalepensine est 50 % plus élevée dans les feuilles âgées que dans les feuilles jeunes (Merghache *et al.* (2009). Chez *R. montana*, la diminution de la teneur en 2-Undécanone est

observée pendant la période de floraison. La phénologie de la plante au moment de la récolte est difficile à vérifier et à contrôler (Derbesy, 1997). Une rue récoltée pendant la période automnale va voir son taux de Pregeijerene, (E)-Caryophyllene et Chalepensis fortement évoluer par rapport à sa teneur en 2-Undécanone.

La diversité des voies métaboliques secondaires du genre *Ruta* se reflète dans la chimie de ses espèces. Le 2-undécanone est le chemotype des onze échantillons d'huiles essentielles rapportés à travers les saisons. Nous pouvons conclure qu'il s'agit d'un marqueur chemotaxonomique des espèces du genre *Ruta*. Néanmoins, cette diversité phytochimique montre qu'il existe au sein d'une même espèce des populations exprimant des chémotypes différents. Ainsi, des variations intraspécifiques et interspécifiques de la composition des HES ont été rapportées chez les espèces du genre *Ruta* (Inigo, 1981 ; Baser *et al.*, 1996 ; Bagchi *et al.*, 2003, Khadhri *et al.*, 2014). En conséquence, des chemotypes intermédiaires peuvent être définis chez certains taxons de populations différentes tel que :

- le chemotype 2-Nonanone (*R. chalepensis* d'Iran et de Maroc ; *R. graveolens* d'Italie, de Colombie et d'Égypte),
- le chemotype 2-Acetoxytridecane (*R. chalepensis* de Grarem, Algérie),
- le chemotype 2-Méthyl octyl acetate et le chemotype  $\beta$ -Phellandrene (*R. chalepensis* de Grèce),
- le chemotype (E)-Caryophyllene (*R. montana* d'Algérie),
- le chemotype Pregeijerene (*R. chalepensis* d'Algérie),
- le chemotype Chalepensis (*R. chalepensis* de Tlemcen, Algérie ; *R. graveolens* de Colombie),
- le chemotype Resorcinol (*R. montana* de Constantine, Algérie),
- le chemotype 2- Décanone (*R. angustifolia* du Portugal et d'Algérie),
- le chemotype  $\beta$  Caryophyllene (*R. corsica* de Corse)

Notre étude confirme un certain polymorphisme chimique dans une plante éventuellement liée aux facteurs environnementaux et aux influences phénologiques. La recherche d'un chemotype spécifique pour chaque espèce est peu concluante et confirme la variabilité de la composition chimique de l'huile essentielle selon les saisons. Cependant, ces variations chemotypiques observées dans la nature sont conservées lorsque les individus issus des différentes populations sont transplantés et cultivés sur un même site (Gotsiou, Naxakis *et*

*al.*, 2002). Ces mutations chemotypiques sont soutenues par une base génétique (Iijima, Davidovich-Rikanati *et al.*, 2004). Ainsi, des petites variations dans la séquence de gènes responsables de la synthèse des principaux terpènes peuvent être responsables du changement de chémotypes (Iijima, Gang *et al.*, 2004).

Certains de ces composés chimiques peuvent servir comme marqueurs chemotaxonomiques dans la délimitation des taxons dans les complexes d'espèces du genre *Ruta*, comme le montrent les modèles de formation de groupes via la classification hiérarchique CHA (Figure 47, chapitre résultats). Toutefois, cette spécificité se résume au chémotype 2-Undécanone, une cétone qui caractérise la plupart des espèces du genre *Ruta* et qui les différencie des autres genres ; *Haplophyllum* (chémotype germacrene D), *Citrus* (chémotype limonène) et *Myrtopsis* (chémotype lupéol).

#### 4. Degré d'affinité (PA) entre les taxons

Les investigations ont principalement porté sur l'étude comparative des caractères quantitatifs et qualitatifs des données écologiques, morphologiques, microphytodermiques et phytochimiques de trois espèces du genre *Ruta* (*Ruta chalepensis*, *Ruta angustifolia*, *R. montana*) sous la famille des Rutaceae. En examinant le dendrogramme de l'UPGMA, il est apparu que les trois taxons étudiés pouvaient être réparties en deux groupes en fonction de la présence de différents types de stomates, de molécules phytochimique, de critère écologique et morphologique.

*Ruta chalepensis* est étroitement apparentée à *Ruta angustifolia* par rapport à *R. montana*, mais elle provient d'une branche ancestrale commune. Ces deux taxons partagent un certain nombre de traits morphologiques et phytochimiques (Salvo *et al.*, 2008 ; Salvo *et al.*, 2010). Les deux espèces citées sont caractérisées par des feuilles vertes oblongue, des fleurs bisexuées tétramère ou pentamère disposés en corymbe et par une richesse en cétone. Le fait que ces deux taxons présente une structure homologue c'est-à-dire que *R. angustifolia* ne dérive pas de la branche de *R. chalepensis* mais plutôt d'une branche commune nous permet d'affirmer qu'il s'agit de deux espèces valides et que, malgré leur ressemblance morphologique, il ne faut pas considérer *R. angustifolia* comme une sous-espèce de *R. chalepensis*, ainsi que l'ont prouvé Salvo *et al.*, (2008) contrairement à ce que propose Quezel & Santa (1962).

Cependant, le type stomatique n'est typique pour aucune espèce du genre. Selon Carpenter et Smith (1975), il n'y a pas de relation entre le type des stomates et le mode de croissance des plantes. En classifiant les espèces sur la base de la structure stomatique qui agit comme marqueur taxonomique et systématique (Figure 50, chapitre résultat), les deux espèces appartenant à la région de Tessala se révèlent plus proche par rapport à *R. angustifolia* de la région littorale. Ceci confirme que le complexe stomatique est en étroite relation avec les conditions écologiques de l'habitat de chaque espèce comme nous l'avons discuté dans la partie « étude microphytodermique ».

Toutefois, dans notre cas, la diversité des stomates est très faible et les caractéristiques écologiques et stomatiques peuvent se révéler peu utiles sur le plan taxonomique. Un plus grand nombre d'informations sur le développement et l'ontogénèse de différents types de stomates sera utile pour comprendre la valeur taxonomique et systématique du type stomatique à l'intérieure du complexe d'espèce du genre *Ruta*. Le critère le plus discriminant semble être le critère phytochimique. Ceci reflète l'importance de la chimie des plantes dans le domaine de la botanique systématique. D'après Paris et Delaveau (1965), la chimiotauxonomie permet parfois d'inclure de petites familles, de position systématique incertaine, dans des ordres bien déterminés, alors qu'au niveau du genre, elle apporte des arguments en faveur soit de l'homogénéité des diverses espèces, soit de l'hétérogénéité et de la fragmentation en sous-genre.

Les connaissances actuelles sur les composés secondaires montrent que certaines familles de plantes sont particulièrement riches en substances actives. La collecte des plantes par une approche chimiotauxonomique vise à sélectionner préférentiellement certaines plantes en fonction de la taxonomie. Il est tout de même difficile de juger de l'efficacité de cette méthode : en effet, la découverte d'une molécule active dans une famille ou un genre stimule la recherche sur les plantes proches taxonomiquement, provoquant souvent un effet « boule de neige » dans un genre ou une famille au détriment des autres espèces. Néanmoins, le critère chimique ne prétend pas remplacer les autres caractères morphologiques, anatomiques, cytologiques, génétiques, mais il apporte sa contribution propre et il intervient surtout quand il existe des incertitudes dans la classification botanique.

## 5. De la phytochimie vers l'allélopathie

La majorité des composés organiques volatiles sont classés comme des métabolites secondaires et sont particulièrement impliqués dans les interactions plantes/plantes, plantes/insectes et plantes/environnement. Ils possèdent ainsi un rôle important dans la gestion des systèmes écologiques via l'effet allélopathique qu'ils peuvent avoir. Les molécules en jeu sont principalement des terpènes, alcaloïdes, molécule aromatiques ...), qui sont impliqués dans des interactions interspécifiques et intraspécifiques. Seigler (1996) recense ainsi plus de 20 familles. Parmi celles-ci, les composés phénoliques jouent un rôle essentiel (Inderjit & Keating, 1996). Selon Siqueira *et al.* (1991), ces composés secondaires ont d'abord été caractérisés par leur rôle protecteur contre les bioagresseurs (insecte, bactéries, champignons, algues...), mais ils peuvent également affecter la germination et où la croissance d'autre plante. (Come, 1970 ; Einhellig & Souza, 1992).

Ce travail détermine l'existence d'un phénomène allopathique en conditions expérimentales ; il fournit la preuve que le végétale contient des molécules allélochimiques dont l'action potentielle peut s'exercer en conditions naturelles. En effet, nos résultats ont révélé des effets inhibiteurs sur la germination et la croissance du blé tendre (*Triticum aestivum* L.), plus marqués avec l'huile essentielle de *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* de manière dose dépendante. Les composés de l'huile essentielle de *Ruta montana* semblent être moins réactifs. Néanmoins, leur pouvoir inhibiteur sur la croissance de la racine ne peut être négligé dans la mesure où il révèle des taux supérieurs à 50%. Kruse *et al.* (2000) ont montré que l'effet des substances allélochimiques se manifeste par des variations morphologiques qui sont observées le plus souvent aux premiers stades de développement ; des effets sur l'allongement de la tige et de la racine. Pour chaque espèce allélopathique l'inhibition augmente avec l'augmentation de la concentration de l'huile. L'allélopathie ne se manifeste selon Friedman (1995) que lorsque la quantité critique des composés allélochimiques atteint la plante ou la graine cible. Batish *et al.* (2002), Turk & Tawaha (2003) et Uremis *et al.* (2005), ont montré que l'inhibition augmente avec l'augmentation de la concentration des extraits.

Selon Rice (1984), Les effets positifs des plantes sur d'autres espèces sont notamment considérés comme des effets allélopathiques. La germination est accélérée et le développement de la partie aérienne est plus important. Les composés phytotoxiques agissent par de multiples voies comme l'inhibition de la division et de l'élongation cellulaire et de la synthèse des

protéines, la modification de la perméabilité membranaire et de l'absorption minérale, la modification de la photosynthèse et de la respiration, ou bien encore par des interférences négatives avec les hormones de croissance (Rice, 1984 ; Siqueira *et al.* 1991). Par ailleurs, l'activité de certaines molécules allélopathiques est renforcée par leur synergie (Einhellig & Rasmussen, 1979 ; Rice, 1984, Ben-Hammouda *et al.*, 1995).

Nos résultats corroborent les travaux de la littérature. Ainsi, l'étude portée par De Feo *et al.* (2002) sur l'effet allélopathique de l'huile essentielle de *Ruta graveolens* d'Italie suggère qu'elle possède de puissantes molécules allélochimiques. Le 2-ketones, qui représente le chemotype du taxon, était inactif vis-à-vis de la germination des plantes, tandis que les terpénoïdes, les acides organiques et l'alcool aliphatique 2-Nonanol a montré une activité inhibitrice appréciable en dose dépendante. Ces résultats ne sont pas en accord avec ceux de Rice (1984), qui a rapporté que les cétones aliphatiques ont généralement une bonne activité inhibitrice. De plus, Asplund (1968, 1969) a signalé que les cétones monoterpénique étaient des substances très puissantes, corrélant la toxicité d'autres monoterpénoïdes pour leurs facilité d'être métaboliquement altérée par les cétones.

D'autres composés monoterpéniques (1,8-cinéole et  $\alpha$ -pinène) actifs chez le genre *Ruta* constitue de puissants phytotoxines (De Feo *et al.*, 2002). Ils sont considérés comme des puissants inhibiteurs de l'absorption d'oxygène par les suspensions mitochondriales, résultant probablement de la pénétration progressive du terpène à travers la membrane des mitochondries jusqu'au site d'action (Muller *et al.*, 1969). C'est ainsi qu'on a proposé que les monoterpènes oxygénés puissent être utilisés comme bioherbicides (Kordali *et al.*, 2007). Les terpènes peuvent également influencer les interactions plante-plante (Singh *et al.*, 2006), les associations plantes-microbes/champignons (Bednarek & Osbourn, 2009) et la phénologie d'espèces d'arbres (Becerra, 2007) par des effets allélopathiques souterrains via la translocation des huiles essentielles où elles restent absorbées à fin d'exercer une activité inhibitrice à long terme (Halligan, 1975; Friedman, 1987; Kholi, 1994).

La présence de la xanthotoxine et le Chalepensin dans les huiles volatiles de la Rue leurs confèrent des propriétés allélopathiques considérables (Aliotta *et al.*, 1994, 1996). Ces furanocoumarines peuvent être importantes pour expliquer l'activité allelopathique de l'huile essentielle, dont les composants peuvent probablement être synergiques.

Malgré la toxicité reconnue chez le genre *Ruta* (Majdoub *et al.*, 2014 ; Bouabidi *et al.*, 2015), les fleurs de ces espèces sont visitées par quelques insectes comme certains Hyménoptères dont *Apis mellifera* L., coléoptères dont *Oxythyrea funesta* Poda. et surtout les Lépidoptères dont la chenille de Swallowtail ou de papillon *Papilio machaon* L. qui est lié à ces espèces. Cependant, le méthyl cétone, le 2-tridécanone et le 2-undécanone jouent un rôle clé dans les interactions biologiques antixénotiques en provoquant la mortalité de certains insectes principalement les larves de *Helicoverpa zea* (L.), *Manduca sexta* (L.) *Keiferia lycopersicella* (Walshingham), *spodoptera exigua* (Hubner) qui attaquent respectivement les épis de maïs, les cultures de solanacées (tomate, pomme de terre, ...) et les plantations de coton (Lin *et al.*, 1987), ainsi que les adultes de *Tribolium castaneum* (Herbst) un ravageur des cultures céréalières (Majdoub *et al.*, 2014). Dans la plupart des insectes lépidoptères, la résistance est exprimée comme une mortalité accrue au cours des phases larvaires secondaires. (Michael Smith, 1985). L'incorporation de ces substances allélopathiques dans la gestion de l'agriculture peut diminuer la détérioration de l'environnement en limitant l'usage d'herbicides, de fongicides et d'insecticides.

Même si cette étude préliminaire *in vitro* a montré la contribution de l'huile essentielle des espèces de genre *Ruta* à la potentialité allélopathique, les mécanismes d'action des molécules phytotoxiques sur les plantes cibles sont loin d'être totalement élucidés : tout au plus sait-on que de multiples voies métaboliques peuvent être affectées, parfois simultanément (Doré *et al.*, 2004). Quant aux relations entre la nature des molécules présentes, leurs quantités bio-disponibles dans le milieu d'une part, et l'intensité des dégâts d'autre part, elles sont encore très peu étudiées, même si on sait que, d'une manière générale, l'intensité des effets est renforcée par les fortes concentrations dans le milieu (Waller *et al.*, 1993).

## *Conclusion et perspectives*

---

En épilogue de ces travaux de recherche qui s'inscrivent dans le cadre de l'étude des caractères écologiques, microphytodérmiques et phytochimiques des espèces du genre *Ruta* à savoir *Ruta chalepensis*, *Ruta angustifolia* et *Ruta montana*, nous avons réalisé un suivi saisonnier afin de mieux comprendre le comportement de ces taxons vis-à-vis de leur environnement, déterminé par un bioclimat semi-aride méditerranéen. Par la suite, une étude s'est inscrite dans le cadre de l'évaluation du potentiel allélopathique des composés volatils accumulés dans les espèces du genre *Ruta*.

En étudiant l'autoécologie de ces espèces, nous avons ainsi confirmé l'existence d'une hétérogénéité entre les deux sites Tessala et Béni Saf, qui ont engendrés des milieux très riches au plan de la phytodiversité. Mais elle a permis également de mettre l'accent sur l'impact de l'homme et de son troupeau. Les conséquences peuvent être multiples. Dès que les conditions de milieu sont modifiées, les groupements végétaux peuvent de ce fait être rapidement remplacés par d'autres groupements plus compétitifs. La caractérisation de l'habitat des espèces du genre *Ruta* laisse apparaître d'une part que ces espèces sont associées principalement à des garrigues à *Chamaerops humilis* et à *Calycotome intermedia* et d'autre part, suivant l'indice de spécialisation elles présentent une plasticité écologique importante. Néanmoins, *Ruta montana* se rencontre souvent en dehors des formations végétales denses, à exposition sud et un taux d'hygrométrie ne dépassant pas 35 % contrairement à *Ruta chalepensis* et *Ruta angustifolia* qui sollicitent de l'humidité pour leur développement avec une importante hygrométrie et une exposition est/nord-ouest. L'évolution naturelle de l'habitat relatif aux espèces du genre *Ruta*, tend à partir des zones rocheuses vers la création et l'épaississement d'un sol favorable à l'installation d'espèces pérennes. Cet habitat réunit de nombreux groupements de matorrals arides sur substrats pauvres, souvent calcaires et ou sablonneux. Son recouvrement est plus ou moins discontinu ; il endure les pratiques pastorales à longueur d'année et inclut des espèces pérennes et des espèces annuelles.

