République Algérienne Démocratique et Populaire Ministère de
l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Echahid Cheikh Larbi Tebessi -Tébessa
Faculté des Sciences Exactes et Sciences de la
Nature et de la Vie
Département des Êtres Vivants.

Mémoire

Présenté en vue de l'obtention du diplôme de MASTER

Domaine : Science de la nature et de la vie

Filière : Sciences biologiques

Spécialité **:** Écophysiologie Végétale

Thème

Effets des pucerons galligènes sur le métabolisme foliaire du lentisque (*Pistacia lentiscus* L.) : analyse comparative et évolution temporelle

Présenté par

Ghrieb Nesrine

Devant le jury

Mehalaine Souad	MCA	Université de Tébessa	Présidente
Hioun Soraya	MAA	Université de Tébessa	Directrice
Ben haroun Souad	MCA	Université de Tébessa	Examinatrice

Date de soutenance : 04 juin 2026

Remerciements

Louange à **ALLAH**, le Tout-Puissant, qui m'a accordé la santé, la volonté et la persévérance pour mener à bien ce travail.

Ce mémoire est l'aboutissement d'un long chemin parcouru seule mais jamais sans soutien.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à ma directrice de mémoire, Mme **Hioun Soraya**, pour sa disponibilité, sa bienveillance et ses précieux conseils qui ont guidé chacune de mes étapes. Votre confiance a été pour moi une source de motivation inépuisable.

Je remercie les membres du jury, Dr **Ben haroun Souad** et Dr **Mehalaine Souad**, qui m'ont fait l'honneur d'évaluer ce travail et d'y apporter leur regard scientifique éclairé, sans oublier leur encouragement au cours de mon parcours universitaire.

Ma reconnaissance va également à l'ensemble des enseignants du Département des Êtres Vivants de l'Université Larbi Tebessi-Tébessa, pour la qualité de la formation qu'ils m'ont dispensée tout au long de mon cursus.

Mes remerciements vont également à toute personne ayant contribué à la réalisation de ce travail, notamment le personnel de laboratoire.

A mes chers parents, piliers de ma vie, qui ont supporté mes nuits sans sommeil et mes moments de doute avec une patience et un amour sans limites, ce diplôme est le fruit de vos sacrifices autant que des miens.

A tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail, je dis simplement, **MERCI**.

Dédicaces

Je vous dédie ce travail avec tout mon amour, toute ma gratitude et toute mon âme.

À toi Maman **Nada**,

Ces quelques mots ne seront jamais assez grands pour contenir tout ce que tu représentes pour moi. Tu t'es levée tôt et couchée tard, tu as prié pour moi dans le silence de la nuit, tu as porté mes angoisses sans jamais les montrer. Chaque page de ce mémoire porte ton empreinte, car sans toi, je n'aurais jamais eu la force d'aller jusqu'au bout. Tu es mon refuge, ma douceur, ma raison de réussir. Ce diplôme, c'est toi qui le mérites plus que moi.

À mon père **Zohir**, qui a tout donné sans jamais rien demander en retour, et dont la fierté silencieuse a toujours été mon moteur.

À mon frère **Oussama** et ma Sœur **Sara**, mes complices de toujours, qui ont rendu ce chemin plus léger et plus doux.

À tous mes proches et à chaque personne qui a été à mes côtés, qui m'a encouragée, soutenue ou simplement cru en moi dans les moments où je n'y croyais plus moi-même.

Nesrine.

Résumé

Pistacia lentiscus L. est une espèce ligneuse pérenne à large distribution méditerranéenne, jouant un rôle écologique structurant dans les écosystèmes semi-arides algériens. La présente étude s'inscrit dans une démarche phytoécologique et biochimique visant à caractériser l'interaction entre cette espèce et les pucerons galligènes (*Aploneura lentisci*) responsables de la formation de cécidies foliaires dans la commune de Boukhadra, wilaya de Tébessa. L'identification morpho-cécidienne de l'agent causal oriente vers l'espèce.

L'étude a été conduite sur trois campagnes saisonnières (juin 2025, octobre 2025 et février 2026), sur quatre types foliaires distincts : des feuilles de plantes saines (T : témoin), des feuilles saines de plantes infestées (IFS), des feuilles portant des galles (IFG) et sur les galles (G). Les paramètres analysés couvrent les caractéristiques physico-chimiques du sol, les paramètres biométriques foliaires, les teneurs en pigments photosynthétiques (*chlorophylles a* et *b*, Caroténoïdes) et les métabolites de défense (polyphénols totaux, flavonoïdes et tanins condensés).

Les résultats révèlent que l'infestation induit des modifications biométriques significatives, notamment une réduction de la surface foliaire et du nombre de feuilles par tige. Sur le plan photosynthétique, une perturbation des teneurs en *chlorophylles* est observée, plus prononcée dans les galles en été. L'analyse biochimique met en évidence une accumulation significative des métabolites phénoliques dans les galles, témoignant d'une réponse de défense active de la plante hôte impliquant les voies de résistances systémiques. La dynamique saisonnière de ces réponses souligne le rôle déterminant des conditions estivales dans l'effet du stress biotique.

Mots clés : *Pistacia lentiscus*, pucerons galligènes, cécidies foliaires, métabolites secondaires, stress biotique, semi-aride, Tébessa.

Abstract

Pistacia lentiscus L. is a perennial woody species with a broad Mediterranean distribution, playing a key structural ecological role in Algerian semi-arid ecosystems. The present study investigates the phytoecological and biochemical interaction between this species and gall-inducing aphids (*Aploneura lentisci*) responsible for the formation of leaf galls in the commune of Boukhadra, Tebessa.

The study was conducted across three seasonal campaigns (June, October and February), comparing four distinct leaf tissue types: leaves from healthy control plants (T), healthy leaves from infested plants (IFS), leaves bearing galls (IFG) and galls (G). Analyzed parameters included soil physico-chemical properties, foliar biometric traits, photosynthetic pigment contents (chlorophylls a and b, carotenoids) and defense metabolites (total polyphenols, flavonoids and condensed tannins).

Results reveal that infestation induces significant biometric alterations, including a reduction in leaf area and leaf number per stem. At the photosynthetic level, chlorophyll disruption was observed, most pronounced in summer gall tissue. Biochemical analysis evidenced a marked accumulation of phenolic metabolites within galls, reflecting an active host-plant defense response involving systemic resistance pathways. The seasonal dynamics of these responses highlight the critical role of summer conditions in biotic stress.

Keywords: *Pistacia lentiscus*, gall-inducing aphids, leaf galls, secondary metabolites, biotic stress, semiarid, Tebessa.

الملخص

يعتبر نبات الضرو نوعاً خشبياً معمراً ذو انتشار واسع في منطقة البحر الأبيض المتوسط، حيث يلعب دوراً بيئياً هيكلياً في النظم البيئية شبه جافة في الجزائر. تندرج هذه الدراسة ضمن نهج بيئي-نباتي وبيوكيميائي يهدف إلى وصف التفاعل بين هذا النوع النباتي وحشرات المن (*Aploneura lentiscus*) المسؤولة عن تكوين العفصات (الأورام) الورقية في بلدية بوخضرة، ولاية تبسة.