Les principales menaces qui pèsent sur ce type de formations sont les incendies et le surpâturage et sont souvent responsables de la régression des aires de répartition des espèces, ainsi que de l'érosion des sols superficiels. En effet, plus un système est influencé par l'action anthropique, plus la thérophytie y prend de l'importance. C'est le cas de cette étude où la dominance des thérophytes traduit le degré de dégradation d'origine anthropozoogène que subit ce massif principalement au niveau de la zone de Tessala. Il est donc nécessaire, devant les

effets conjugués de la pression anthropozoogène et du climat, que l'ensemble de ces structures végétales bénéficient de mesures imminentes de protection et de sauvegarde, afin de garantir la pérennité et la stabilité de ces habitats. Dans le cas contraire, on assistera à la disparition lentement et sûrement des espèces du matorral, y compris les espèces du genre *Ruta*.

Les traits microphytodérmiques caractérisant les échantillons foliaires des trois espèces du genre *Ruta* manifestent une diversité dans le mode de distribution des stomates sur les deux faces foliaires. Ces taxons étudiés portent souvent des feuilles amphistomatiques. *R. chalepensis* représente un complexe stomatique plus diversifié par rapport aux deux autres espèces. Elle est qualifiée cependant, d'espèce polytypique. Le type tétracytique et anomocytique sont les plus répondus chez les taxons étudiés à côté du type actinocytique, cyclocytique et anisocytique. Toutefois, des différences significatives dans les paramètres dimensionnels entre les espèces ont été discernées. La taille des stomates ainsi que l'indice stomatique chez *R. chalepensis* et *R. angustifolia* sont beaucoup plus élevés au printemps et en été. Par contre, cette variabilité saisonnière n'a aucune influence sur les caractères stomatiques dimensionnels chez *R. montana*. Nous notons également que la distribution des stomates sur la face abaxiale était plus élevée que sur la face adaxiale. Par contre, *R. montana* présente une distribution isoamphystomatique (les stomates sont en nombre plus ou moins égal sur les deux faces foliaires).

Les espèces du genre *Ruta* se distinguent principalement par leur système excréteur représenté par des cavités sécrétrices qui se développent par un processus schizolysigène. En général, il n'y a pas de relation entre la taille des cellules sécrétrices et la variabilité climatique saisonnière. En revanche, la densité de ces cavités sécrétrices est significativement plus élevée au printemps et en été. *R. angustifolia* de la région littorale possède le plus grand nombre de poches sécrétrices par rapport aux autres taxons (*R. chalepensis* et *R. montana*) de la région de Tessala. Ces différences peuvent être attribuées aux conditions environnementales du milieu, aux changements des températures et d'humidité à travers les saisons mais aussi au génotype de chaque taxon.

Ces structures cellulaires sont le lieu de production, de synthèse et d'émission de composés organiques volatiles. Afin de caractériser la diversité de ces composés accumulés dans les feuilles des espèces du genre *Ruta*, une analyse phytochimique a été effectuée par

GC/MS. Cette étude a été complétée par un suivi de l'accumulation temporelle des composés volatiles au cours des saisons.

Pour ces échantillons, nous avons constaté une variabilité chimique extensive des constituants de l'huile essentielle, notamment par la présence, à la fois des HE dominées par la cétone 2-undécanone, mais également d'une HE riche en Pregeijerene (*R. chalepensis*) et en (E)-Caryophyllène (*R. montana*). Ces HE sont caractérisées aussi par une importante présence de 2-Méthyl octyl acetate et de 2-nonanol. Ainsi, les HE que nous avons extraites à partir des populations sauvages des espèces de *Ruta* font preuve d'une grande diversité qualitative et quantitative dans la composition qui affecte des constituants majeurs et mineurs. Ce travail montre que les feuilles sont capable d'accumuler des composés organiques différents suivant un gradient écologique et spatiotemporel. Néanmoins, malgré la présence d'un polymorphisme chimique au sein de ce genre influencé par l'environnement et la phénologie de chaque espèce, cette variabilité semble avoir une origine génétique due au chemotype 2-undécanone ce qui leur attribue une valeur taxonomique réfléchie. Les connaissances acquises sur leur composition élargissent d'avantage les connaissances actuelles sur la gamme de diversité des composés organiques volatils chez ces espèces. Avec ses grandes biodiversités chimiques, nous confirmons que le genre *Ruta* est une très bonne source de matériel végétal pour une large gamme de molécules bioactives. C'est ce qui a été dévoilé dans un autre volet correspondant au potentiel allélopathique des huiles essentielles de ces espèces, où un test préliminaire *in vitro* sur les graines de *Triticum aestivum* L. a révélé des effets inhibiteurs sur la germination et la croissance de cette dernière de manière dose dépendante. Les effets allélopathiques peuvent présenter un intérêt considérable pour le contrôle des mauvaises herbes dans les cultures. Ces composés allélochimiques qui sont continuellement libérés dans le sol peuvent remplacer les produits phytosanitaires néfastes pour l'environnement.

D'après cette étude nous avons pu démontrer la valeur taxonomique et systématique que portent à la fois les caractères écologiques, microphytodermiques et phytomichiques. Elle ouvrira le terrain à tout travail sur le genre *Ruta* vers d'autres disciplines. De ce fait, une prospection des traits microphytodermiques des autres espèces du genre *Ruta* à travers la Méditerranée s'imposera dans le but de se prononcer sur une clef de classification propre à ces entités taxonomiques sur la base de traits micromorphologiques.

De même, nos perspectives visent à une meilleure identification des composés organiques présents dans les huiles essentielles des espèces du genre mis en question par le biais d'une étude phénologique visant les autres organes de la plante à savoir, la fleur et le fruit. Sachant que ces composés volatiles sont synthétisés dans des glandes sécrétrices il faut donc émettre l'hypothèse qu'une même glande sécrétrice est capable de produire des composés différents ou qu'il existe une mise en place continue de glandes au cours du développement de la plante et que celles-ci synthétisent des composés différents. Si la première hypothèse sera vérifiée, cela constituerait un résultat original car il n'existe à ce jour aucun exemple de glandes sécrétrices où l'expression de différents composés se succèdent dans le temps.

Ces molécules allélochimiques ont fait preuve de leur pouvoir inhibiteur, or ces bio-essais ne représentent pas la réalité écologique car une simple boîte de pétrie ne peut remplacer le sol. Ce sol est important et a beaucoup d'influence d'où l'intérêt de reproduire cette expérience en appliquant ces huiles à la surface ou les incorporée au sol. En parallèle les mécanismes de ce phénomène allélopathique ne sont pas encore élucidés. Pour des études complémentaires, des questions peuvent être posés sur l'action synergique des substances volatiles et des composés actifs solubles dans l'eau, sur l'efficacité de ces huiles essentielles et des composés allelochimiques dans le sol, sur leurs relations avec les minéraux ainsi que leurs effets sur les microorganismes du sol. Une étude plus poussée s'imposera sur chaque constituant afin de mieux cibler la ou les molécules dites « allélochimiques » responsables de répression de la germination et de la croissance des plantes.

Le pouvoir de ces odeurs vaut aussi entre une plante et son environnement, et entre une plante et un insecte. Notre curiosité nous pousse à décrypter le langage de la nature via ces espèces ce qui ouvrira la porte vers une nouvelle science dite « l'écologie chimique », une science qui s'intéresse aux messages chimiques qui régissent les relations entre les individus d'une ou de plusieurs espèces, animales ou végétales et leurs environnements chimiques.

# *Références bibliographiques*

---

## -A-

- Abadie J. C. 2008. La nature ordinaire face aux pressions humaines : le cas des plantes communes Méthodes de suivis et évaluation de l'impact des activités humaines. Thèse doct. Museum National d'Histoire Naturelle Paris. 216p.
- Adams R.P. 2007. Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectroscopy. 4th. Ed. Allured Publ. Corp., Carol Stream, Illinois USA. 407p.
- Adzet, T., Granger, R. 1977. Le polymorphisme chimique dans le genre *Thymus* : sa signification taxonomique. *Biochem. Syst. Ecol.* 5: 269-272.
- AFNOR. 1989. Recueil de Normes Françaises, «huiles essentielles », 3<sup>ème</sup> édition, Paris, 609p.
- Aharoni, A., Giri A. P. 2004. Gain and Loss of Fruit Flavor Compounds Produced by Wild and Cultivated Strawberry Species. *Plant Cell*, 16 (11): 3110-3131.
- Aidoud A. 2000. Fonctionnement des écosystèmes méditerranéens. Conférences3. Lab. Écologie Végétale, Univ. Rennes 1.50p.
- Akyol Y, Alçitepe E, Özdemir C. 2012. The morphological, anatomical and palynological properties of endemic *Haplophyllum megalanthum* Bornm. (Rutaceae). *Pakistan Journal of Botany*, 44 (3):1121–1126.
- Alcaraz C. 1982. La végétation de l'Ouest algérien. Thèse de doctorat de l'université de Perpignan. 415p.
- Alcaraz C. 1991. Contribution à l'étude des groupements à *Quercus ilex* sur terra rossa des Monts du Tessala (Ouest algérien). *ecologia mediterranea*, 18: 1-10.
- Altaf A. Dast T., Bokhari Z., Saeed A., Akhtar M. 2003. Epidermal Morphology. *As.J. Plant. Sc.* (1): 42 - 47.
- A.N.A.T. 1994 : Plan directeur d'aménagement et urbanisme. P.D.A.U. du groupement des communes Beni Saf, Sidi Safi, Emir Abdel Kader. A.N.A.T. Wilaya Ain Temouchent. 152 p.
- Angioni, A., Barra A. 2006. Chemical Composition, Seasonal Variability, and Antifungal Activity of *Lavandula stoechas* ssp. *stoechas* Essential Oils from Stem/Leaves and Flowers. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 54 (12): 4364-4370.
- Anjum P., Rubina A., Rabab F. 2007. Stomatal types of some dicots within flora of Karachi, Pakistan. *Rev. Pakistan Journal of Biological Sciences*, 39 (4) : 1017- 1023.
- Antunes T. 1982. Ultrastructure of secretory leaf glands of *Ruta chalepensis* L. *Bulletin de la Société botanique de France*, 129 (1): 79–82.
- Arigoni, D., S. Sagner, C. Latzel, W. Eisenreich, A. Bacher and Meinhart H. Zenk. 1997. Terpenoid biosynthesis from 1-deoxy-d-xylulose in higher plants by intramolecular skeletal rearrangement. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(20): 10600-10605.
- Ascensao, L. & M. Pais S. S. 1987. Glandular trichomes of *Artemisia campestris* (ssp. *maritima*) ontogeny and histochemistry of the secretory product. *Bot. Gaz.*, 148 (2) : 221-227.
- Atti-Santos, A. C., Pansera, M. R. 2004. Seasonal variation of essential oil yield and composition of *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae) from South Brazil. *Journal of Essential Oil Research*, 16 (4) : 294-295.
- Aubert B & De Parcevaux S. 1969. Résistance à la diffusion gazeuse au niveau de l'épiderme foliaire de quelques plantes fruitières tropicales et subtropicales. *Fruits*, 24 (4) : 17-190
- Aubert B. 1968. Etude préliminaire des phénomènes de transpiration chez le bananier. Application à la détermination des besoins en irrigation dans les bananeraies d'Equateur (1re partie). *Fruit*, 23 (7) : 357-381.

## -B-

- Bachelot C., Blaise A., Corbel T., et Le Guernic A. 2005. Les huiles essentielles. Licence en BIOLOGIE, U.C.O Bretagne Nord, 27 p.
- Bachir Bouiadjra S. E., El Zerey W. et Benabdeli K. 2011. Étude diachronique des changements du couvert végétal dans un écosystème montagneux par télédétection spatiale : cas des monts du Tessala (Algérie occidentale). *J. Physio-Géo*, 5 : 211-225.

- Bagchi GD, Dwivedi PD, Singh A, Haider F, Naqvi A. 2003. Variations in essential oil constituents at different growth stages of *Ruta chalepensis* on cultivation at North Indian Plains. *J Essent Oil Res.* 15:263–264.
- Baldwin, I. T., R. Halitschke. 2006. Volatile Signaling in Plant-Plant Interactions: "Talking Trees" in the Genomics Era. *Science*, 311(5762) : 812-815.
- Ballaré C.L., P. W. Barnes and S. D. Flint. 1995. Inhibition of hypocotyls elongation by ultraviolet-B radiation in de-etiolating tomato seedlings, I. the photoreceptor. *Physiology Plante*, 93: 584-592.
- Balmford, A., Bennun, L., ten Brink, B., Cooper, D., Côté, I.M., Crane, P. 2005. The Convention on Biological Diversity's 2010 Target. *Science*, 307: 212 -213.
- Balz R. 1986. Les huiles essentielles et comment les utiliser. Ed. Rodolphe BALZ, 152 p.
- Bani-Aameur F, Zahidi A. 2005. Variability of leaf stomatal density of adult trees of *Argania spinosa* (L.) Skeels in the field. *Acta. Bot. Gallica.* 152(3): 281-288.
- Batish, D. R., H. P. Singh, R. K. Kohli, D. B. Saxena and S. Kaur. 2002. Allelopathic effects of parthenin against two weedy species, *Avena fatua* and *Bidens pilosa*. *Environmental and experimental botany*, 47(2): 149-155.
- Baudoux D. 2001. Pharmacien aromathologue Les cahiers pratiques d'aromathérapie selon l'école française, Vol 1 : Pédiatrie, Collection « l'aromathérapie professionnellement ». Edition AMARYS, Belgique.
- Bayer E., Buttler K.P., Finkenzeller X., Grau J., 2005. Guide de la flore méditerranéenne. De la chaux et Niestlé, Paris, 287 p.
- Baziramakenga R., Leroux G. D., Simard R.R. et Nadeau P. 1997. Allelopathic effect of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedling. *Can. J. Bot.* 75: 445-450.
- Becagrom. 2008. Etude relative à la délimitation et la caractérisation des zones de montagne : Massif montagneux de Trara, Sebaa Chioukh, Berkéche et Tessala. (Wilaya de Tlemcen, Ain Témouchent et Sidi Bel Abbés). Prospective de l'état des lieux. Phase II. 144p.
- Bednarek P. & Osbourn A. 2009. Plant–microbe interactions: chemical diversity in plant defense. *Science*, 324: 746-748
- Bégué A., Hanan N.P., Prince S.D., Roujean J. L. 1994. Shortwave radiation budget of Sahelian vegetation during Hapex-Sahel - 2. Radiative transfer models. Soumis à *Agric. For. Meteorol.*
- Benabdelkader T. 2012. Biodiversité, Bioactivité et Biosynthèse des Composés Terpéniques Volatils des Lavandes Ailées, *Lavandula stoechas* Sensu Lato, un Complexe d'Espèces Méditerranéennes d'Intérêt Pharmacologique, thèse de doctorat.
- Ben Bnina E, Hammami S, Daamii-Remadi M, Ben Jannet H, Mighri Z. 2010. Chemical composition and antimicrobial effects of Tunisian *Ruta chalepensis* L. Essential oils. *Journal de la société chimique de Tunisie*, 12:1–9.
- Ben-Hammouda M, Kremer RJ, Monor HC, Sarwar M. 1995. A chemical basis for differential allelopathic potential of sorghum hybrids on wheat. *J Chem Eco.* 21: 775-86.
- Bennaoum Z. 2011. *Ruta chalepensis* L. et *Ruta montana* (Clus.) L. dans les monts de Tessala : Ecologie et mise en évidence du pouvoir antifongique de leurs produits naturels, mémoire de magister.
- Bennici A, Tani C. 2004. Anatomical and ultrastructural study of the secretory cavity development of *Citrus sinensis* and *Citrus limon*: Evaluation of schizolysigenous ontogeny. *Flora Journal*, 199:464–475.
- Benzecri J. P. 1973. L'analyse des données. Tome II : L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.
- Bercu R, Bavaru A, Cotovitchi R, Broască L. 2011. Comparative structural aspects of the blade in some *Citrus* L. Species. *Annals of the Romanian Society for Cell Biology*, 16(1): 371–377.
- Berger D., Altmann T. 2000. A subtilizing-like serine protease involved in the regulation of stomatal density and distribution in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.* 14(9): 1119-31.
- Bewley, D. & Black, M. 1985. Seeds. *Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.
- Biologie végétale de Dijon <http://serres.u-bourgogne.fr/>. Botanische Wandtafel von L. Kny consulté le 21/08/2016.