أُجريت الدراسة خلال ثلاث حملات موسمية (يونيو، أكتوبر، وفبراير)، على أربعة أنواع مختلفة من الأوراق: أوراق سليمة من نباتات شاهدة سليمة (T)، أوراق سليمة من نباتات مصابة (IFS)، أوراق تحمل عفصاً (IFG)، والعفصات (G). تشمل المعايير المدروسة الخصائص الفيزيائية والكيميائية للتربة، المعايير البيومترية للأوراق، محتويات صبغات البناء الضوئي (الكلوروفيل أ وب، والكاروتينات)، ومستقلبات الدفاع (البوليفينول الكلي، الفلافونويد، والدبغيات المكثفة).

تكشف النتائج أن الإصابة تؤدي إلى تغييرات بيومترية معتبرة، لا سيما انخفاض في المساحة الورقية وعدد الأوراق في كل ساق. على مستوى البناء الضوئي، لوحظ اضطراب في محتوى الكلوروفيل، والذي كان أكثر وضوحاً في العفصات خلال فصل الصيف. يسلط التحليل البيوكيميائي الضوء على تراكم كبير للمستقلبات الفينولية في العفص، مما يدل على استجابة دفاعية نشطة للنبات المضيف تشمل مسارات المقاومة الجهازية. تبرز الديناميكية الموسمية لهذه الاستجابات الدور الحاسم للظروف الصيفية في تفاقم الإجهاد الحيوي.

الكلمات المفتاحية: نبات الضرو، العفصات الورقية، المستقلبات الثانوية، الإجهاد الحيوي، شبه جاف ,تبسة.

Liste des abréviations

ANAT	Agence nationale d'aménagement du territoire
Anova	Analyse de variance
°C	Degré Celsius
CE	Conductivité électrique
Chl *a*	*Chlorophylle a*
Chl *b*	*Chlorophylle b*
Chl *a*/*b*	Ratio *Chlorophylle a*/ *Chlorophylle b*
D1	Date 1- campagne de juin
D2	Date 2- campagne d'octobre
D3	Date 3- campagne de février
EAG	Equivalent acide gallique
ECAT	Equivalent catéchine
F	Statistique de Fisher (valeur du test Anova)
FS	Feuilles saines
G	Galles
g/l	Gramme par litre
HSD	Honnêtement significativement différent-test de Tukey
IFG	Feuilles infestées portant des galles
IFS	Feuilles saines issue de plante infestées
ISR	Résistance systémique induite
Km^2	Kilomètre carré
LHC	Complexe collecteur de lumière
MF	Matière fraîche
mg/g MS	Milligramme par gramme de matières sèche
mg/ml	Milligramme par millilitres
Moy	Moyenne
mm	Millimètre
MS	Matière sèche
nm	Nanomètre
ONM	Office national de la météorologie
P	Valeur de probabilité (seuil de significativité)
pH	Potentiel hydrogène
SAR	Resistance systémique acquise
T	Témoin (feuilles saines de plantes saines)
Temp	Température
%	Pourcentage
µg/ml	Microgramme par millilitres

Liste des figures

Figure 01	Aspect morphologique de *P. lentiscus* dans la commune de Boukhadra, Tebessa	4
Figure 02	Caractéristiques morphologiques de *Pistacia lentiscus*	5
Figure 03	Caractéristiques climatiques optimales de *Pistacia lentiscus*	6
Figure 04	Caractéristiques édaphiques optimales pour *Pistacia lentiscus*	7
Figure 05	Potentiel biochimique de *Pistacia lentiscus*	7
Figure 06	Répartition des principales classes chimiques chez *Pistacia lentiscus*	8
Figure 07	Processus de formation et de développement des galles induites par le puceron	10
Figure 08	Principaux dommages causés par les pucerons galligènes	12
Figure 09	Localisation de la station d'etude dans la commune de Boukhadra, Tébessa	15
Figure 10	Diagramme ombrothermique de la région de Tébessa (1972-2018)	17
Figure 11	Plante infestée (A) et plante saine (B)	19
Figure 12	Evolution phénologique et chromatique des galles sur *Pistacia lentiscus* à Boukhadra ;(A) Aspect verdoyant des jeunes cécidies en juin ; (B) et (C) Virement pigmentaire en octobre et février.	27
Figure 13	Boxplots illustrant la variation de l'humidité en eau de la feuille (%) et de la foliole (%) chez les plantes saines (T), infestées sans galles (IFS° et avec galles (IFG)	29
Figure 14	Boxplots illustrant la variation de la longueur et de la largeur de la feuille (cm) chez T, IFS et IFG	30
Figure 15	Boxplots illustrant la variation de la longueur du pétiole (cm) chez T, IFS et IFG	31
Figure 16	Boxplots illustrant la variation du nombre de feuilles/ tige chez T, IFS et IFG	32
Figure 17	Evolution saisonnière des teneurs en pigments photosynthétiques et du ratio Chl *a*/*b* chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T, IFS, IFG, G)	35
Figure 18	Evolution saisonnière des teneurs moyennes des polyphénols totaux chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T, IFS, IFG, G)	36
Figure 19	Evolution saisonnière des teneurs moyennes des flavonoïdes totaux chez le lentisque en fonction de l'état sanitaires des tissus (T, IFS, IFG, G)	38
Figure 20	Evolution saisonnière des teneurs moyennes des tanins condensés chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissu (T, IFS, IFG, G)	39

Liste des Tableaux

Tableau 1	Taxonomie de *Pistacia lentiscus* L.	3
Tableau 2	Données climatiques mensuelles, station de Tébessa (ONM, 2025-2026).	17

Table des matières

Remerciements ……..……...……I
Dédicace……II
Résumés……...…III
Listes des abréviations...……..……...…VI
Listes des figures et des tableaux ……VII

Introduction.....**ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.**

PARTIE 01 : Revue bibliographique .....**ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.**

1.Présentation générale et caractéristiques biologiques de *Pistacia lentiscus* L. 3

1.1. Taxonomie et origine 3

1.2. Morphologie, distribution et exigences écologiques 4
1.2.1. Caractéristiques morphologiques 4
1.2.2. Distribution et exigences écologiques 5

1.3. Composition chimique et potentiel biochimique 7

2. Les pucerons galligènes du genre *Pistacia* 8

2.1. Diversité et spécificité des pucerons galligènes 8

2.2. Cycle de vie et biologie de la reproduction des pucerons 9

3. Impact de la galle sur les mécanismes morpho-physiologiques de *Pistacia* 10

3.1. Altérations morpho-anatomiques et physiologiques 10

3.2. Principaux dommages causés par les pucerons galligènes 11

3.3. Réponses métaboliques et stress oxydatif 12

Partie 02 : Matériels et méthodes 14

1. Présentation de la zone d'étude 15

1.1.Le cadre regional : la wilaya de tebessa 16

1.2. Le cadre local : la commune de Boukhadra 16

1.3. Caractéristiques bioclimatiques 17

2. Matériel végétal et échantillonnage 18

3.Paramétres étudiés 19

3.1. Paramètres édaphiques 19
3.1.1. pH et conductivité électrique 19
3.1.2. La matière organique 20
3.1.3. Calcaire total 21
3.1.4. Le calcaire actif 22
3.1.5. Texture du sol 22

3.2. Paramètres biométriques 23
3.2.1. Mesures dimensionnelles 23
3.2.2. Détermination de la biomasse foliaire 23

3.3. Paramètres biochimiques 23
3.3.1. Dosages des pigments photosynthétiques 23
3.3.2. Dosages des métabolites secondaires 24

4. Analyse statistique 24

5. Traitements par intelligence artificielle 24

PARTIE 03 : Résultats 25

1. CARACTERISATION écosystemique 26

2. Paramétres biométriques 26

2.1. Humidité de la feuille 27

2.2. Humidité de la foliole 27

2.3. Longueur de la feuille 30

2.5. Longueur du pétiole 31

2.6. Nombre de feuilles par tige 31

3.1. *Chlorophylle* a (Chl *a*) 323

3.2. *Chlorophylle* b (Chl *b*) 33

3.3. *Chlorophylle* totale (Chl *a* + *b*) 33

3.4. Ratio *Chlorophylle a* / *Chlorophylle* b (Chl *a*/*b*) 33

3.5. Caroténoïdes (car) 34

4. Polyphenols totaux 356

5. Flavonoïdes totaux 367

6. Tanins condensés 38

Partie 04 : Discussion générale .....

1. Caracteristiques climatiques 41

2. Perturbation morphologiques induites par l'infestation 41

3. Altération de l'appareil photosynthétique 42

4. Réponse du métabolisme phénolique à l'infestation 44

5. Role modulateur de la saison 45

6. Synthése : une interaction plante-galligène à effets multiples et intégrés 46

Conclusion et perspectives 49

Références bibliographiques 50

Annexes 60

Introduction

Les écosystèmes méditerranéens, caractérisés par leur fragilité et leur richesse floristique, abritent des espèces ligneuses d'une grande valeur écologique et ethnobotanique. Parmi celles-ci, *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae), communément désigné sous le nom de lentisque, occupe une place prépondérante dans la végétation sclérophylle du bassin méditerranéen. En Algérie, cette espèce constitue un élément structurant des maquis et des garrigues, des étages bioclimatiques subhumides aux zones semi-arides, où elle joue un rôle écologique majeur dans la stabilisation des sols et la conservation de la biodiversité (Quézel et Santa, 1962-1963).

Sur le plan biochimique, *P. lentiscus* se distingue par une richesse exceptionnelle en métabolites secondaires (terpénoïdes, composés phénoliques, flavonoïdes) conférant à ses organes des propriétés antioxydantes, anti-inflammatoires et antimicrobiennes reconnues (Milia *et al.*, 2021). Cependant, malgré ses mécanismes de défense intrinsèques, cette espèce reste vulnérable aux infestations phytopathologiques. En particulier, les pucerons galligènes de la famille *Aphididae*, et notamment *Aploneura lentisci*, induisent sur les folioles des galles caractéristiques résultant d'une reprogrammation cellulaire profonde, perturbant ainsi les équilibres morpho-physiologiques et métaboliques de la plante hôte. Si les interactions entre les insectes galligènes et les espèces du genre *Pistacia* ont fait l'objet de quelques travaux à l'échelle méditerranéenne (Inbar *et al.*, 2004), les effets de ces infestations sur les mécanismes de défense biochimique de *P. lentiscus* dans le contexte algérien demeurent insuffisamment documentés. La région de Tébessa, en particulier, constitue une zone de transition bioclimatique représentative des enjeux phytosanitaires propres aux hauts plateaux orientaux.

Dans ce contexte, diverses interrogations se posent concernant la population algérienne de P. lentiscus : est-ce que l'attaque gallicole entraîne des changements dans le métabolisme phénolique des feuilles ? Les réponses de défense se limitent-elles aux zones infestées ou se propagent-elles de manière systémique vers d'autres parties saines de la plante ? Dans quelle mesure le stress abiotique et l'activité gallicole affectent-ils le fonctionnement physiologique de l'espèce ?

L'étude actuelle émet l'hypothèse générale selon laquelle P. lentiscus, une espèce caractérisée par un métabolisme secondaire riche, réagit à l'attaque des pucerons en mettant en place une réponse de défense biochimique dont la nature et l'intensité varient en fonction du type de tissu et de la période phénologique.

Partie 1

Revue bibliographique

1. Présentation générale et caractéristiques biologiques de *Pistacia lentiscus* L.

1.1. Taxonomie et origine

Le genre *Pistacia* appartient à la famille des Anacardiaceae, rattachée à l'ordre des Sapindales (Stevens, 2008). Selon la classification phylogénétique APG IV (2016), cette espèce s'inscrit au sein du clade des Malvidées (Eurosidée II), un groupe de dicotylédones vraies caractérisé par la présence fréquente de canaux résinifères.

Le tableau 01 récapitule la position systématique de l'espèce selon les normes internationales actuelles et classiques.

Tableau 01 : Taxonomie de *Pistacia lentiscus* L.

Classification APG IV (2016)		**Classification de Cronquist (1981)**	
Règne	Plante	Règne	Plante
Clade	Angiosperme	Branche	Spermaphytes
Clade	Dicotylédones vraies	Sous-branche	Angiospermes
Clade	Noyau des dicotylédones vraies	Classe	Dicotylédones
Clade	Rosidées	Ordre	Sapindales
Clade	Malvidées (Eurosidées II)	Famille	Anacardiaceae
Ordre	Sapindales	Genre	*Pistacia*
Famille	Anacardiaceae	Espèce	*Pistacia lentiscus* L.
Genre	*Pistacia*		
Espèce	*Pistacia lentiscus* L.		

Le genre comprend environ neuf espèces et cinq sous-espèces, bien que des révisions taxonomiques identifient jusqu'à 14 taxons valides répartis en deux sections principales : la section *Pistacia* et la section *Lentiscella*. *P. lentiscus* L. appartient à cette dernière section, aux côtés de *P. mexicana* et *P. weinmannifolia* (Al-saghir et Porter, 2012).

Le genre *Pistacia* serait apparu en Asie centrale il y a environ 80 millions d'années, avant de se diversifier dans deux centres majeurs : la région méditerranéenne et l'Asie occidentale (Al Saghir, 2009 ; Kafkas *et al.*, 2002). En Algérie, le genre est représenté par trois espèces spontanées *: P. lentiscus, P. terebinthus et P. atlantica* (Quézel et Santa, 1962-1963).

Pistacia lentiscus est communément désigné sous le nom de Pistachier lentisque ou Arbre à mastic (Vennetier et Plazanet, 2022). En Algérie, ses appellations varient selon les régions et les dialectes locaux : il est nommé « Dharou » dans l'extrême-Est (Guelma, Annaba et El Tarf), « Amadagh » en Kabylie, et « Tro » ou « Troo » dans la région de Jijel (Bensalem, 2015 ; Beldi *et al.*, 2021).