- Blanco, J.A. 2007. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. *Ecological Modelling*, 209: 65-77.
- Blum U. 2005. Relationships between phenolic acid concentrations, transpiration, water utilization, leaf area expansion, and uptake of phenolic acids: nutrient culture studies. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 1907-1932.
- Bock B. 2009. Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France ; *Ruta chalepensis* L. *Tela Botanica BDNFF*, 4 (02): 1/2.
- Bohlmann J, Martin D, et al. 2000. Terpenoid secondary metabolism in *Arabidopsis thaliana*: cDNA cloning, characterization, and functional expression of a myrcene/(E)- $\beta$ -ocimene synthase. *Arch Biochem Biophys*. 375(2):261-269.
- Bonesi, L. & Macdonald, D.W. 2004. Differential habitat use promotes sustainable coexistence between the specialist otter and the generalist mink. *OIKOS*, 106: 509-519.
- Bonnier G. 1990. La grande flore de Gaston Bonnier. Tome III. Belin, Paris, France; 1990.
- Bouabidi W, Hanana M, Gargouri S, Amri I, Fezzani T, Ksontini M. 2015. Chemical composition, phytotoxic and antifungal properties of *Ruta chalepensis* L. essential oils. *Nat Prod Res*. 29(9):864-868.
- Bouazza M., Mahboubi A., Loisel R. & Benabadji N. 2001. Bilan de la flore de la région de Tlemcen (Oranie – Algérie). *Forêt méditerranéenne*, 22(2) : 130-136.
- Boulangeat I. 2012. Vulnérabilité des écosystèmes montagnards aux changements globaux par une modélisation spatialement explicite - implications pour la conservation. Thèse doct. Université de Grenoble. 261p.
- Bouxin, G. 1983. Multi-scaled pattern analysis: an example with savanna vegetation and a proposal for a sampling design. *Vegetatio*, 52: 161-169.
- Bouxin G., 2017. Analyse statistique des données de végétation : le fichier Crupet [en ligne], disponible sur <http://guy-bouxin.e-monsite.com/> [consulté le 6 juin 2017].
- Braun-Blanquet J. 1915. La végétation des Cévennes méridionales, thèse de doctorat in Jean-Michel Noël Walter. 2006. MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION, Institut de Botanique – Faculté des Sciences de la Vie – Université Louis Pasteur
- Brown JH. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat.*, 124:255-279.
- Brown, J. T., P. K. Hegarty and Barry V. Charlwood. 1987. The toxicity of monoterpenes to plant cell cultures. *Plant Science*, 48 (3): 195-201.
- Bruneton J. 1993. Pharmacognosie, Phytochimie, Plantes Médicinales, Tec & Doc. Lavoisier, Paris, 2ème édition, 915 p.
- Buckland, S.T., Magurran, A.E., Green, R.E. & Fewster, R.M. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 243-254.

## -C-

- Callow J. A., Hallahan D. L. Gray J. C. 2000. *Plant Trichomes*. Ed. Elsevier, 311p.
- Camargo M. A. B., Marenco R. A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta amaz.* 41 (2): 205- 212
- Camefort H. 1977. Morphologie des végétaux vasculaire. 2eme édition. Doin-Paris Bp 60.
- Camefort, H. 1996. Morphologie des végétaux vasculaire, cytologie, anatomie, adaptation. Doin éditeurs.
- Camron H. J. et Julian J. R. 1980. Inhibition of protein synthesis in lettuce (*Lactuca sativa* cultivar Black Seed Simpson) by allelopathic compounds. *J. Chem. Ecol.* 6: 989-996.
- Carpenter SB, Smith ND. 1975. Stomatal distribution and size in southern Appalachian hard woods. *Canadian Journal of Botany*, 53: 1153- 1156.
- Carpenter KJ. 2005. Stomatal architecture and evolution in basal angiosperms. *American Journal of Botany*, 92(10): 1595-1615.

- Cavaleiro, C., Rezzi, S. et al. 2001. Intraspecific chemical variability of the leaf essential oil of *Juniperus phoenicea* var. *turbinata* from Portugal. *Biochem. Syst. Ecol.*, 29: 1175-1183.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12: 693-715.
- Chapin F. S. & Körner, Ch. 1994. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. *Ecology and Evolution*, 9: 45-47.
- Chapin, F.S.I., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Chase M. W., Morton C.M. & Kallunki J. A. 1999. Phylogenetic relationships of Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies using evidence from rbcL and atpB sequence variation. 1999 *Am. J. Bot.* Vol. 86: 1191 – 1199.
- Chase W. Maarten James W. Byng, Mark J. M. Christenhusz, Michael F. Fay, Walter S. Judd, David J. Mabberley, Alexander N. Sennikov, Douglas E. Soltis, Pamela S. Soltis and Peter F. Stevens. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1–20.
- Chatin J. 1875. Etudes histologiques et histogéniques sur les glandes foliaires intérieures et quelques productions analogues. *Annales des sciences naturelle*, 6ième série, Tome II. Imprimerie Martinet Paris.
- Chen J., Sun H., Yang Y. 2008. Comparative morphology of leaf epidermis of *Salix* (Salicaceae) with special emphasis on sections Lindleyanae and Retusae. *Bot. J. Linnean Soci.* 157 : 311-322
- Chen, F., D.-K. Ro, et al. 2004. Characterization of a Root-Specific Arabidopsis Terpene Synthase Responsible for the Formation of the Volatile Monoterpene 1,8-Cineole." *Plant Physiology*, 135(4) : 1956-1966.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366
- Chiapusio G., Gallet C., Dobremez J. F et Pellissier F. 2002. Composées allélopathiques : herbicides de demain. In Regnault-Roger C., Philogène B.J. Ret Vincent C. Biopesticides d'origines végétales. Ed. Lavoisier. Paris.
- Choi J. S. et Kim E. S. 2013. Structural features of glandular and no-glandular trichomes in three species of *Mentha*. *Applied microscopy*, 43 (2): 47-53.
- Clavel J., Julliard R. and V. Devictor. 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* 2: 222-228.
- Clevenger J.F. 1928. Apparatus for volatile oil determination, description of new type, *American Perfumer & Essential Oil Review*, 23: 467-503.
- Cohen, M.J., Carstenn, S. & Lane, C.R. 2004. Floristic quality indices for biotic assessment of depressional marsh condition in Florida. *Ecological Applications*, 14: 784-794
- Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52: 567-576.
- Come D. 1970. Les obstacles de la germination, Ed. Masson, Paris, 108p.
- Comstock, J. P. & Mencuccini M. 1998. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub. *Plant, Cell & Environment*, 21: 1029–1038.
- Connolly, J. D. and R. A. Hill 1991. Dictionnaire of terpenoids. London, Chapman and Hall.
- Corcuera, L. J. 1993. Biochemical basis for the resistance of barley to aphids. *Phytochemistry*, 33: 741-747.
- Corson F. 2008. Quelques aspects physiques du développement végétal. Thèse de doctorat de l'université Pierre et Marie Curie. Paris. 146p.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Cronquist A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Second Edition. Ed. Bronx, NY: The New York Botanical Garden. 555p.
- Cronquist, A. 1993. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, New York, USA.

- Croteau, R. & Felton M. 1981. Relationship of Camphor Biosynthesis to Leaf Development in Sage (*Salvia officinalis*). *Plant Physiology*, 67(4): 820-824.
- Croteau R. 1986. Biochemistry of Monoterpenes and Sesquiterpenes of the Essentials Oils Herbs, Spices and médicinal plants. *Recent Avances in botany, horticulture and pharmacology*, 1: 81-133.
- Curado, M. A., Oliveira, C. B. A., et al. 2006. Environmental factors influence on chemical polymorphism of the essential oils of *Lychnophora ericoides*. *Phytochemistry*, 67 : 2363-2369.
- Cutter, E. G. 1978. *Plant Anatomy Part I*. London: Edward Arnold.



- D'Andrea M. 1982. Le piante officinali del parco Nazionale d'Abruzzo e gli usi popolari di esse nell'Alta Valle del Sangro. *Rivista Abruzzese*, 3:157-176.
- Da Silva, M.F., Gottlieb, O.R., Ehrendorfer, F. 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family. *Plant Syst. Evol.* 161: 97-134.
- Dahlgren, G. 1989. The last Dahlgrenogram system of classification of the dicotyledons. In K. Tan, R. R Mill, and T. S. Elias [eds.], *Plant taxonomy, phytogeography, and related subjects*, Edinburgh University Press, Edinburgh, UK, pp. 249 - 260.
- Dajoz R. 2006. *Précis d'écologie*. 8ème édition. Ed. Dunod, Paris. 551p.
- Dalin P., Agren J., Bjorkman C., Huttunen P. and Krkainen K. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. A. schaller (ed.), *induced plant resistance to herbivory*, Springer science+ Business Media B.V. 17p.
- Dallaoui. 1952. *Géologie des monts du Tessala*. Ed. Seds. Paris. 385p.
- Das Gracas MF, Da Silva F, Gottlieb ORF, Ehrendorfer F. 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: Suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family. *Journal of Systematics and Evolution*, 16197-134.
- Daunay M.C., Schoch P.G. Et Malet P. 1986. Fréquences stomatiques de l'aubergine (*Solanum melongena* L.) et relations avec le développement racinaire. *Agronomie*, 6 (6) : 523-528.
- Davis E.F. 1928. The toxic principle of Juglans nigraas identified with synthetic juglone and its toxic effect on stomata and alfalfa plants. *American Journal of Botany*, 15: 620.
- De Feo V, De Simone F, Senatore F. 2002. Potential allelochemicals from the essential oil of *Ruta graveolens*. *Phytochemistry*, 61:573-578.
- De Martonne E. 1926. Une nouvelle fonction climatologique : L'indice d'aridité. *La météo.* 449- 459.
- Debrach J. 1953. Notes sur les climats du Maroc occidental, Maroc méridional, 3234 : 1122-1134.
- Denden M., Lemeur R. 2000. Modelling stomatal resistance relative to stomata morphological and anatomical features sunlight and water potential. *Sc. Chan. Pl. Sea.* (1): 29 -36.
- Derbesy M. 1997. Reproductibilité des extraits naturels industriels. *Palums Actualités Cosmétiques*, 132 : 57-59.
- Derwich H, Benziane Z, Boukir A. 2010. GC/MS analysis and antibacterial activity of the essential oil of *Mentha Pulegium* grown in Morocco. *R JABS.* 6:191-198.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13: 1030-1040.
- Deysson G. 1978. Organisation et classification des plantes vasculaires. Tomes II, (en deux parties), Soc. d'édi. et d'Ens. Sup., Paris, 385 et 540 p.
- Dhalel DA, Markandeya SK, Niturkar YD. 2010. Standardization of homoeopathic drug *Ruta graveolens* L. *Journal of Phytology*, 2 (3): 01-07.
- Dilcher, D L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot Rev*, 40:1-157.
- Dobignard A. & Chatelain C. 2011. Index synonymique et bibliographique de la flore d'Afrique du Nord. Volume 3 : Dicotyledoneae, Balsaminaceae à Euphorbiaceae, Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève, Genève, 455 p.
- Dolédec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81: 2914-2927.

- Doré T, Sène M., Pellissier F, Gallet C. 2004. Approche agronomique de l'allélopathie. Cahiers Agricultures, 13 : 249-56
- Dos S. Guerra M. 1987. Characterization of different types of condensed chromatin in *Costus* (Zingiberaceae). Journal of Plant Systematics and Evolution, 158: 107–115.
- Duarte AM, de Jong ER, Koehorst RB, Hemminga MA. 2010. Conformational studies of peptides representing a segment of TM7 from H<sup>+</sup>-VO-ATPase in SDS micelles. European Biophysics Journal, 39(4):639–646.
- Dudareva, N., F. Negre et al. 2006. Plant Volatiles : Recent Advances and Future Perspectives. Critical Reviews in Plant Sciences, 25 (5) : 417-440.
- Dufour RL. 1887. Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Paris, Masson. 413p.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr, 67: 345-366.
- Duke AJ, Duke PAK, Duceille JL. 2008. DUKE'S HANDBOOK of Medicinal Plants of the Bible. CRC PRESS; 528p.
- Dumont J. 2013. Rôle de la régulation stomatique et de la capacité de détoxification foliaire dans l'estimation d'un seuil de risque à l'ozone pour la végétation. Thèse de doctorat à l'université de Lorraine, Nancy. 291p.
- Duraffourd C. Et Lapraz J.-C. 2002. Traité de phytothérapie clinique. Ed Maloine, Paris.
- Durietz E. 1920. Zur methodologischen grundlage der modern pflanzengeniologie. Upsala. 252p.
- Dusotoit-Coucaud A. 2009. Caractérisations physiologique et moléculaire des transporteurs de sucres et de polyols des cellules laticifères chez *Hevea brasiliensis*, en relation avec la production de latex. Thèse de doctorat de l'Université Blaise Pascal. 346p.
- Dutilly-Diane C., Acherkouk M., Bechchari A., Bouayad A., El Koudrim M. & Maatougui A. 2007. Dominance communautaire dans l'exploitation des espaces pastoraux : impacts sur les modes de vie et implications pour la gestion des pâturages du Maroc oriental. Cahiers Agricultures, 16(4): 338-346.

## -E-

- Einhellig FA, Rasmussen JA. 1979. Effects of three phenolic acids on chlorophyll content and growth of soybean and grain sorghum seedlings. J Chem Eco. 5 : 815-24.
- Einhellig F. A. et Schon M. K. 1982. Noncompetitive effects of *kochia scoparia* on grain Sorghum and soybeans. Can. J. Bot. 60: 2923-2930.
- Einhellig FA, Souza IF. 1992. Phytotoxicity of sorgoleone found in grain sorghum root extrudates. J Chem Eco. 18: 1-11.
- Einhellig F. A., Rasmussen J. A., Hejl A. Met Souza I. F. 1993. Effects of root exsudates Sorgoleone on photosynthesis. J. Chem. Ecol. 19: 369-375.
- El-Hela A, Abdullah A. 2010. Chemical composition and biological activities of essential oil of *Salvia acetabulosa* L. grown in Egypt. J A S R. 6:690–695.
- Emberger L. 1952. Sur le quotient pluviothermique. C. R. Acad. Sc., 234 : 2508-2510.
- Emberger L. 1954. Une classification biogéographique des climats. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Univ. Montpellier. Série de Botanique, 7: 3- 43.
- Engler, A. 1896. Rutaceae. Die natürlichen Pflanzen familien, 3(4) : 95 – 201.
- Engler, A. 1931. Rutaceae. Die natürlichen Pflanzen familien, 2 (19) : 187 – 359.
- Ennajdaoui H. 2009. Analyse fonctionnelle du promoteur de la cembre-triène-ol-synthase spécifique des trichomes de *Nicotiana sylvestris*. Thèse de doctorat à Université Joseph Fourier Grenoble. 139 p.
- Entling, W., Schmidt, M.H., Bacher, S., Brandl, R. & Nentwig, W. 2007. Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. Global Ecology and Biogeography, 16: 440-448.
- Esau K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons: Inc., NY.
- Evert R.F., Wiley J. and Son. 2006. Esau's Plant anatomy: meristems, cells and tissues of the plant body, their structure, function and development. 3<sup>rd</sup> Edition Wiley. 664p.

## -F-

- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist*, 108 (3): 229-257.
- Faria MT, Costa, DP, Vilela EC, Ribeiro DG, Ferreira HD, Santos SC, Seraphin JC, Ferri PH 2012. Chemotaxonomic markers in essential oils of *Hypenia* (Mart. ex Benth.) R. Harley. *J Braz Chem Soc.* 23 (10):1844–1852.
- Farooq, M., Jabran, K., Cheema Z.A., Wahid, A., Siddique, K. 2011. The role of allelopathy in agricultural pest management. *Pest Manag Sci.* 67: 493-506.
- Feinsinger, P., Spears, E.E. & Poole, R.W. 1981. A Simple Measure of Niche Breadth. *Ecology*, 62: 27-32.
- Felidj M. 2011. Contribution à l'étude des plantes aromatiques et médicinales du parc national de Tlemcen ; taxonomie, écologie et caractéristiques chimiques. Thèse de doctorat de l'université Abou- Bekr Belkaid, Tlemcen.
- Ferhat M, Kabouche A, Kabouche Z. 2014. Comparative compositions of essentials oils of three *Ruta* species growing on different soils. *Journal of Materials and Environmental Science*, 5 (3):735–738.
- Figueiredo, A. C., Barroso, J. G. 1997. Physiological aspects of essential oil production. In Benabdelkader T. biodiversité, bioactivité et biosynthèse des composés terpéniques volatils des Lavandes Ailées *Lavandula stoechas* Sensu Lato, un complexe d'espèces méditerranéennes d'intérêts pharmacologiques. Thèse de doctorat de l'université Jean Monnet-Saint Etienne. 280p.
- Fischer RA. 1968. Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. *Science* 160: 784-785.
- Fish, F., Waterman, P.G. 1973. The chemosystematics of the *Zanthoxylum/Fagara* complex. *Taxon*, 22: 177-203.
- Flahault Ch. 1897. La Distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française, Paris, in Gaussen Henri. 1939. Une œuvre posthume de Ch. Flahault. *Annales de Géographie.* 48 (273) : 288-290.
- Flahaut Ch. & Schröter C. 1910. phygeographycal nomenclature. Reports and propositions (3rd International congress of Botany), Zurich.
- Florine R. 1933. Studien Uber die cyacadales des mesozoikums. *Svenska K Vetensk Akad Handl*, 12:134.
- Franchomme P. Et Penoel D. 1990. L'aromathérapie exactement, encyclopédie de l'utilisation thérapeutique des huiles essentielles. Ed Jollois, Limoges.
- Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M. & Peet, R.K. 2007. Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology*, 95: 707-722.
- Friedman J. 1987. Allelopathy in desert ecosystems In: Waller G R Ed. Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry. A. C. S. Symposium
- Friedman, J. 1995. Allelopathy, Autotoxicity, and germination. In Seed development and germination. CRC Press, Florida. pp. 629-643.
- Fryns-Claessen S E. & Van Cotthem W. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bol. Re v.*, 39 (1): 71-138.