1.2. Morphologie, distribution et exigences écologiques

1.2.1. Caractéristiques morphologiques

Pistacia lentiscus se présente comme un arbuste dioïque, sempervirent et sclérophylle, dont la hauteur varie généralement entre 1 et 4 mètres, pouvant exceptionnellement atteindre 8 mètres (Fig. 01). Son écorce, initialement lisse et grise, tend vers le rougeâtre sur des jeunes rameaux (Vennetier et Plazanet, 2022). Les feuilles sont alternes, coriaces et composées- paripennées, une caractéristique qui le distingue des autres espèces du genre par l'absence de foliole terminale et la présence d'un rachis ailé (Al-Saghir et Porter, 2012). Elles comptent généralement 2 à 6 paires de folioles lancéolées et brillantes.



Figure 01 : Aspect morphologique de *P. lentiscus* dans la commune de Boukhadra, (Tébessa) (Ghrieb, 22/06/2025).

P. lentiscus est un arbuste persistant et écologiquement durable. Il est thermophile et xérophile, bien adapté à des conditions de croissance difficiles, à la sécheresse et à un environnement chaud, qui exercent tous une influence sur le phénotype et la richesse des métabolites secondaires (Barra *et al.*, 2007 ; Milia *et al.*, 2021).

La floraison, synchrone entre les individus mâles et femelles, s'étend de mars à mai selon les conditions thermiques (Jordano, 1988). Les fleurs, apétales, sont regroupées en panicules denses à l'aisselle des feuilles (Fig. 02). Le fruit est une petite drupe globuleuse d'environ 5 mm de diamètre, variant du vert au rouge, puis au noir à maturité complète entre octobre et novembre (Boughrara-Merzougui, 2015).

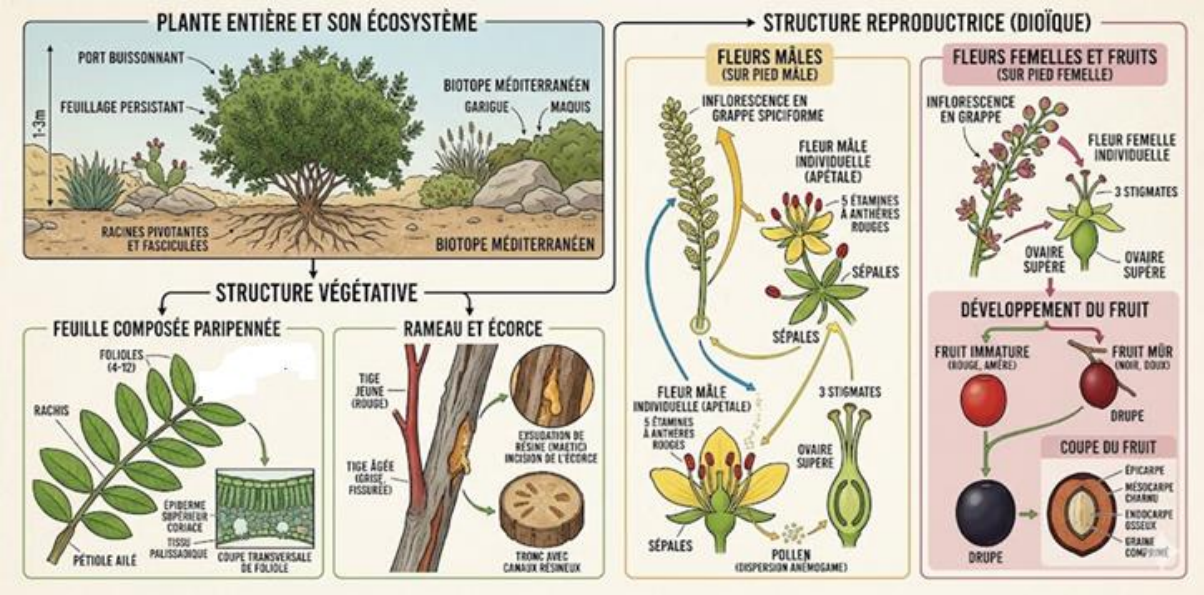


Figure 02 : Caractéristiques morphologiques de *Pistacia lentiscus* (Générée avec AI. Gherieb, 2026)

1.2.2. Distribution et exigences écologiques

Le lentisque est une espèce emblématique du bassin méditerranéen, où il colonise le maquis et les garrigues du littoral jusqu'à environ 800 mètres d'altitude (Quézel, 1981). En Algérie, il prospère principalement dans les étages bioclimatiques subhumides et semi-arides (Alyafi, 1979). Selon Julve (2024) son optimum écologique se situe dans une zone méditerranéenne-littorale, elle craint les gelées fréquentes ce qui limite sa progression vers l'intérieur des terres et en altitude ; et sur le plan édaphique se développe sur des sols limoneux et mésotrophes légèrement acide. D'après Alvarez *et al.*, (2018) cette plante est tolérante au stress salin, ce qui lui permet de coloniser les zones côtières, elle n'est pas halophyte mais a une stratégie écophysiologique d'exclusion strict où elle limite activement l'absorption et le transport des sels vers les feuilles.

En tant qu'espèce sclérophylle, *P. lentiscus* face aux stress hydriques, privilégie des modifications morpho-anatomiques xéromorphes par augmentation de l'épaisseur de cuticule, développement du parenchyme palissadique et réduction de la surface foliaire (Doghbage *et*

al., 2023). Cette résilience face aux stress abiotiques en fait une espèce stratégique pour les programmes de restauration écologique dans un contexte de changement climatique (Vallejo *et al.*, 2012 ; Alvarez *et al.*, 2018).

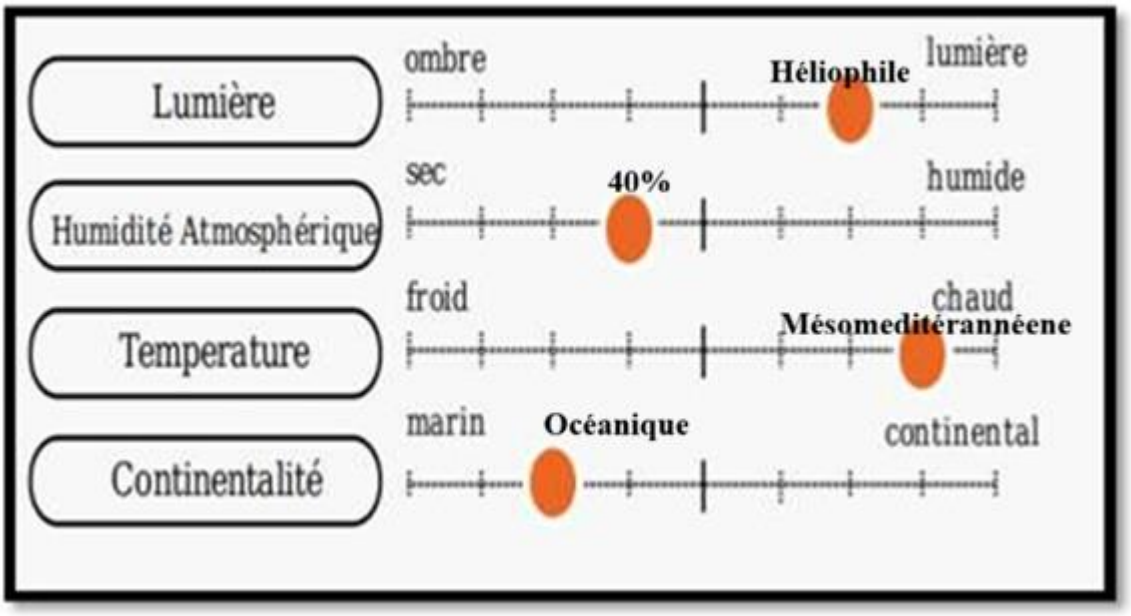


Figure 03 : Caractéristiques climatique optimales de *Pistacia lentiscus* (Julve, 2024)

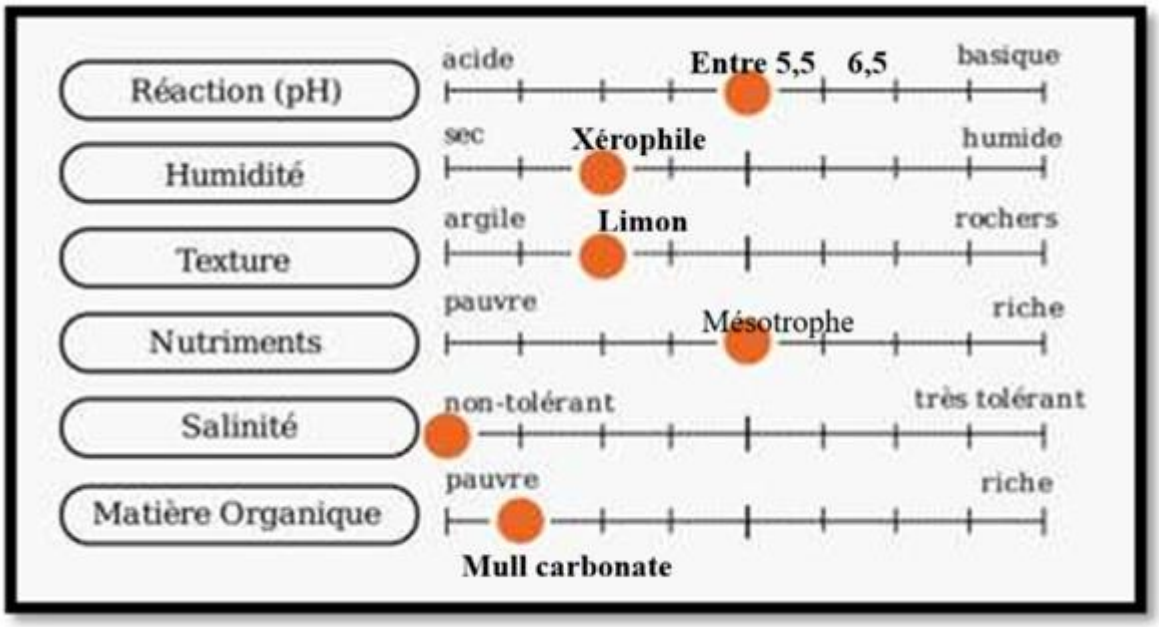


Figure 04 : Caractéristiques édaphiques optimales pour *Pistacia lentiscus* (Julve, 2024).

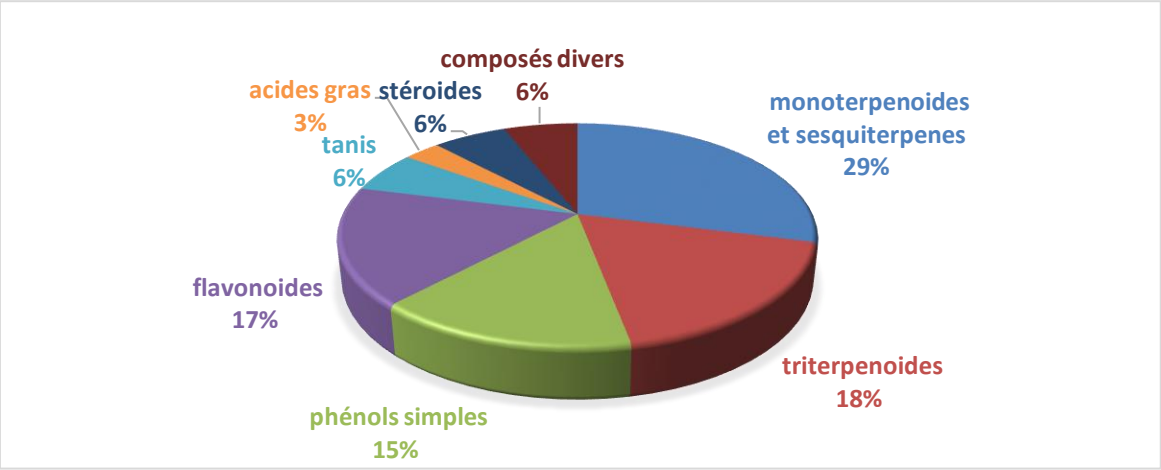


Figure 05 : Potentiel biochimique de *Pistacia lentiscus*.

1.3 Composition chimique et potentiel biochimique

Le potentiel biochimique de *P. lentiscus* est caractérisé par une grande richesse en métabolites secondaires, principalement localisés dans les feuilles, les fruits et de l'oléorésine (mastic) (Fig. 05). On dénombre environ 157 composés identifiés chez cette espèce. La fraction chimique est dominée par les terpénoïdes, qui représentent environ 47% des constituants totaux, suivis des composés phénoliques (phénols simples, flavonoïdes et tanins) à hauteur de 38% (Milia *et al.*, 2021) (Fig. 06).

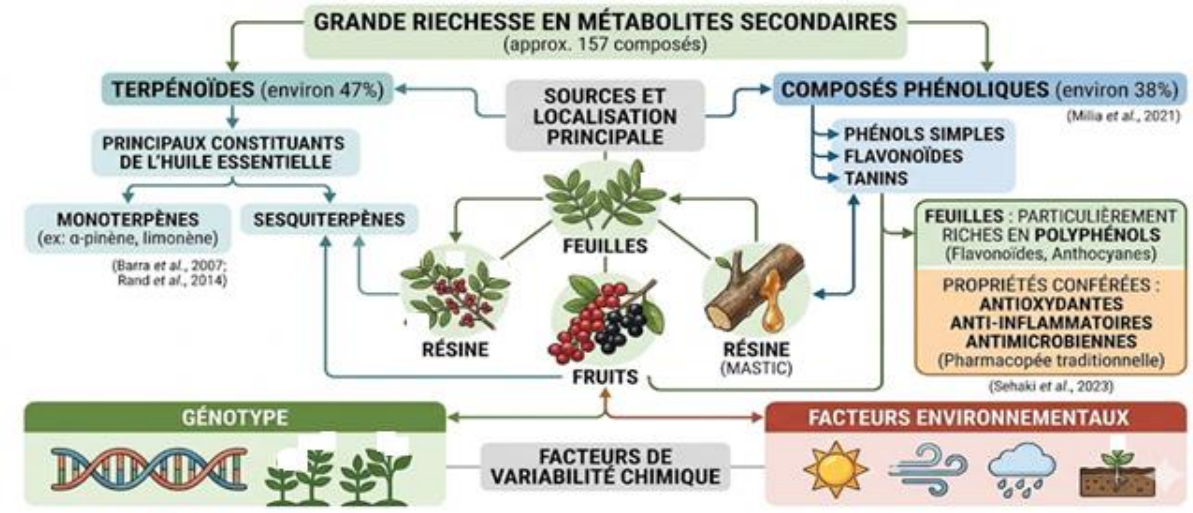


Figure 06 : Répartition des principales classes chimiques chez *Pistacia lentiscus* (Milia *et al.*, 2021).