## -G-

- Gadek PA, Fernando ES, Quinn CJ, Hoot SB, Terrazas T, Sheahan MC, Chase MW. 1996. Sapindales: Molecular delimitation and infraordinal groups. *American Journal of Botany*, 83:802–811.
- Gallet C. et F. Pellissie. 2002. Interactions allélopathiques en milieu forestier. *Rev. For.Fr.* LIV. 6 : 567-576.
- Garcia-Vallejo, M. I., Garcia-Vallejo, M. C. et al. 1994. Necrodane (1, 2, 2, 3, 4 penta-methylcyclopentane) derivatives in *Lavandula luisieri*, new compounds to the plant Kingdom. *Phytochemistry*, 36: 43-45.
- Gaston KJ, Spicer IJ. 2001. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecol Biogeogr*, 10: 179-188.

- Gausson H. 1963. Écologie et phytogéographie. In: Abbayes (des) et al. (eds.), Précis de sciences biologiques. Botanique. Masson. Paris : 926-972
- Gershenson, J., M. E. McConkey, Rodney Croteau B. 2000. Regulation of Monoterpene Accumulation in Leaves of Peppermint. *Plant Physiology*, 122 (1) : 205-214.
- Ghezlaoui B., Benabadji N. & Aboura R. 2009. Approche floristique et physiologique des *Atriplex* au nord de Tlemcen (Ouest Algérie). *Mediterranea. Serie De Estudios Biológicos. Época II. N° 20*.
- Gimaret-Carpentier C., Chessel D. and Pascal J.P. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology*, 138: 97–112.
- Glas J.J., Schimmel B.C.J., Alba J.M., Escobar-Bravo R., Schuurink R.C. and Kant M.R. 2012. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *Int. J. Mol. Sci.* 13: 17077-17103.
- Gomez-Aparicio L., Canham C.D. 2008. Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *Journal of Ecology*, 96 : 447-458
- Goodall DW. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Aust J. Bot.* 2: 304–324.
- Gorenflot R. 1971. Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (application à la tribu des Saxifragacées). *Boissiera*, 19 : 181-192.
- Gotsiou P Naxakis G et al. 2002. Diversity in the composition of monoterpenoids of *Origanum microphyllum* (Labiatae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 30 (9): 865-879.
- Gouinguene SP, Turlings TCJ. 2002. The Effects of Abiotic Factors on Induced Volatile Emissions in Corn Plants. *Plant Physiology*, 129(3):1296–1307.
- Granger, R., Passet, J. et Teulade-Arbousset. 1973. Plantes médicinales à essences et chimiotaxonomie. In : Benabdelkader T. 2012. Biodiversité, bioactivité et biosynthèse des composés terpéniques volatiles des Lavande Ailées ? *Lavandula Stoechas* Sensu Lato, un complexe d'espèces méditerranéennes d'intérêts pharmacologique. Thèse de doctorat de l'université Jean Monnet-Saint Etienne. 280p.
- Gray, A.I., Waterman, P.G. 1978. Coumarins of the Rutaceae. *Phytochemistry*, 17: 845-864.
- Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., GmeligMeyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P.B. 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 269 -288.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative plant ecology*; second edition. Butterworths, London. 256 pp.
- Guignard J.L. 1983. *Abrégé de botanique*, Masson, 5<sup>ème</sup> édition, Paris, 259 p.
- Guillon Y. 2010. Diversité des composés terpéniques volatils au sein du genre *Lavandula* : aspects évolutifs et physiologiques. Thèse de doctorat université de Saint-Etienne- Jean-Monnet. 250p.
- Guyot M. 1985. Les types stomatiques chez les Angiospermes : leurs variations sur un même épiderme et leur utilisation en systématique. *Bull. Soc. bot. Fr.* 132 (2) : 37-48.
- Guyot M. 1966. Les stomates des Ombellifères. *Bulletin de la Société botanique de France*, 17 : 244–273.

## -H-

- Haberlandt G. 1914. *Physiological plant anatomy*. Macmillan, London. 777p.
- Halligan J. P. 1975. Toxic terpenes from *Artemisia californica*. *Ecology*, 56: 999–1003
- Heil, M. & Silva Bueno J. C. 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (13): 5467-5472.
- Heisey, R. M. 1997. Allelopathy and the secret life of *Ailanthus altissima*. *Arnoldia*, 57 (3):28-36.
- Heywood VH. 1996. The global biodiversity assessment. *The Globe*, 30: 2–4.
- Hill RH. 1976. Effects of light preconditioning on growth form, C 20 exchange and transpiration of three fern species of Southeastern Michigan. *Michigan Academy*, 9(2): 203–216.
- Holm, Y. I., Laakso I. 1997. Variation in the essential oil composition of *Artemisia annua* L. of different origin cultivated in Finland. *Flavour and Fragrance Journal*, 12 (4) : 241-246.

- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Hopkins. *Physiologie Végétale*. 2003. Ed. Deboek Larcier, 513 pp.
- Hurlbert, S.H. 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology*, 59: 67-77.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93: 159-145 .

## -I-

- Iijima Y Davidovich-Rikanati R et al. 2004. The Biochemical and Molecular Basis for the Divergent Patterns in the Biosynthesis of Terpenes and Phenylpropenes in the Peltate Glands of Three Cultivars of Basil. *Plant Physiology*, 136 (3): 3724-3736.
- Iijima Y Ganget D R et al. 2004. Characterization of Geraniol Synthase from the Peltate Glands of Sweet Basil. *Plant Physiology*, 134 (1): 370-379.
- Inderjit, Duke S. O. 2003. Ecophysiological aspect of allelopathy. *Planta*, pp. 217-529.
- Inderjit, Seasted, T.R., Callaway, R.M., Pollock J.L., Kaur, J. 2008. Allelopathy and plant invasions: traditional, congeneric, and biogeographical approaches. *Biological Invasions*, 10: 875-890.

## -J-

- Jeun, J. M., Annie. F., Chrystian. J. L. 2005. Les composés phénoliques des végétaux, p203-204.
- Jobidon R., Thibault J. R., Fortin J. A. 1986. Phytotoxic effect of barley, oat and wheat mulches in eastern Quebec forest plantations. 1. Effect sonredrasp berry (*Rubusidaeus L.*). *For. Ecol. Manage*, 29: 277-294.
- Johnson B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- Johnson, C. B., A. Kazantzis, et al. 2004. Seasonal, populational and ontogenic variation in the volatile oil content and composition of individuals of *Origanum vulgare* subsp. *Hirtum*, assessed by GC headspace analysis and by SPME sampling of individual oil glands. *Phytochemical Analysis*, 15 (5) : 286-292.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. and Van Tongeren O.F.M. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jouhanneau D.G. 1991. *La médecine des plantes aromatiques : Phyto-aromathérapie et les huiles essentielles de l'océan indien*, Azalées Editions, St Denis, 153 p.
- Jouret B. La méthode du transect appliquée à l'analyse urbaine. Un exemple bruxellois. In: *Revue de géographie de Lyon*. Vol. 47 n°1, 1972. pp. 77-96.
- Judd W. S., Campbelle C.S., Kellogg E. A. & Stevens P. 2002. *Botanique systématique : une perspective phytogénétique*. Ed. De Boeck. New York. 467p.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9: 1237-1244.
- Jurasinski, G., Retzer, V. et Beierkuhnlein, C. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159 (1): 15-26.

## -K-

- Kadi-Bennane S., Ait-Said S., Smail-Saadoun N. 2003. Étude adaptative de trois populations de *Pistacia atlantica* Desf. ssp. *atlantica* (Ain Oussera - Messaad - Taissa) par le biais du complexe stomatique. *Rev. Options Méditerranéennes*, 13 (63).
- Kambouche N, Merah B, Bellahouel S, Bouayed J, Dicko A, Derdour A, Younos C, Soulimani R. 2008. Chemical composition and antioxidant potential of *Ruta montana* L. essential oil from Algeria. *Journal of medicinal Food*, 11(3):5-593.

- Kampranis, S. C., D. Ioannidis, Purvis A., Mahrez W., Ninga E., Katerelos NA., Anssour S., Dunwell JM., Degenhardt J., Makris AM., Goodenough PW. and Johnson CB. 2007. Rational Conversion of Substrate and Product Specificity in a *Salvia* Monoterpene Synthase: Structural Insights into the Evolution of Terpene Synthase Function. *Plant Cell*, 19 (6): 1994-2005.
- Karousou, R., Vokou, D. et al. 1998. Variation of *Salvia fruticosa* essential oils on the island of Crete (Greece). *Bot. Acta*, 111: 250-254.
- Khadhri A, Bouali I, Belkhir S, Mokni R, Smiti S, Almeida C, Nogueira JMF, Araujo M, Araujo M. 2014. Chemical variability of two essential oils of tunisian rue: *Ruta montana* and *Ruta chalepensis*. *J Essent Oil Bear Pl.* 17:445–451.
- Kholi R K. 1994. Allelopathic Implications of Eucalyptus in agroecosystems In: Narwal, S S Tauro P, Ed Allelopathy in Agriculture and Forestry, Scientific Publishers, Jodhpur
- Kiekken R. 1962. Géologie et stratigraphie des monts du Tessala. Ed. Fouquet. Oran. 220p.
- Kienast H. 1885. Über die Entwicklung der Oelbehälter in dem Blättern von Hypericum und Ruta. PhD thesis, Albertus-Universität zu Königsberg.
- Kim H. Y., H. Y. Shin, D. S. Sohn, I. J. Lee, K. U. Kim, S. C. Lee, H. J. Jeong and M. S. Cho. 2000. Enzyme activities and compounds related to self-defense in UV-challenged leaves of rice. *Korean Journal of Crop Science*, 46 (1):22-28.
- Koitaabashi R., Suzuki T., Kawazu T., Sakai A., Kuroiwa T. 1997. 1,8-cineole inhibits root growth and synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* L. *J. Plant. Res.*, 110: 1-6.
- Kokkini, S. and Vokou, D. 1989. *Mentha spicata* (Lamiaceae) chemotypes growing wild in Greece. *Econ. Bot.* 43 : 192-202.
- Kong, Y.-C., Cheng, K.-F., Ng, K.-M., But, P.P.-H., Li, Q., Yu, S.-X., Chang, H.-T., Cambie, R.C., Kinoshita, T., Kan, W.-S., Waterman, P.G. 1986. A chemotaxonomic division of *Murraya* based on the distribution of the alkaloids yuehchukene and girinimbine. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 491-497.
- Kordali S Kesdek M et al. 2007. Toxicity of monoterpenes against larvae and adults of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera: Chrysomelidae). *Industrial Crops and Products*, 26(3): 278-297
- Koricheva J. 1999. Interpreting phenotypic variation in plant allelochemistry: problems with the use of concentrations. *Oecologia*, 119:467–473.
- Körner C. 1998. A reassessment of high elevation tree line positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- Kouider Cherifi, Zoheir Mehdadi, Ali Latreche, Salah Eddine Bachir Bouiadjara. 2011. Impact de l'action anthropozoogène sur l'écosystème forestier du mont de Tessala (Algérie occidentale). *Science et changements planétaires. Sécheresse.* 22 (3) : 197-206.
- Kruse, M., M. Strandberg and B. Strandberg. 2000. Ecological Effects of Allelopathic Plants: a Review. NERI Technical Report No. 315. National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark. 66 p.

-L-

- Lamnaour D. 2006. Morphological Description, Geographical Distribution and Ecology of *Ruta chalepensis* L. Rutaceae. *A Guide to Medicinal Plants in North Africa*, 12 (1): 241 – 244.
- Lamnaouer D. 2010. Plantes médicinales du Maroc : usages et toxicité. Document de l'Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, 1-7.
- Lance G N & Williams W T. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems *Computer J.* 9: 373-80, 1967.
- Lavergne S. 2003. Les espèces végétales rares ont elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ? Applications à la conservation de la flore en Languedoc-Roussillon. Thèse Doc. E.N.S.A. de Montpellier. 83p.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes D. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474–478.

- Lawrence, B. M. 1980. The existence of infraspecific differences in specific genera in the Labiatae family. In: Annales techniques, VIIe Congrès International des Huiles Essentielles, Cannes-Grasse. pp. 118-131.
- Lawson T. 2009. Guard cell photosynthesis and stomatal function. *New Phytologist*, vol. 181.
- Lefebvre M, Leblanc M, Tellier S and Gilbert P A. 2012. Utilisation de plantes aromatiques comme désherbant en production végétale biologique. Québec, Agriculture pêche et alimentation.
- Lepoutre B. & Sauvageot A. 1970. Pédogenèse et vocation forestière des sols sur marnes miocènes de la région de Fès. *Annales de recherche forestière au Maroc*, 11: 21-17.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press
- Levin, R. A., L. A. McDade. 2003. The Systematic Utility of Floral and Vegetative Fragrance in Two Genera of Nyctaginaceae. *Systematic Biology*, 52 (3): 334-351.
- Lichtenthaler, H. K. 1999. The 1-deoxy-d-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50 (1): 47-65.
- Light, R.J. & Margolin, B.H. 1971. An analysis of variance for categorical data. *Journal of the American Statistical Association*, 66: 534-544.
- Lin FD, Knabe DA, Tanksley TD. 1987. Apparent digestibility of amino acids, gross energy and starch in corn, sorghum, wheat, barley, oat groats and wheat middlings for growing pigs. *J Anim Sci*. 64:1655-1665.
- Linhart YB, Grant MC. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27: 237-277.
- Liu L., D. C. Gitz and M. W. McClure. 1995. Effect of UV-B on flavonoids, ferulic acid, growth and photosynthesis in barley primary leaves. *Physiology Plante*, 93: 725-733.
- Liu M.Q. & Liu J.F. 2012. Structure and histochemistry of glandular trichomes on the leaves of *Isodonru bescen* (Lamiaceae). *African journal of biotechnology*, 11 (17): 4069-4078.
- Losa Quintana J.M. & Molero Mesa J. 1983. Estudio de formaciones arbóreas termófilo continentales próximas a la ciudad de Granada. *Lazaroa*, 5: 131-142.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11: 995-1003.

## -M-

- Macheix, J.-J., A. Fleuriet et C. Jay-Allemand. 2005. Les composés phénoliques des végétaux : Un exemple de métabolites secondaires d'importance économique. PPUR, Lausanne. pp. 91-92.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Ed. Blackwell publishing company UK. 70pp.
- Majdoub O, Dhen N, Souguir S, Haouas D, Baouandi M, Laarif A, Chaieb I. 2014. Chemical composition of *Ruta chalepensis* essential oils and their insecticidal activity against *Tribolium castaneum*. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 9: 83-90.
- Mann J. 1987. Secondary metabolism. Second édition, Clarendon press, Oxford, 374 p.
- Marcon E. 2010. Mesures de la biodiversité. *Revue Ecologie des forêts de Guyane*. 58p.
- Marculescu, A., Sand, D. CH Barbu, D Bobit et D Hanganu. 2001. Possibilities of influencing the biosynthesis and accumulation of the active principles in *Chrysanthemum balsamita* L. species. *Rom. Biotech. Lett.* 7: 577-584.
- Martin, D. M., Gershenzon, J. et al. 2003. Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by methyl jasmonate in foliage of Norway spruce. *Plant Physiol.* 132: 1586-1599.
- Mattiacci, L., Hütter, E. et al. 2000. Plant odour mediates parasitoid host handling and oviposition in an endophytic tritrophic system. *Chemoecology*, 10: 185-192.
- Mbagwu F. N., Nwachukwu C.U., Okoro O. 2007. Comparative leaf epidermal studies on *Solanum macrocarpon* and *Solanum nigrum*. *Nat. Sc.* 3.
- McCune, B. and Grace. J. B. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. 304 pages.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21 : 178-185.