La fraction volatile, notamment l'huile essentielle foliaire est riche en monoterpènes tels que l'α-pinène et le limonène, ainsi qu'en sesquiterpènes (Barra *et al*., 2007 ; Rand *et al*., 2014). Cette diversité chimique varie significativement selon le génotype et les facteurs environnementaux (Barra *et al*., 2007). Les feuilles de *P. lentiscus* L. se distinguent par leur haute teneur en polyphénols, notamment en flavonoïdes et en anthocyanes, ce qui confère à cet organe des propriétés antioxydante anti-inflammatoires et antimicrobiennes majeurs, largement reconnues en pharmacopée traditionnelle. Bien que ces principes actifs soient présents dans l'ensemble de la plante, leur distribution reste hétérogène. Si les feuilles agissent comme le siège principal des activités antioxydantes et antimicrobiennes essentielles à la défense contre les pathogènes, l'action anti-inflammatoire est quant à elle particulièrement concentrée dans la résine (mastic) et l'huile du fruit (Sehaki *et al.,* 2023). Dans une perspective phytopathologique, l'étude de ces métabolites au niveau foliaire est cruciale, car leur mobilisation constitue une réponse directe au stress oxydatif induit par l'agent causal, soulignant ainsi le lien entre l'intégrité morphologique de la feuille et l'efficacité des mécanismes de défense biochimique de l'hôte.

2. Les pucerons galligènes du genre *Pistacia*

2.1. Diversité et spécificité des pucerons galligènes

Les insectes galligènes (cécidogènes), et plus particulièrement les pucerons appartenant à la famille des *Aphididae*, entretiennent des relations trophiques étroites avec les espèces du genre *Pistaci*a. Ces insectes sont capables de manipuler le métabolisme et le développement de leur hôte pour induire la formation de galles, des structures tumorales néoformées qui servent à la fois d'abri protecteur et de source de nourriture pour leurs larves (Inbar *et al.,* 2004 ; Rostas *et al.,* 2013).

La diversité de ces pucerons est remarquable : les espèces induisant des galles sur le genre *Pistacia*, appartiennent à 13 genres différents (Alvarez *et al.,* 2016). Ces pucerons manifestent une spécificité d'hôte très marquée, chaque espèce de pucerons étant généralement inféodée à une ou quelques espèces de *Pistacia*. D'autres genres tels que *Slavum, Geoica* et *Baizongia* sont également connus pour leur capacité à induire des galles volumineuses et complexes sur diverses espèces de pistachiers (Inbar *et al.,* 2004). Parmi les espèces les plus fréquemment rencontrées sur le lentisque, on cite *Aploneura lentisci*, une espèce endémique de la région méditerranéenne (Popay et Cox, 2016).

La structure microscopique et la morphologie de la galle constituent d'ailleurs des caractères taxonomiques essentiels pour l'identification des espèces de pucerons galligènes (Alvarez *et al.,* 2016). Sur le lentisque les galles se développent par repliement de la marge des folioles, prenant des teintes rougeâtres distinctives souvent en forme de petit haricot ou de rein.

2.2 Cycle de vie et biologie de la reproduction des pucerons

La biologie de la reproduction des pucerons galligènes du genre *Pistacia* est caractérisée par des cycles de vie complexes, souvent hétéroéciques (impliquant une alternance d'hôtes) et holocycliques (alternance de phase sexuées et parthénogénétiques). Le cycle débute au printemps par l'éclosion de l'œuf d'hiver sur l'hôte principal *Pistacia,* donnant naissance à une fondatrice. Celle-ci initie la formation de la galle dans laquelle elle se multiplie parthénogénétiquement (Popay et Cox, 2016). L'initiation de la galle résulte d'une interaction biochimique précise entre l'insecte et la plante hôte : des bourgeons, l'insecte injecte une salive hormonale qui reprogramme le développement des cellules végétales, et le choix du site d'induction détermine directement la morphologie finale de la structure formé (Fig. 07) (Wool, 2005). Après avoir terminé leur développement dans la galle, les générations suivantes, constituées d'individus ailés (émigrants), quittent la galle à maturité pour coloniser l'hôte secondaire. Après une période de multiplication souterraine, des individus ailés (sexupares) retournent vers le pistachier pour engendrer les formes sexuées (mâles et femelles ovipares), bouclant ainsi le cycle par la ponte de l'œuf d'hiver (Popay et Cox, 2016). L'hôte secondaire

est généralement le système racinaire de poacées sauvages ou cultivées (Blackman et Estop, 2014).

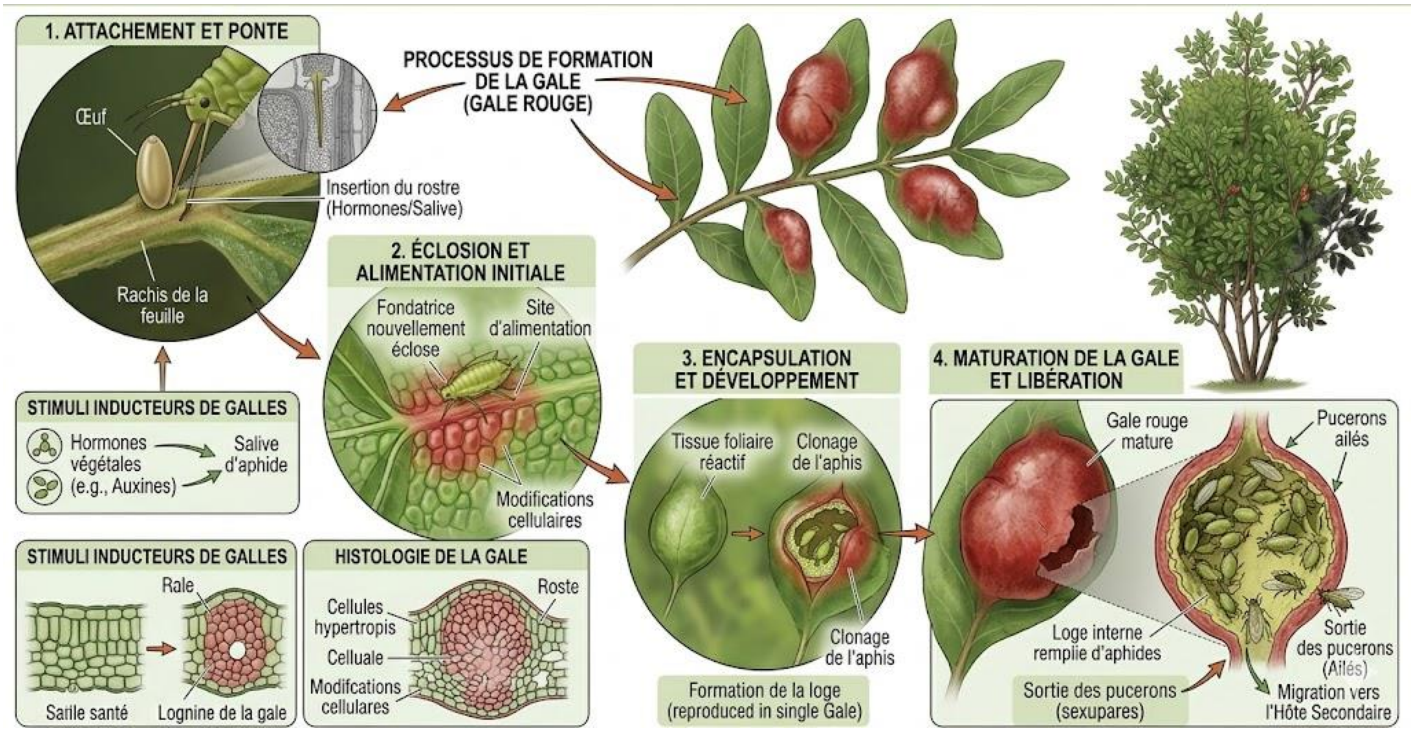


Figure 07 : Processus de formation et de développement des galles induites par le puceron (Générée avec AI. Gherieb, 2026).

3. Impact de la galle sur les mécanismes morpho-physiologiques de *Pistacia*

L'établissement de la galle induit des altérations profondes qui transforment l'organe hôte en un centre de consommation de ressources.

3.1. Altérations morpho-anatomiques et physiologiques

L'infestation des pucerons d'une *Pistacia* provoque une désorganisation complète du mésophylle foliaire. On observe une hypertrophie et une hyperplasie des cellules parenchymateuses et des faisceaux vasculaires (Hemmamm *et al.*, 2003). La galle agit comme un puits métabolique puissant, détournant les nutriments de la plante vers l'inducteur. Cette réorientation vasculaire est essentielle pour soutenir la croissance rapide de la structure gallaire (Mellah et Benhassaini, 2016).

P. lentiscus possède naturellement des traits xéromorphes comme une cuticule épaisse et un parenchyme palissadique dense, mais la cécidogène modifie ces traits, réduisant souvent la surface foliaire utile, en altérant la structure des stomates. La plasticité écologique de la plante

lui permet de tolérer ces modifications, bien que cela représente un cout énergétique important (Doghbage *et al.,* 2023).

Les galles accumulent activement des métabolites, ce qui réduit la disponibilité des ressources pour le reste de la plante. Cet impact se traduit par une diminution de la conductance stomatique induit par le détournement de la sève (Alvarez *et al.,* 2016). Des modèles comparables montrent que l'alimentation des pucerons réduit l'efficacité photochimique du feuillage (Kot et Kmieć, 2020).

Pour assurer la survie des pucerons dans les galles fermées, des mécanismes de réabsorption du miellat sont mis en place, évitant ainsi la noyade des insectes. Ces processus de recyclage interne augmentent la charge physiologique de la plante hôte (Alvarez *et al.,* 2018).

3.2. Principaux dommages causés par les pucerons galligènes

Les pucerons galligènes (*Aphidoidea*) sont des insectes phytophages qui induisent des altérations morphologiques et physiologiques complexes chez leurs plantes hôtes, entrainant des dommages significatifs, comme illustré par la Figure 08. Cette interaction parasitaire se manifeste par une série de symptômes distincts, chacun résultant de mécanismes biologiques spécifiques.

Les pucerons galligènes, en tant qu'insectes phloémophages, infligent des dommages multifactoriels aux plantes hôtes, résultant d'interactions complexes et de manipulations physiologiques. Le prélèvement de sève par leurs stylets buccaux affaiblit directement la plante en détournant les nutriments essentiels et en modulant les défenses de l'hôte via des effecteurs salivaires (Walling, 2008 ; Foyer *et al.,* 2015). Cette activité parasitaire induit des déformations des pousses et un enroulement des feuilles, conséquences de la perturbation de l'équilibre hormonal végétal (Giordanengo *et al.,* 2010). Une manifestation distinctive est la formation de galles, excroissances végétales anormales résultant d'une reprogrammation cellulaire induite par le puceron, offrant un micro-environnement protégé et nutritif (Stern, 2008 ; Yarou, 2011 ; He *et al.,* 2016). Enfin, et de manière critique, les pucerons agissent comme des vecteurs de phytovirus, transmettant des maladies virales souvent plus dévastatrices que les dommages mécaniques directs (Brault *et al.,* 2010 ; Dardeau, 2014 ; Roman, 2017 ; Jiang *et al.,* 2019). L'ensemble de ces mécanismes souligne la complexité de l'interaction pucerons-plante et l'importance d'une compréhension approfondie pour une gestion phytosanitaire efficace.

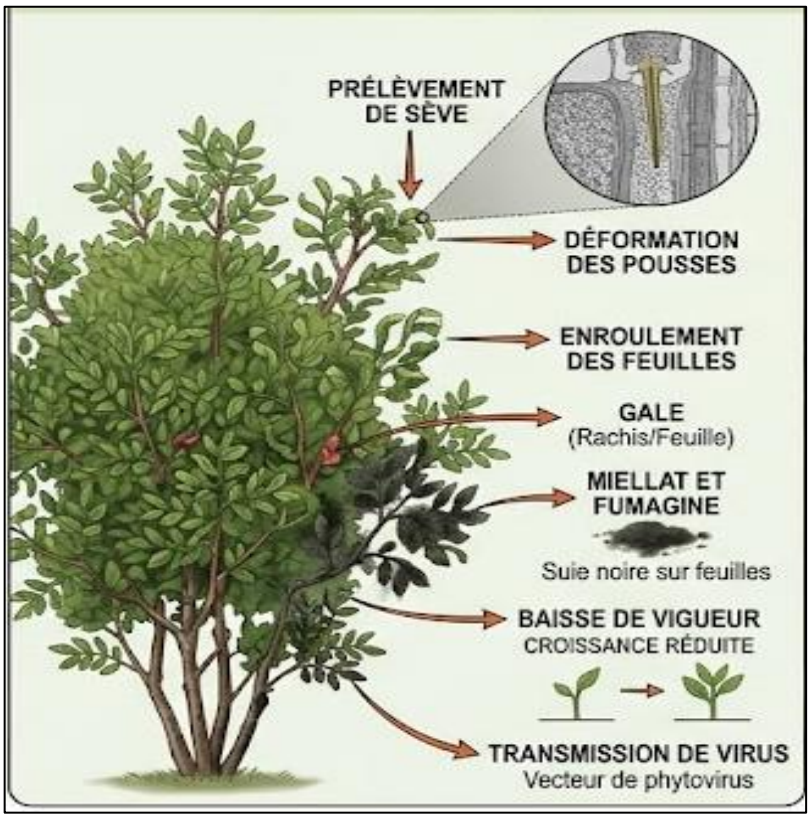


Figure 08 : Principaux dommages causés par les pucerons galligènes (Générée avec AI. Gherieb, 2026)