- McKinney, M. L., and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction: *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 450-453.
- MC-Murtrie R. E. 1993. Modeling of carbon and water balances in Photosynthesis and production in a changing environ merit, London, Chapman and Hall, p 220-23.
- Médail F. & Myers N. 2004. Mediterranean Basin. In: Mittermeier R.A. et al. (eds.), Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial eco-regions. CEMEX (Monterrey), Conservation International (Washington) & Agrupacion Sierra Madre (Mexico): 144-147.
- Mejri J, Abderrabba M, Mejri Mondher. 2012. Investigation and modeling of extraction parameters of *Ruta chalepensis* L. essential oil. *J Essent Oil Bear Plants*. 15:516–525.
- Mejri J, Bouajila J, Aydi A, Barth D, Abderrabba M, Mejri M. 2012. Supercritical CO<sub>2</sub> extract and essential oil of *Ruta chalepensis* L. growing in Tunisia: A natural source of undecan-2-one. *Anal Chem Lett*. 2:290–300.
- Mejri J, Chakroun I, Abderrabba M, Mejri M. 2014. Study of hydro-distillation process of *Ruta chalepensis* L. essential oil. *Res J Agric Environ Manage*. 3:511–518.
- Merghache S, Hamza M, Tabti B. 2009. Etude physicochimique de l'huile essentielle de *Ruta chalepensis* L. de Tlemcen Algérie. *Afriq Scien*. 5: 67–81.
- Merioua S. M. 2014. Phyto-écologie et éléments de cartographie de la couverture végétale cas : littoral d'Ain Temouchent. Thèse doct. Université Abou Bakr Belkaid – Tlemcen. 185p.
- Metcalf C.R. et L. Chalk 1950.- *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press édit., Oxford, T. 1.
- Metcalf C R. 1961. The anatomical approach to systematics: general introduction with special reference to recent work on monocotyledons. *Rec Adv Bot*, 1:146-150.
- Metcalf C.R. et L. Chalk, 1979.- *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press édit., T. 2.
- Meyer S., Reeb C., Bosdeveis R. 2008. Botanique : Biologie et Physiologie végétale. 2eme Ed. Maloine. 490 p.
- Meyer-Warnod B. 1984. Natural essential oils: extraction processes and applications to some major oils. *Perfumer & Flavorist*, 9: 93-103.
- Miller, B., Madilao, L. L. et al. 2005. Insect-induced conifer defense: White pine weevil and methyl jasmonate induce traumatic resinosis, de novo formed volatile emissions, and accumulation of terpenoid synthase and putative octadecanoid pathway transcript in sitkaspruce. *Plant Physiol*. 137: 369-382.
- Ming-Xun R, Jing-Yu T. stamen movements in *Ruta graveolens* (Rutaceae) enhance both outcrossing and delayed selfing. *Ann Bot*. 110 (5) :1017–1025.
- Monterde P. 1986. Nouvelle flore du Liban et de la Syrie. Tome II. Ed. Beyrouth, Liban. 563p.
- Moore B D, Andrew R L Külheim C Foley W J. 2013. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist*, 3: 733-750
- Moore JA. 1936. Floral anatomy and phytoeny in the Rutaceae. *Journal of New Phytologist*, 35: 318–322.
- Morin, A. et Findlay, S. 2001. Biodiversité : tendances et processus. In Marcon E. Mesures de la biodiversité. *Revue Ecologie des forêts de Guyane*.
- Morton, C.M., Grant, M., Blackmore, S. 2003. Phylogenetic relationships of the Aurantioideae inferred from chloroplast DNA sequence data. *Am. J. Bot*. 90: 1463-1469.
- Mott K. A., Shope J. C., Buckley T. N. 1999. Effects of humidity on light-induced stomatal opening: evidence for hydraulic coupling among stomata, *J. Exp. Bot*. (50) 336: 1207-1213
- Mouton J. A. 1971. Eléments bibliographiques concernant la phytodermologie tropicale. 96eme Cong. Nat. Soc. Sav. Toulouse. 359 - 371.
- Mouton JA. 1976. La biométrie du limbe mise au point de nos connaissances. *Bulletin de la Société botanique de France*, 113:28–36.
- Muller C H. 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93(5): 332-351
- Mundina, M., Vila, R., Tomi F, Tomàs X, Ciccio JF, Adzet T, Casanova J, Cañigüeral S. 2001. Composition and chemical polymorphism of the essential oils from *Piper lanceaefolium*. *Biochem. Syst. Ecol*. 29: 739-748.

- Muñoz-Bertomeu, J., R. Ros, Arrillaga I and Segura J. 2008. Expression of spearmint limonene synthase in transgenic spike lavender results in an altered monoterpene composition in developing leaves. *Metabolic Engineering*, 10 (3-4): 166-177.
- Muratet, A., Porcher, E., Abadie, J.C., Poncet, L., Moret, J. & Robert, A. 2009. Use of extensive habitat inventories in biodiversity studies. *Biodiversity and Conservation*, 18 : 3115-3125.
- Murray, M. J. and Lincoln, D. E. 1970. The genetic basis of acyclic oil constituents in *Mentha citrata* Ehrh. *Genetics*, 65: 457-471.

## -N-

- Nabors M. 2008. Biologie végétale, structure, fonctionnement, écologie du Mississippi (Etat-Unis), publie par Pearson éducation française.
- Napp-Zinn, K. & M. Eble. 1978. Beitrage zur systematischen anatomic der Anthemideae: die spaltöffnungsapparate. *Pl. Syst. Evol.*, 130: (3-4).
- Nautiyal, S. & A. N. Purohit. 1980. High altitude acclimatization in plants: stomata] frequency and anatomical changes in leaves of *Artemisia* species. *Biologia Plantarum* (Praha), 22(4): 282-286.
- Naveen S, Dubey NK, Kanika S. 2011. Screening of insecticidal and antifungal activity of *Origanum majorana* oil against *Callosobruchus chinensis* (L.) and *Aspergillus* spp. *Res J Agric & Biol Sci*. 7:223–227.
- Negre, F., C. M. Kish, J. Boatright, B. Underwood, K. Shibuya, C. Wagner, David G. Clark, and N. Dudareva 2003. Regulation of Methylbenzoate Emission after Pollination in Snapdragon and Petunia Flowers. *Plant Cell*, 15(12): 2992-3006.
- Ng, K.M., But, P.P.-H., Gray, A.I., Hartley, T.G., Kong, Y.-C., Waterman, P.G. 1987. The biochemical systematics of *Tetradium*, *Euodia*, and *Melicope* and their significance in the Rutaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 15: 587-593.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15: 684–692.
- Niemeyer, H. M. 1988. Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defence chemicals in the Gramineae. *Phytochemistry*, 27: 3349-3358.

## -O-

- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., and Fausch, K. D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization: *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 18-24.
- Olden, J. D., and Rooney, T. P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization: *Global Ecology and Biogeography*, 15: 113-120.
- Ormeño L. E. 2006. Stratégies d'émission de Composés organiques volatils (COV) par quatre espèces végétales méditerranéennes. Thèse doct. Université de Provence, France.
- Outlaw Wh & Manchester J. 1979. Guard cell starch concentration quantitatively related to stomatal aperture. *Plant Physiology*, 64: 79-82.
- Ouyahya A. 1996. Etude phytodermologique et histologique foliaire de quelques *Artemisia* du bassin méditerranéen occidental. *Acta Botanica Malacitana*, 21:99–123.
- Ozenda P. 1991. Flore et végétation du Sahara. 3e édition. CNRS, Paris. 662 p.
- Ozenda P. 2006. Les végétaux : Organisation et diversité biologique. 2eme Ed.

## -P-

- Padrini F., & Lucheroni M. T. 1996. Le grand livre des huiles essentielles : Guide pratique pour retrouver vitalité, bien-être et beauté avec les essences et l'aromassage énergétique avec plus de 100 photographies. Ed. De Vecchi, 15 p.
- Palasciano M., Camposeo S., Godini A. 2005. Stomatal size and frequency in wild (*A. webbii*) and cultivated (*A. communis*) almonds. *Options Méditer.* 63: 305-310
- Pandey S, Zhang W, Assmann SM. 2007. Roles of ion channels and transporters in guard cell signal transduction. *FEBS*. 581: 2325-2336.

- Pant D D. 1965. On the ontogeny of stomata and their homologous structure. *Plant Sci Series*, 1: 1-24.
- Parry, G. 1982. Le cotonnier et ses produits. Maisonneuve et Larose, Paris. P.88.
- Paschold, A., Halitschke, R. et al. 2006. Using 'mute' plants to translate volatile signals. *Plant J.* 45 : 275-291.
- Pavoine S. 2005. Méthodes Statistiques pour la Mesure de la Biodiversité. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard – LYON I. 413p.
- Pearce D.W., Millard S., Bray D. F., Rood S.B. 2005. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Phy.* (26) : 211-218
- Pellecuer J. 1982. De la plante vers le médicament : Plantes médicinales et médecine populaire en Bas Languedoc, Document édité par l'ODAC, supplément à études sur l'Hérault, 13 (3) : 29-35.
- Pellisier, F. 1993. Allelopathic inhibition of spruce germination. *Acta oecologica*, 14 (2): 211-218.
- Pellmyr, O. 1986. Three pollination morphs in *Cimicifuga simplex*; incipient speciation due to inferiority in competition. *Oecologia*, 68: 304-307
- Penuelas J., Ribas-Carbo M. et Giles L. 1996. Effects of allelochemicals on plant respiration and oxygen isotope fractionation by the alternative oxydase. *J. Chem. Ecol.* 22 : 801-805.
- Penuelas, J. and Llusia, J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytol.* 155: 227-237.
- Penuelas, J. and Munne-Bosch, S. 2005. Isoprenoids: an evolutionary pool for photoprotection. *Trends Plant Sci.* 10: 166-169.
- Perrin, A. & M. Colson. 1986. L'appareil sécréteur des lavandes et des lavandins. *Parfums, cosmétiques, arômes*, pp. 61-63.
- Peter A.J., Shanower T.G. 1998. Plant Glandular Trichomes. Chemical factories with many potential uses.
- Peterson RL, Scott MG, Ellis BE. 1978. Structure of a stem-derived callus of *Ruta graveolens*: meristems, leaves, and secretory structures. *Canadian Journal of Botany*, 56(21): 2717–2729.
- Pharmacopée Européenne, 3ème édition, Conseil de l'Europe. Sainte Ruffine : éd. Maisonneuve S.A, 1997, 1918 pages in. VENTURINI N. 2012. Contribution chimique à la définition de la qualité : exemples des spiritueux de myrte (*Myrtus communis* L.) Et de cedrat (*Citrus medica* L.) de Corse.
- Phogat BS, Singh DP, Singh P. 1984. Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) and Mung bean (*Vigna radiate* (L.) Wilczek) to irrigation. I. effects on soil-plant water relations, evapotranspiration, yield and water use efficiency. *Irrigation Science*, 5: 47–60.
- Pichersky, E. and Gershenzon, J. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5(3): 237-243.
- Piroux A. 2002. Evolution des classifications botaniques : utilitaires, morphologiques, phylogéniques. DESS Ingénierie documentaire. Ed. Enssib, Lyon. 50p.
- Pouquet J. 1952. Les monts du Tessala (chaîne sud-tellienne d'Oranie). *Revue de géographie alpine*, 40(4) : 691-694.
- Pousset, J. 2009. Agriculture naturelle : Face aux défis actuels et à venir, pourquoi et comment généraliser une pratique agricole "naturelle" productive. *Agridécisions*, Paris. p. 155.
- Prabhakar M. 2004. Structure, delimitation, nomenclature and classification of stomata. *Acta Botanica Sinica*, 46 (2): 242–252.
- Price, J.R. 1963. The distribution of alkaloids in the Rutaceae. In: Swain, T. (Ed.), *Chemical Plant Taxonomy*. Academic Press, London and New York, pp. 429-452.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society London B*, 268 : 2383-2389.
- Purvis, A. & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405 : 212-219.

-Q-

- Quezel P. & Santa S. 1962. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome I. Ed. C.N.R.S. Paris. 565p.
- Quezel P. & Santa S. 1963. Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome II. Ed. C.N.R.S. Paris. 605p.

- Quézel P. 2000. Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb Méditerranéen. Ibis Press, Paris, 117 p.
- Quézel P. & Médail F. 2003. Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Elsevier, Paris, 576 p.

-R-

- Ramade, F. 2009. Eléments d'écologie, Ecologie Fondamentale. Sciences Sup, Dunod, 4ème édition. 704pp.
- Rameau J.C. 2001. Données de l'IFN et habitats forestiers. Rev. For. Fr., 3 (4): 357-358.
- Ramy M, Romeilah A, Fayed S, Mahmoud GI. 2010. Chemical compositions, antiviral and antioxidant activities of seven essential oils. JASR. 6: 50-62.
- Rasmann, S. and Turlings T. C. J. 2008. First insights into specificity of belowground tritrophic interactions. Oikos, 117: 362-369.
- Ratheesh M, Shyni GL, Helen A. 2009. Methanolic extract of *Ruta graveolens* L. inhibits inflammation and oxidative stress in adjuvant induced model of arthritis in rats. Journal of Inflammopharmacology, 17: 100-105.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant Geography. Clarendon press, Oxford, 632 p.
- Raven P.H., Evert E. et Eichorn. 2007. Biologie végétale. Edition de Boeck université.
- Raymond, M. 2005. L'aromathérapie chez le nourrisson et le petit enfant. Thèse de doctorat de l'université de Nante. 101p.
- Reigosa M. J., Souto X. C. et Gonzales L. 1996. Allelopathic research: methodological, Ecological and evolutionary aspect. Scientific Publishers, pp. 213-231.
- Rice E. Leon. 1984. Allelopathy, Second Edition, Academic Press. Première édition, novembre 1974. 422 p.
- Rice E. L. 1992. Allelopathy: Basic and Applied Aspects. Chapman & Hall, London, pp. 31-58.
- Richard H. et Loo A. 1992. Nature, Origine et Propriétés des Epices et des Aromates Bruts : in RICHARD H., Aromates et épices, Tec. & Doc. Lavoisier, Paris.
- Richter G. 1993. Métabolisme des végétaux : Physiologie et biochimie, Presses polytechniques et universitaires. Romandes, 292p.
- Roche, Ph. 1995. L'analyse spatiale des données écologiques : théorie et application à la végétation en Provence calcaire. Ecologie t. 26 : 17-32.
- Roland C., Roland F. Elmaarouf H. Bouteau F. 2008. Atlas Biologie Végétale. Organisation des plantes à fleurs. 9eme Ed. Dunod, 144 pp.
- Rooney, T. P., Rogers, D. A., Wiegmann, S. M., Waller, D. M. 2004. Monitoring nonnative plant invasions over fifty years in Wisconsin forests. Weed Technology, 18: 1266-1268.
- Röse, U. S. R., Manukian, A. et al. 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves. Plant Physiol. 111 : 487-495.
- Rustaiyan A, Khossravi M, Sultani-Lotfabadi F, Yari M, Masoudi S, Monfared A. 2002. Constituents of the essential oil of *Ruta chalepensis* L. from Iran. J Essent Oil Res. 14:378-379.

-S-

- Saint-Martin M. 1982. Biosystématique des Papilionacot, ontogénie, phytodermologie, séminologie. PhD Thesis, Toulouse University.
- Salvo G., Bacchetta G., Ghahremaninejad F. & Conti E. 2008. Phylogenetic relationships of Rutaceae: New evidence from the chloroplast genome and comparisons with non-molecular data. J. Molecular Phylogenetics and Evolution, 10: 1 - 13.
- Salvo G, Sara M, Farrokh G, Tojibaev K, Zeltner L, Conti E. 2011. Phylogeny, morphology and biogeography of *Haplophyllum* (Rutaceae) A species-rich genus of the Irano-Turanion Floristic Region. Journal Taxon, 60: 1- 15.

- Samate D. A. 2002. Compositions chimiques d'huiles essentielles extraites de plantes aromatiques de la zone soudanienne du Burkina Faso : valorisation. Thèse Doct. L'université d'Ouagadougou. 250p.
- Samuel, R., Ehrendorfer, F., Chase, M.W., Greger, H. 2001. Phylogenetic analyses of the Aurantioideae (Rutaceae) based on non-coding plastid DNA sequences and phytochemical features. *Plant Biol.* 3: 77-87.
- San Miguel E. 2003. Rue (*Ruta L.*, Rutaceae) in traditional Spain: frequency and distribution of its medicinal and symbolic applications. *Economic Botany*, 57 (2): 231–244.
- Sangwan, N. S., Farooqi A. H. A. 2001. Regulation of essential oil production in plants. *Plant Growth Regulation*, 34 (1): 3-21.
- Santoyo, S., S. Cavero, et al. 2005. Chemical Composition and Antimicrobial Activity of *Rosmarinus officinalis* L. Essential Oil Obtained via Supercritical Fluid Extraction. *Journal of Food Protection*, 68: 790-795.
- Sasikumar, K. C. Vijayalakshmi and K. T. Parthiban. 2001. Allelopathic Effects of Four Eucalyptus Species on Redgram (*Cajanus cajan* L.). *Journal of Tropical Agriculture*, 39: 134-138.
- Sauvage C. 1960. Recherches géobotaniques sur le chêne-liège au Maroc. Thèse de doctorat, Montpellier, Travaux institut scientifique.
- Schiller, G. and Grunwald, C. 1987. Resin monoterpenes in range-wide provenance trials of *Pinus halepensis* Mill. in Israel. *Silvae Genet.* 36: 109-114.
- Schoch P.G. 1972. Variation de la densité stomatique de *Capsicum annuum* L., en fonction du rayonnement global. *Compt. Rend. Acad. Paris* .274: 2496-2498.
- Schoch PG. 1978. Différenciation numérique des stomates de *Vigna sinensis* L. et de quelques autres espèces. PhD Thesis, Univ. Aix-Marseille II, U.E.R. de Luminy.
- Scholz, H. 1964. Rutales. In: Melchior, H., Wedermann, E. (Eds.), A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 12th ed. Bornträger, Berlin, pp. 262-277.
- Schröder, W. & Pesch R. 2006. Synthesizing bioaccumulation data from the German metals in mosses surveys and relating them to ecoregions. *Science of the Total Environment*, 1-17.
- Schütz, J.-P. 1990. Sylviculture : Principes d'éducation des forêts. PPUR, Lausanne. p. 127.
- Scott, K.D., McIntyre, C.L., Playford, J. 2000. Molecular analyses suggest a need for a significant rearrangement of Rutaceae subfamilies and a minor reassessment of species relationships within Flindersia. *Plant Syst. Evol.* 223 : 15-27.
- Seigler DS. 1996. Chemistry and mechanisms of allelopathic interactions. *Agron J.* 88: 876-85.
- Serebryanaya A, Shipunov SA. 2009. Morphological variation of plants on the uprising islands of northern Russia. *Annales Botanici Fennici.* 46(2):81–89.
- Sharkey, T. D., Wiberley, A. E. et al. 2008. Isoprene emission from plants: Why and how. *Ann. Bot.* 101, 5-18.
- Shiva Kameshwari MN. 2011. Epidermal micromorphology in populations of *Urginea Indica* Kunth. (Liliaceae). *Inter. J. Engin. Sci. & Tech.* 3 (5): 3816- 3824
- Shtromberg A Y A. 1956. On the question of classification of stomatal types of dicotyledonous plants. *Sci Publ Chem Pharmoc Inst*, 8:51-66.
- Silvertown J. 2004 Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 605-611.
- Sinclair C.B. & Sharma G.K. 1971. Epidermal and cuticular studies of leaves. *J. Teiznessee Acad. sc.* 46 : 2-11.
- Singh, H. P., Batish, D. R. et al. 2006.  $\alpha$ -Pinene inhibits growth and induces oxidative stress in roots. *Ann. Bot.* 98: 1261-1269.
- Singh, N. and Luthra R. 1989. Effect of Leaf Position and Age on the Essential Oil Quantity and Quality in Lemongrass (*Cymbopogon flexuosus*). *Planta Medica*, 55(3): 254-256.
- Siqueira JO, Nair MG, Hammerschmidt R, Safir GR. 1991. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. *Crit Rev Plant Sei.* 10: 63-121.
- Smallfield. B. 2001. Introduction to growing herbs for essential oils, medicinal and culinary purposes. *Crop & Food Research* 45: 1-4.
- Sokal and Sneath. 1963. Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco: Freeman, 359p.

- Sorensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biolog. Skrift. 5 (4):1-34.
- Speranza A. & Calzoni G.L. 2004. Atlas de la structure des plantes, guide de l'anatomie microscopique des plantes vasculaires en 285 photos. Edition Belin.
- Spichiger R.E., Savolainen V. V., Figeat M. & Jean-Monod D. B. 2004. Botanique systématique des plantes à fleurs : Une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérés et tropicales. 3eme édition. Presse polytechnique et universitaire romande. Lossane. 413p.
- Sqalli H, El Ouarti A, Ennabil A, Ibsouda S, Farah A, Haggoud A, Houari A, Iraqui M. 2007. Évaluation de l'effet antimycobactérien de plantes du centre-nord Du Maroc. Bulletin de la Société de Pharmacie de Bordeaux, 146 :271–288.
- Stace C A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull Brit Muss Bot, 4:1-78.
- Steinite I. & Levinsh G. 2003. Possible role of trichomes in resistance of strawberry cultivars against spider mite. Acta Universitatis Lativiensis. 662 : 59-65.
- Stevens P. 1984. Homology and phylogeny: morphology and systematics. Syst Bot. 9:395–409.
- Stevens P. F. 2001. Onwards. Angiosperm Phylogeny Website. In SALVO G., BACCHETTA G., GHAREMANINEJAD F. & CONTI E. (2008). Phylogenetic relationships of Ruteae: New evidence from the chloroplast genome and comparisons with non-molecular data. J. Molecular Phylogenetics and Evolution, 10: 1 – 13.
- Stevens, K. 1984. Biological activity and chemistry of sesquiterpene lactones. In Nes, W.D., Fuler, G. and Tsai L. (eds.), Isopentenoids in plants, Marcel Dekker, Inc., New York. pp. 65-80.
- Szyndler M.W., Haynes K.F, Potter M.F., Corn R.M. and Loudon C. 2013. Entrapment of bed bugs by leaf trichomes inspires microfabrication of biomimetic surfaces. J. R. Soc Interface. Vol 10.

## -T-

- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. Ed. Columbia University Press. 643p.
- Tarayre M, Thompson JD, Escarre J, Linhart YB. 1995. Intra-specific variation in the inhibitory effects of *Thymus vulgaris* (Labiatae) monoterpenes on seed germination. Oecologia, 101: 110–118.
- Tela Botanica. 2017. eFlore-Fiches plantes [en ligne]. Disponible à <http://www.tela-botanica.org/> [consulté le 6 juin 2017].
- Ter Braak CJF, Smilauer P. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows – software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Thompson, J. D. 2002. Population structure and the spatial dynamics of genetic polymorphism in thyme. In: Thyme: the Genus *Thymus* (eds. Stahl-Biskup E & Saez F), pp. 44-74. Taylor & Francis, London.
- Thompson J. D. 2005. Plant evolution in the Mediterranean. Oxford University Press, Oxford, 293 p.
- Thorne R. F. 1992. Classification and geography of the following plants. Bot. Rev. 58: 225 – 348.
- Tilak, V.D., Nene, P.M. 1978. Floral anatomy of the Rutaceae. Ind. J. Bot. 1: 83-90.
- Timbal, J. 1994. Le chêne rouge d'Amérique. Editions INRA France, Paris. p.143.
- Tirse M., Benhassaini H. Sail K. Basou G. 2014. Leaflets epidermal micro-characters of *Pistacia atlantica* Desf. subsp. *atlantica* (Anacardiaceae) under semi-arid environmental factors. Env. Rese. J. (7) 5: 434- 447
- Tirse M Benhassaini H Bennaoum Z Nitsche S Chaudanson D Aufray B Sail K and Bassou G. 2017. Foliar microphytodermal characterization of *Pistacia lentiscus* under different bioclimates from Northwest Algeria. Arabian Journal of Medicinal & Aromatic Plants, 3 (1) : 28-42
- Ton, J. & M. D'Alessandro. 2007. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize." The Plant Journal 49 (1) : 16-26.
- Touche J. 1997. Représentativité et reproductibilité des extraits de végétaux aromatiques au niveau du végétal, Rivista Italiana EPPOS, Numero spécial, p. 288-294.
- Tschirch A, Stock E. 1933. Die Harze. Berlin: Borntraeger.

- Tufféry, S. 2005. Data mining et statistique décisionnelle : L'intelligence dans les bases de données. Paris, Editions Technip.
- Tukey H. B. 1970. The leaching of substances from. *Annu.Rev.Plant.Physiol*, pp. 21-30.
- Tumen I, Aydemir D, Gunduz G, Uner B and Cetin H. 2010. Changes in the chemical structure of thermally treated wood. *Bio Resources*, 5: 1936-1944.
- Turcati L. 2011. Mesurer la biodiversité pour comprendre l'effet des perturbations sur les communautés végétales : apport des caractéristiques écologiques et évolutives des espèces. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie 264p.
- Turk, M. A. and A. M. Tawaha. 2003. Allelopathic effect of black mustard (*Brassica nigra* L.) on germination and growth of wild oat (*Avena fatua* L.). *Crop protection*, 22(4): 673-677.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H. et al. 1990. Exploitation of herbivore induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- Turner GW, Berry AM, Gifford EM. 1998. Schizogenous secretory cavities of *Citrus limon* (L.) Burm. f. and a reevaluation of the lysigenous gland concept. *International Journal of Plant Science*, 159:75-88.

## -U-

- Unsicker, S. B. & Kunert G. 2009. Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Current Opinion in Plant Biology*, 12 (4): 479-485.
- Uphof J C Th. 1962. Plant hairs in *Encyclopedia of plant anatomy* (ed.) K Linsbauer (Berlin: Gertbruder Borntraeger).
- Uremis, I., M. Arslan and A. Uludag. 2005. Allelopathic effects of some brassica species on germination and growth of cut leaf ground-cherry (*Physalis angulata* L.) seeds. *Journal of Biological Sciences*, 5: 661-665.

## -V-

- Valles Xirau, J. 1987. Contribución al estudio de las razas ibéricas de *Artemisia herba-alba*. *Asso. Bol. Soc. Brot.* 2 (60) : 5-27.
- Venturini N. 2012. Contribution chimique à la définition de la qualité : exemples des spiritueux de myrte (*Myrtus communis* L.) Et de cedrat (*Citrus medica* L.) de Corse. Thèse doct. Université de Corse-Pascal Paoli, 218pp.
- Verzera A, Mondello L, Ragusa S, Dugo G. 2000. Essential oil of the leaves of a typical Mediterranean plant: note II. *Ruta chalepensis* L. (Rutaceae). *Essenze e derivati agrumari*. 70: 207-210.
- Vesque J. 1889. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des Végétaux. *Bull. Soc. bot. Fr.* 36 : 41-89.
- Violle, C. & Jiang, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2: 87-93.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277 : 494-499.
- Voirin, B. & Bayet C. 1996. Developmental changes in the monoterpene composition of *Mentha piperita* leaves from individual peltate trichomes. *Phytochemistry*, 43(3): 573-580.

## -W-

- Wagner, G. J. 1991. Secreting Glandular Trichomes: More than Just Hairs. *Plant Physiology*, 96 (3): 675-679.
- Waller LA, Jurzysta M, Thorne RLZ. 1993. Allelopathic effects of saponins from alfalfa (*Medicago sativa* L.) on weeds and wheat. *Bot Bull Acad Sin.* 34: 1-11.
- Waterman, P.G. 1975. Alkaloids of the Rutaceae: their distribution and systematic significance. *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 149-180.
- Waterman, P.G. 1983. Phylogenetic implications of the distribution of secondary metabolites within the Rutales. In: Salvo G., Bacchetta G., Ghahremaninejad F., Conti E. 2008. *Phylogenetic*

- relationships of Ruteae (Rutaceae): New evidence from the chloroplast genome and comparisons with non-molecular data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49: 736-748.
- Waterman, P.G., Grundon, M.F. 1983. *Chemistry and chemical taxonomy of the Rurales*. Academic Press, London.
- Waterman, P.G. 1990. Chemosystematics of the Rutaceae: comments on the interpretation of Da Silva et al. *Plant Syst. Evol.* 173: 39-48.
- Watson L. & Dallwitz M. J. 1992. *The grass genera of the world*. Ed. CAB
- Weber H. 1955. Stomata Zellenals Idioblasten. In Meyer (1959). *Le caractère précocement idioblastique des initiales stomatiques du pétiole de Populus pyramidalis Rozier*. *Protoplasma*, vol. 51.
- Werker E. 1993. Function of essential oil-secreting glandular hairs in aromatic plants of Lamiaceae - a review. *Flavour and Fragrance Journal*, 8 (5) : 249-255.
- Whittaker, R. H. 1960. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. *Ecological Monographs*, 30 (3): 279-338.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13: 1310-1324.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf) in Guyot M. (1985). *Les types stomatiques chez les Angiospermes : leurs variations sur un même épiderme et leur utilisation en systématique*. *Bull. Soc. bot. Fr.* 132 (2): 37-48.
- Williams P. & Humphries C. 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation. In Pavoine S. *Méthodes Statistiques pour la Mesure de la Biodiversité*. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard – LYON I.
- Wilmer C, Fricker M. 1996. *Stomata*, 2nd edn. London: Chapman & Hall.
- Wink, M. 1988. Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 75 (2): 225-233.
- Wink, M. 2003. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry*, 64 (1): 3-19.

-X-

- Xiang C.L., Dong Z.H., Peng H., Liu Z.W. (2010). Trichome micromorphology of the East Asiatic genus *Chelonopsis* (Lamiaceae) and its systematic implications. *Flora*, 205 : 434-441.

-Y-

- Yamaura, T., Tanaka, S. and Tabata, M. 1989. Light dependent formation of glandular trichomes and monoterpenes in thyme seedlings. *Phytochemistry*, 28 : 741-744.
- Youssef S., Baumel A. et Médail F. 2009. Structure démographique d'*Armeria arenaria* (Plumbaginacée), espèce végétale bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France). *Candollea*, 62(2): 246-256.

-Z-

- Zakaria, M.B. 2001. The phytochemistry of Rutaceae species with special reference to *Melicope*. *Malayan Nature Journal*, 55: 241-250.
- Zellagui A, Belkassam A, Belaidi A, Gherraf N. 2012. Environmental impact on the chemical composition and yield of essential oils of algerian *Ruta montana* (Clus.) L and their antioxidant and antibacterial activities. *Adv Environ Biol.* 6:2684-2688.
- Zhiri A. & Baudoux D. 2005. *Les huiles essentielles chémotypées et leurs synergies*. Ed. Inspir development S.A. 84p.

*Annexe*

---

**Annexe 01** : Paramètres climatiques des deux stations d'études durant la période 1980-2013.

<i>1980/2013</i>		<i>J</i>	<i>F</i>	<i>M</i>	<i>A</i>	<i>M</i>	<i>J</i>	<i>Jl</i>	<i>A</i>	<i>S</i>	<i>O</i>	<i>N</i>	<i>D</i>
<i>Tessala</i>	<i>T</i>	9,49	10,13	12,55	14,21	17,29	23,05	25,71	26,57	23,003	18,85	13,39	10,19
	<i>TM</i>	16,1	16,7	19,5	21,6	25,6	31,2	35,3	35,3	31	26,1	20	10,2
	<i>Tm</i>	2,89	3,51	2,24	6,72	10,16	14,24	15,79	17,82	14,78	11,06	6,84	3,88
	<i>PP</i>	34,52	45,6	41,21	37,16	28,86	10,81	6,23	8,38	21,2	30,83	54,8	44,33
	<i>H</i>	75,55	75,12	70,38	68,26	63,86	54,63	49,89	51,52	62,69	68,47	73,55	76,55
<i>Béni Saf</i>	<i>T</i>	12,21	13,44	14,6	16,09	18,55	21,78	24,33	25,01	22,26	19,69	16,35	13,66
	<i>TM</i>	16,16	16,62	18,18	19,39	22,31	24,74	27,75	27,75	25,7	22,8	19,36	17,04
	<i>Tm</i>	9,12	8,89	10,25	11,59	14,18	17,2	20,21	20,72	18,48	15,36	12,4	9,64
	<i>PP</i>	52,47	53,75	36,46	34,37	22,08	6,97	2,33	1,46	17,12	29,25	56,33	41,82
	<i>H</i>	74,42	74,47	74,91	73,44	73,72	73,72	72,33	74,38	76,33	75,61	73,11	74,2

T : Température ; TM : Température maximale ; Tm : Température minimale ; PP : Pluviométrie ; H : Hygrométrie

**Annexe 02** : Répartition des moyennes mensuelles des paramètres climatiques

<i>1980/2013</i>	<i>Tessala</i>				<i>Béni Saf</i>			
	<b>H</b>	<b>P</b>	<b>E</b>	<b>A</b>	<b>H</b>	<b>P</b>	<b>E</b>	<b>A</b>
<b><i>T</i></b>	9,93	14,68	25,11	18,41	13,1	16,41	23,7	19,43
<b><i>TM</i></b>	14,33	22,23	33,93	25,7	16,6	19,96	26,06	22,62
<b><i>Tm</i></b>	3,42	6,37	15,95	10,89	9,21	12,01	19,37	15,41
<b><i>H</i></b>	75,74	65,5	52,01	68,23	74,36	74,02	73,47	75,01
<b><i>PP</i></b>	41,48	35,74	8,47	35,61	49,34	30,97	3,58	34,23

H : hiver ; P : printemps ; E : été ; A : automne

**Annexe 3** : Relevés phytoécologiques pour la région littorale de Beni Saf. F : Fréquence d'apparition de l'espèce ; 0 : absence ; 1 : présence

Numéro du relevé / Espèces	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	F%
<b>Exposition</b>	NO	NO	NO	SE	S	S	S	N	NO	NO	S	S	S	S	
<b>Substrat</b>	Sablonneux- calcaire														
<b>Altitude (mm)</b>	22	23	25	21	26	39	29	33	37	40	39	44	29	25	
<b>Hygrométrie (%)</b>	35,5	34	36	34	28	35	28	37	39	38,5	40	36	32	39,5	
<i>Acis autumnalis</i> (L.) Sweet	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	28,57
<i>Arisarum vulgare</i> Targ. Tozz.	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	42,85
<i>Aristolochia baetica</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	28,57
<i>Aristolochia paucinervis</i> Pomel.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	14,28
<i>Arum italicum</i> Mill.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	35,71
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	35,71
<i>Asparagus albus</i> L.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	21,42
<i>Bellevallia dubia</i> Pomel	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	28,57
<i>Bellis annua</i> L. subsp. <i>annua</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	21,42
<i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>maritima</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	21,42
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv.	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	57,14
<i>Calycotome intermedia</i> Link.	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	42,85
<i>Cerinthe gymnandra</i> Gasp.	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	21,42
<i>Chamaerops humilis</i> L.	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	57,14
<i>Clematis cirrhosa</i> L.	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	28,57
<i>Coris monspeliensis</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	21,42
<i>Daucus carota</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	21,42
<i>Delphinium peregrinum</i> L.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	14,28
<i>Drimia pancration</i> (Steinh.) J.C. Manning &	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	57,14
<i>Ephedra fragilis</i> Desf.	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	28,57
<i>Erica multiflora</i> L.	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	21,42
<i>Erophaca baetica</i> (L) Boiss.	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	14,28
<i>Eryngium triquetrum</i> Vahl.	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	21,42

<i>Fagonia cretica</i> L.	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	42,85
<i>Fumaria capreolata</i> L.	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	21,42
<i>Galium</i> sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	28,57
<i>Globularia alypum</i> L.	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	35,71
<i>Helianthemum helianthemoides</i> (Desf.) Grosser	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	21,42
<i>Hyacinthoides lingulata</i> (Poir.) Rothm.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	21,42
<i>Hyoseris radiata</i> L.	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	14,28
<i>Juniperus phoenicea</i> L.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	21,42
<i>Lathyrus odoratus</i> L.	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	14,28
<i>Lavandula dentata</i> L.	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	64,28
<i>Linum maritimum</i> L.	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	28,57
<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	57,14
<i>Lycium intricatum</i> Boiss	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14,28
<i>Lysimachia monelli</i> (L.) U. Manns & Anderb.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	14,28
<i>Macrochloa tenacissima</i> (L.) Kunth.	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	21,42
<i>Micromeria inodora</i> (Desf.) Benth.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	21,42
<i>Narcissus elegans</i> (Haw.) Spach	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	50
<i>Narcissus serotinus</i> L.	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	28,57
<i>Pallenis maritimus</i> (L.) Greuter.	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	42,85
<i>Paronychia argentea</i> Pourr	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	21,42
<i>Periploca angustifolia</i> Labill.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	14,28
<i>Periploca graeca</i> L.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	21,42
<i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass.	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	21,42
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	21,42
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	42,85
<i>Plantago lanceolata</i> L.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	14,28
<i>Pycnocomon rutifolium</i> (Vahl) Hoffmanns. & Link	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	21,42
<i>Retama monosperma</i> (L.) Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	14,28
<i>Romulea bulbocodium</i> (L.) Seb.et Maur.	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	57,14
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	14,28
<i>Rubia peregrina</i> L.	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	21,42

<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Satureja nepeta</i> (L.) Scheele	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	28,57
<i>Searsia pentaphylla</i> (Jacq.) F. A. Barkley	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	21,42	
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	21,42	
<i>Smilax aspera</i> L.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	14,28	
<i>Stauracanthus boivinii</i> (Webb) Samp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	7,14	
<i>Stipa barbata</i> Desf.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7,14	
<i>Teucrium polium</i> L.	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	50	
<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	35,71	
<i>Ulex parviflorus</i> Pourret	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	35,71	
<i>Ulex</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	42,85	
<i>Urginea pancration</i> (Steinh) Phil.	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	57,14	
<i>Urtica membranacea</i> Poir.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	28,57	
<i>Urtica pilulifera</i> L.	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	35,71	
<i>Urtica urens</i> L.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	21,42	
<i>Viola odorata</i> L.	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	42,85	
<i>Withania frutescens</i> (L.) Pauquy	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	35,71	

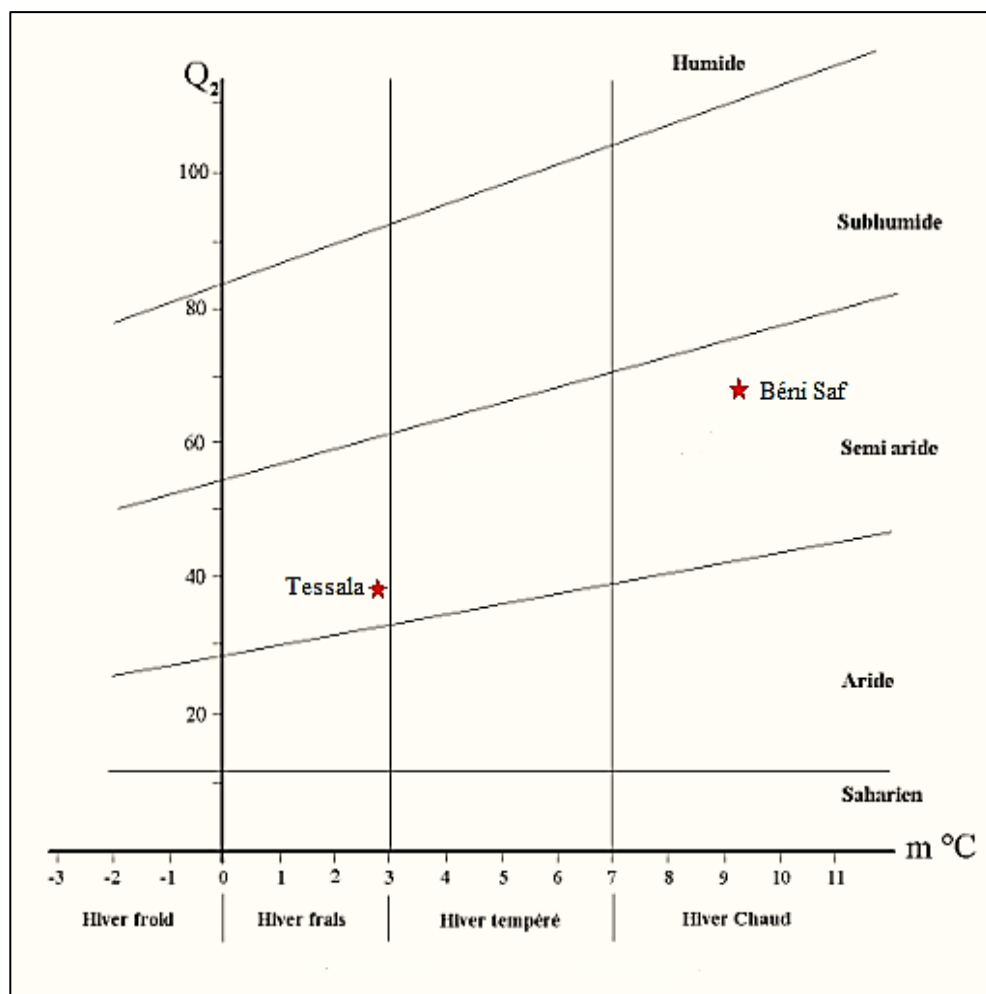




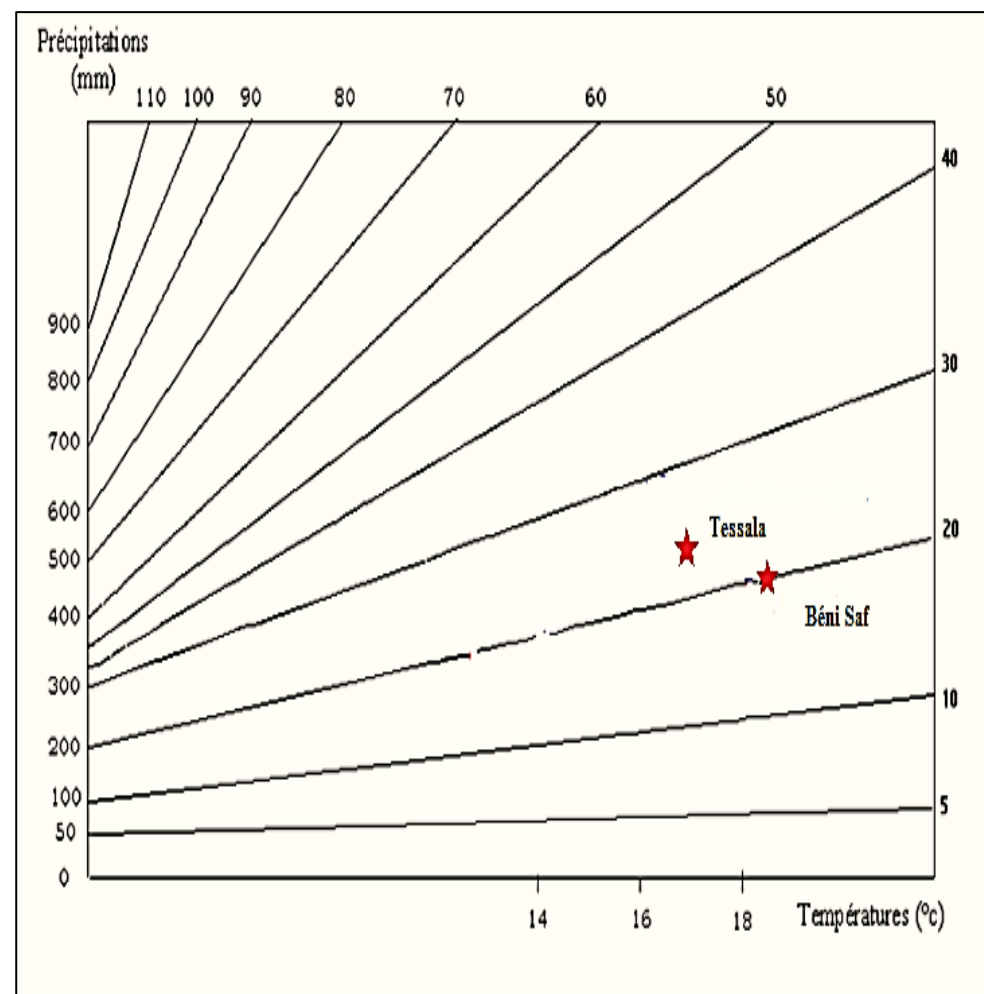








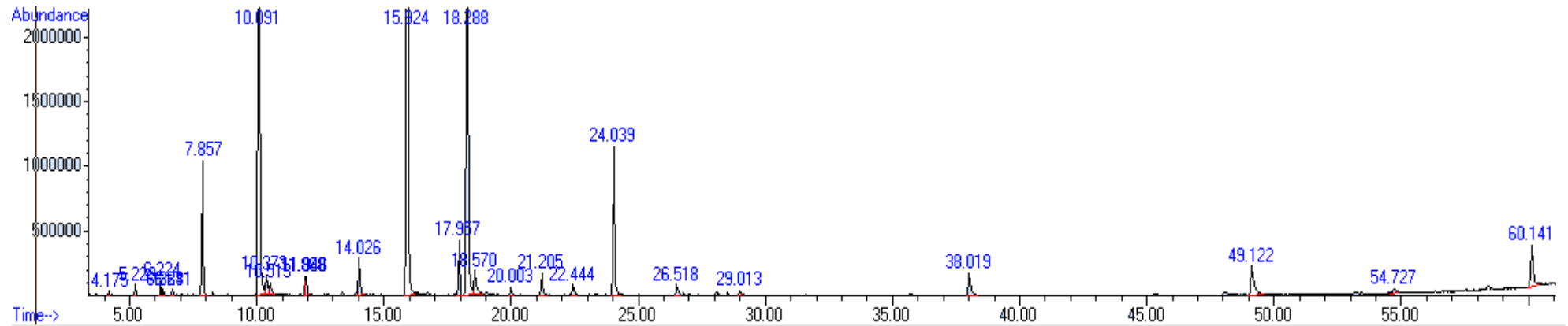
Annexe 05: Climogramme pluviothermique d'Emberger.

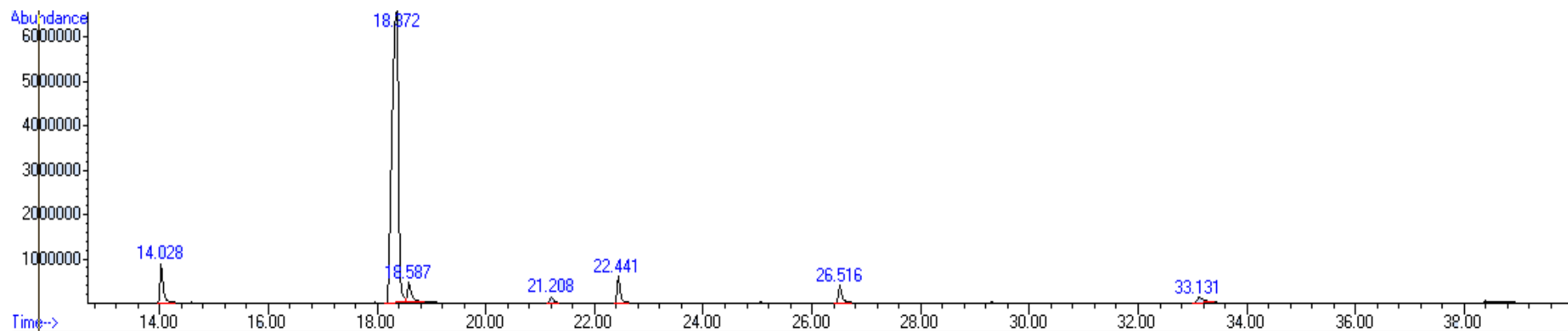
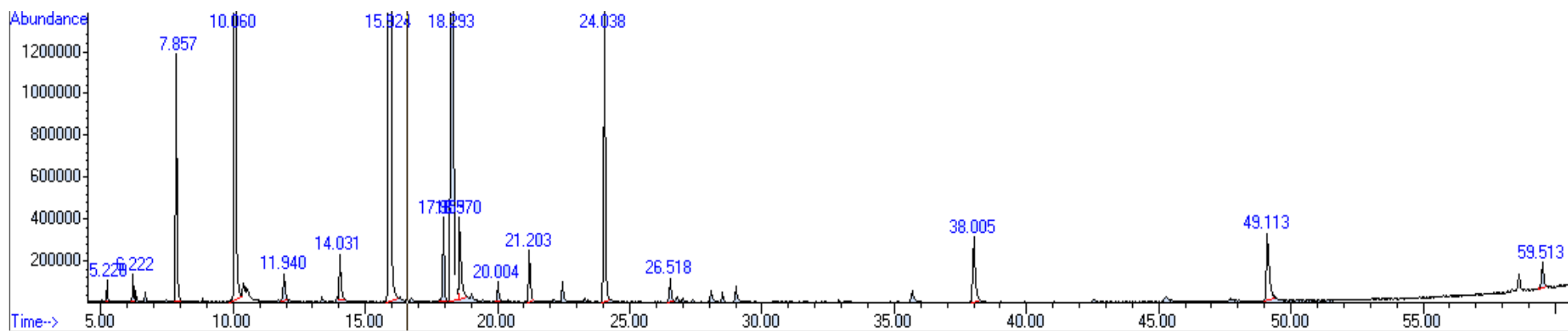


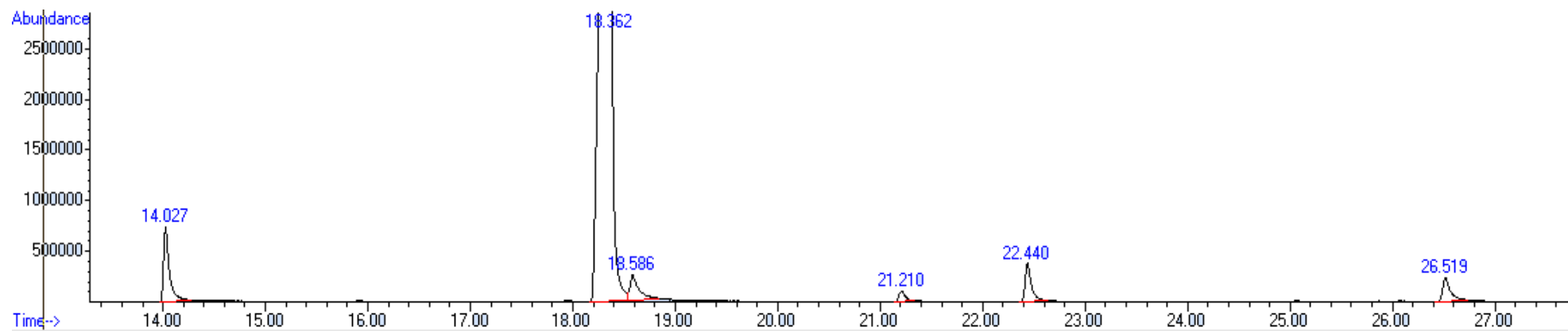
Annexe 06 : Abaque pour l'indice d'aridité de De Martonne.

Annexe 07 : Valeurs du test F de l'ANOVA à  $\alpha=0,05$ 

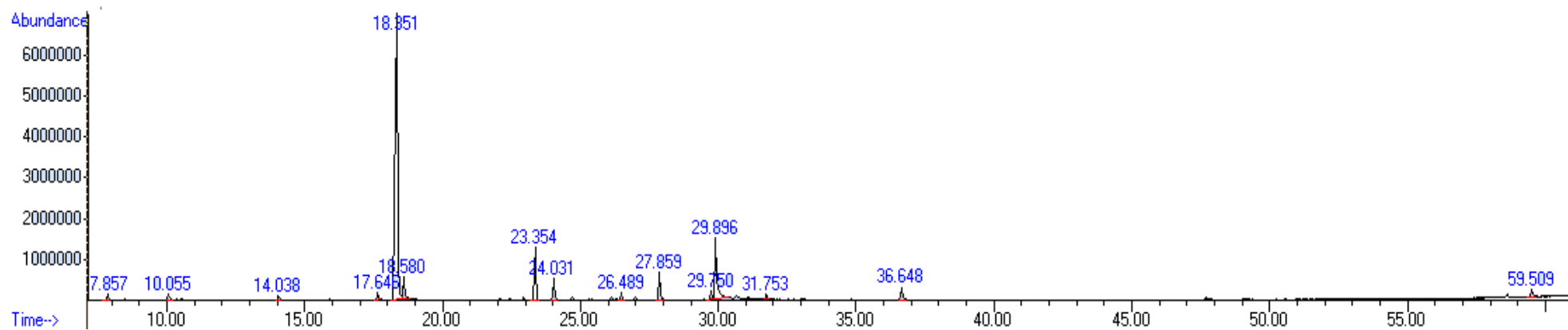
Paramètres	Stomate			Cavités sécrétrices		
	<i>R. angustifolia</i>	<i>R. montana</i>	<i>R. chalepensis</i>	<i>R. angustifolia</i>	<i>R. montana</i>	<i>R. chalepensis</i>
F	4,896	1,447	6,926	7,626	1,546	0,615
F critical	3,072	3,072	3,072	6,992	3,863	3,863
p-value	0,00982	0,2576	0,00203	0,00766	0,2689	0,6223

Annexe 08 : Chromatogramme des échantillons d'huile essentielle de chaque espèce du genre *Ruta* étudiéeHuile essentielle de *Ruta chalepensis* échantillon d'hiver

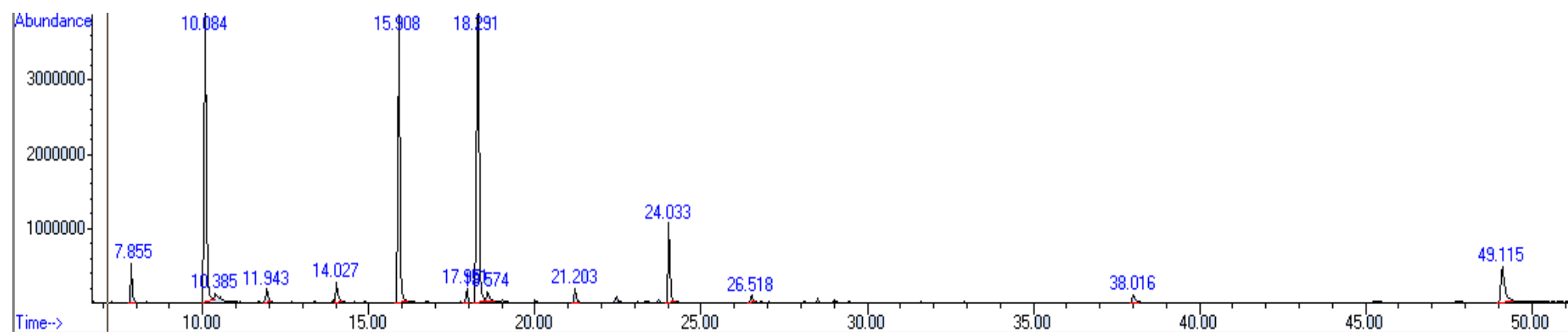
Huile essentielle de *Ruta angustifolia* échantillon d'hiverHuile essentielle de *Ruta chalepensis* échantillon d'Automne



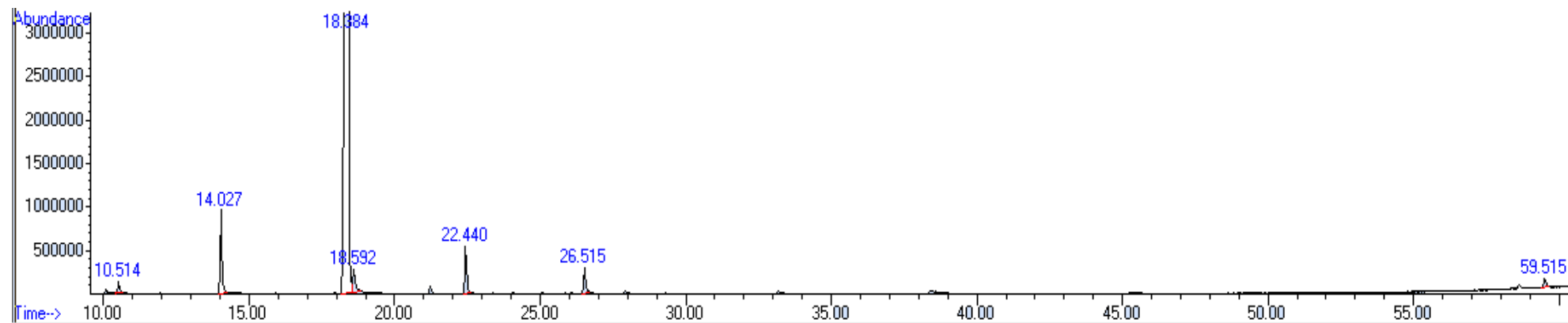
Huile essentielle de *Ruta angustifolia* échantillon d'Automne



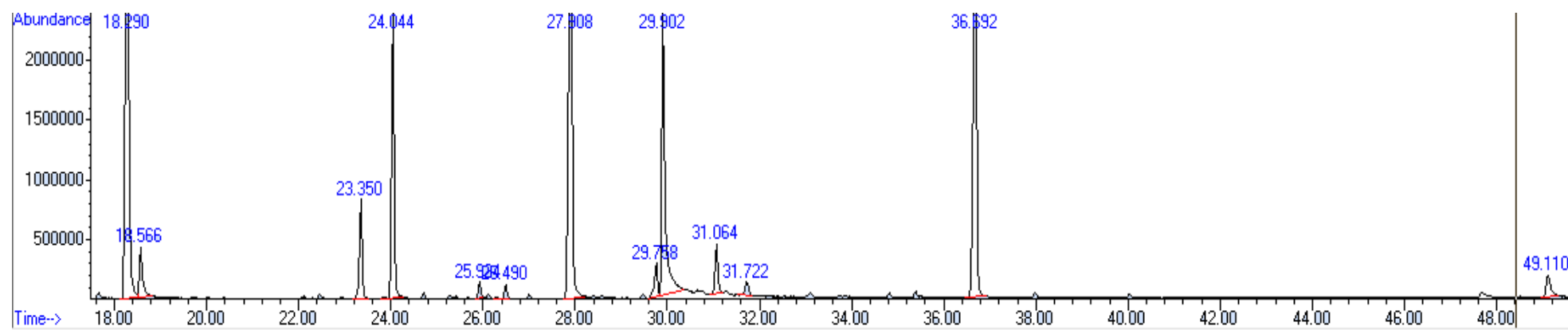
Huile essentielle de *Ruta montana* échantillon d'Automne



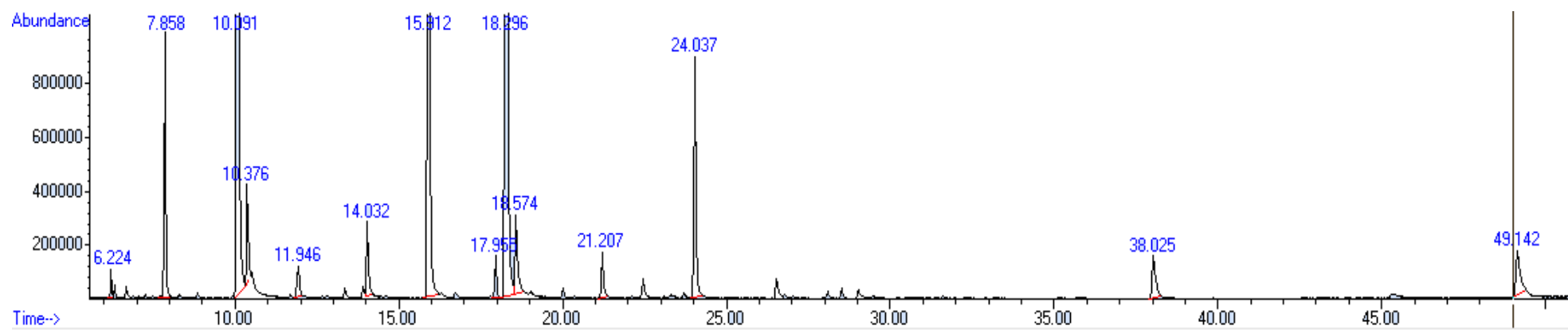
**Huile essentielle de *Ruta chalepensis* échantillon de printemps**



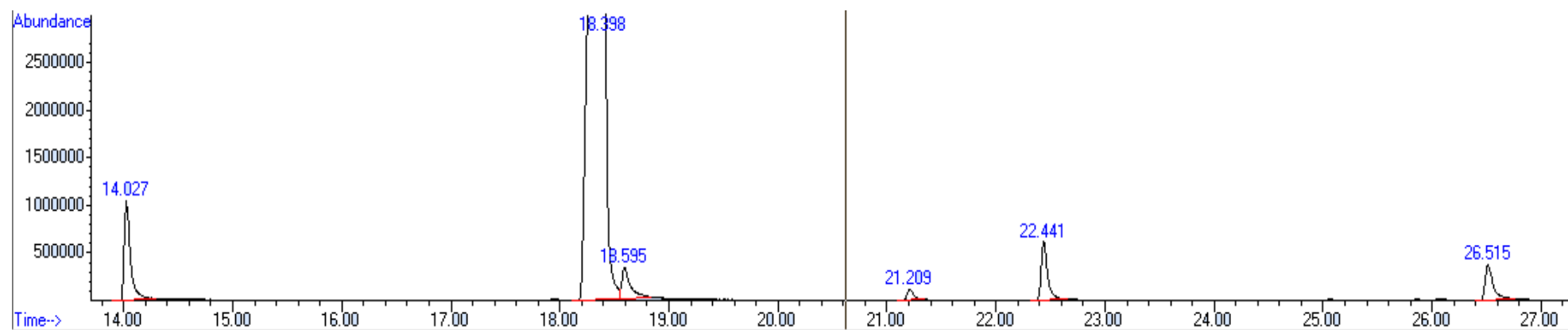
**Huile essentielle de *Ruta angustifolia* échantillon de printemps**



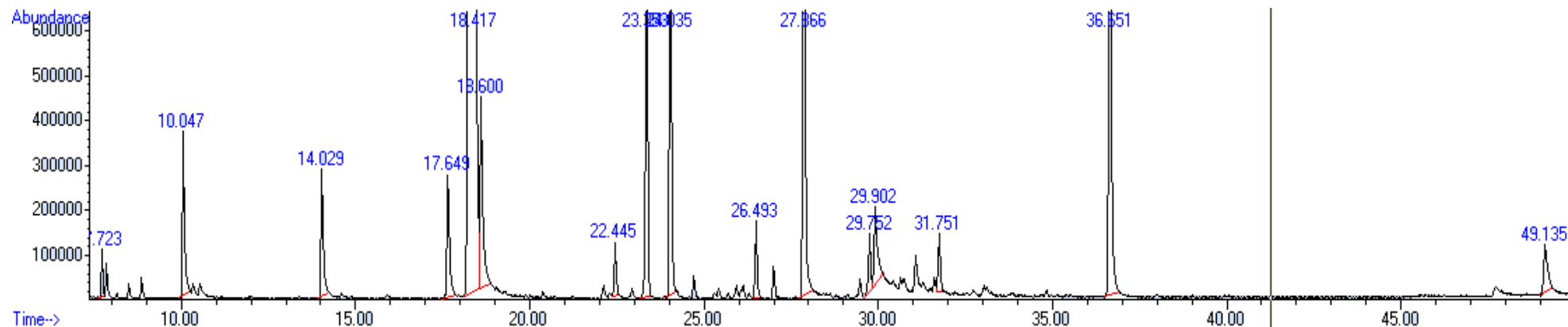
Huile essentielle de *Ruta montana* échantillon de printemps



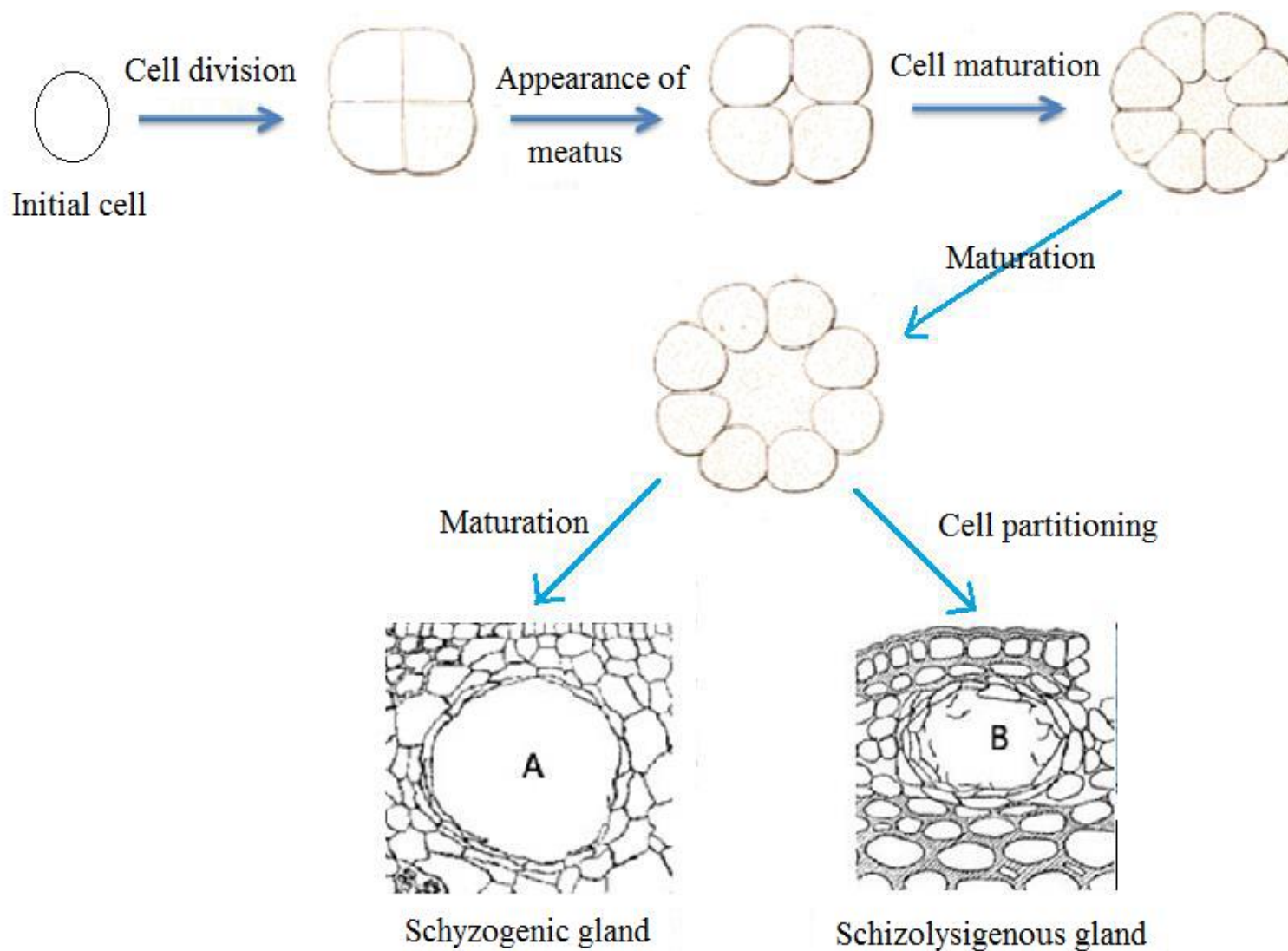
Huile essentielle de *Ruta chalepensis* échantillon d'été



Huile essentielle de *Ruta angustifolia* échantillon d'été



Huile essentielle de *Ruta montana* échantillon d'été



Annexe 09 : Formation des poches sécrétrices.

Au cours de cette formation doctorale, les principaux résultats obtenus ont donné lieu à des présentations sous forme d'articles publiés dans différentes revues scientifiques avec comité de lecture :

**Article 01** : Zineb Bennaoum, Hachemi Benhassaini, Fatiha Larabi & Malika Tirse, 2015. Macro and micro-phytodermic seasonal Characters of wild Ruta species (*Ruta montana*, *Ruta chalepensis* subsp. *latifolia* and *Ruta chalepensis* subsp. *angustifolia*) in northwestern Algeria. *Journal of Global Agriculture and Ecology*, vol. 3(1): 56-68.

**Article 02** : Zineb Bennaoum, Hachemi Benhassaini, Danilo Falconieri, Alessandra Piras & Silvia Porcedda, 2017. Chemical variability in essential oils from Ruta species among seasons, and its taxonomic and ecological significance. *Natural Product Research*, vol. 31 (19) : 2329–2334

**Article 03** : Zineb Bennaoum, Hachemi Benhassaini, 2017. Autoécologie et place des espèces du genre *Ruta* dans les formations végétales en Algérie nord-occidentale. *Ecologia Mediterranea*, Vol. 43 (1) : 19-35.