3.3. Réponses métaboliques et stress oxydatif

En réponse à l'agression, la plante mobilise ses défenses chimiques, un processus qui induit des altérations métaboliques significatives. Cette interaction déclenche un stress oxydatif, caractérisé par une production accrue d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), susceptibles d'endommager les structures cellulaires (Hasanuzzaman *et al.,* 2021). Pour contrer ces effets délétères, la plante augmente la production de composés phénoliques et d'autres métabolites secondaires, agissant comme de puissants piégeurs de radicaux libres (Weremczuk-Jezyna *et al.,* 2021 ; Divekar *et al.,* 2022). Les galles induites par les pucerons, notamment celles de *Pistacia,* se distinguent par une richesse exceptionnelle en ces métabolites secondaires protecteurs, tels que les terpènes volatils, dont la composition peut différer notablement de celle des tissus foliaires sains (Inbar *et al.,* 2004 ; Khanam *et al.,* 2015). Des études ont montré que les extraits de galles possèdent des activités antioxydantes significatives, attribuées à leur forte

teneur en composés phénoliques (Bozorgi *et al.*, 2013). Bien que la synthèse de ces défenses soit énergétiquement élevée pour la plante, pouvant potentiellement affecter sa croissance et son développement, les osmoprotecteurs jouent également un rôle crucial en agissant comme des piégeurs de ROS, contribuant ainsi à la protection cellulaire (Vicente *et al.*, 2016).

Parmi les voies de résistance systémique mobilisées par les plantes en réponse aux herbivores, deux mécanismes principaux sont distingués dans la littérature : la résistance systémique acquise (SAR, Systemic Acquired Resistance), médiée par l'acide salicylique et induisant l'expression de protéines PR (Pathogenesis-Related), et la résistance systémique induite (ISR, Induced Systemic Resistance), médiée par l'acide jasmonique et l'éthylène, généralement déclenchée par des agents biotrophes ou des micro-organismes rhizosphériques bénéfiques (Koornneef et Pieterse, 2008 ; War *et al.*, 2012). Dans le contexte de l'infestation galligène, les deux voies peuvent être co-activées, leurs contributions respectives variant selon le stade de développement de l'insecte et la nature des effecteurs salivaires injectés (Giordanengo *et al.*, 2010).

Partie 2
Matériel et méthodes

1. Présentation de la zone d'étude

1.1. Le cadre régional : la wilaya de Tébessa

La zone d'étude s'insère dans la partie orientale des Hauts Plateaux algériens, au sein de la wilaya de Tébessa. Cette wilaya située entre 34° et 35° de latitude Nord et 7° et 8° de longitude Est, couvre une superficie de 13 878 km². Elle se caractérise par une altitude moyenne élevée, oscillant entre 800 et 1200 mètres, ce qui lui confère une position de transition entre l'Atlas Tellien et les zones présahariennes.

1.2. Le cadre local : la commune de Boukhadra

Au sein de ce vaste ensemble, nos travaux se sont focalisés sur la commune de Boukhadra, située à environ 43 km au nord du chef-lieu de la wilaya. Administrativement rattachée à la daïra de Morsott, cette zone s'étend sur une superficie de 213 km² et culmine à une altitude moyenne de 834 mètres.

La région de Boukhadra est dominée par le Djebel Boukhadra, un anticlinal calcaire connue pour ses gisements d'hématite et de magnétite. Ce relief impose une topographie accidentée qui influence les microclimats locaux (Fig. 09).

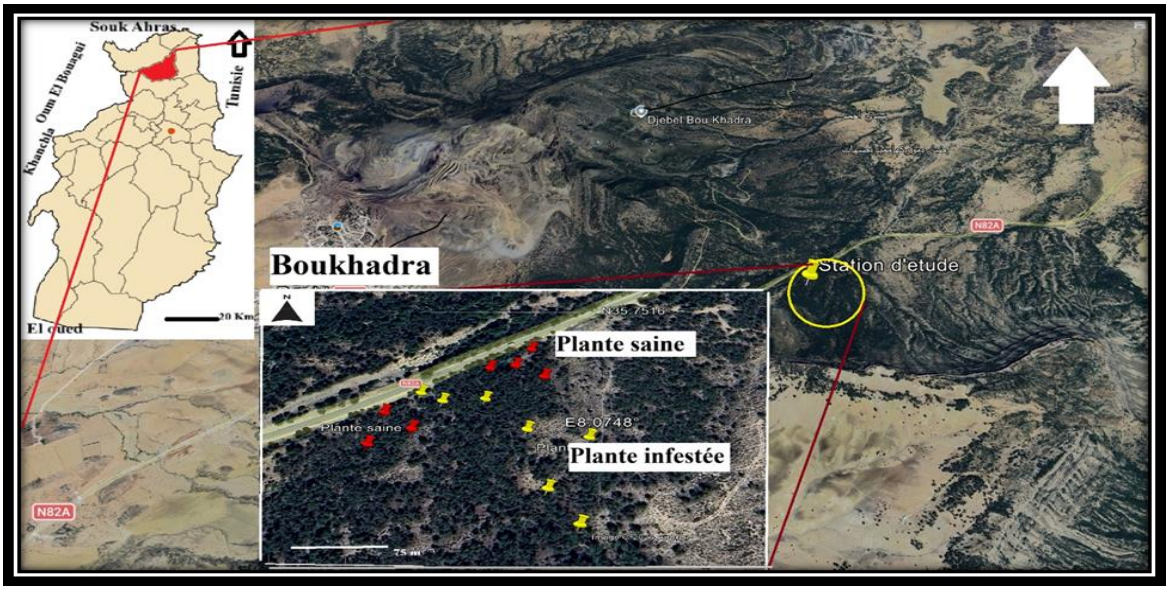


Figure 09 : Localisation de la station d'étude dans la commune de Boukhadra, Tébessa ; (Google Earth, 2026).

1.3. Caractéristiques bioclimatiques

Les steppes se caractérisent par un climat de type méditerranéen, semi-aride sur sa partie Nord et un climat aride sur sa frange Sud. Les étages bioclimatiques s'étalent du semi-aride inférieur frais au per aride supérieur frais (Nedjraoui et Bedrani, 2008). La saison estivale est sèche et chaude alternant avec une saison hivernale pluvieuse, fraîche sinon froide. D'après Le Houerou (1996), la diminution et l'irrégularité accrue des pluviosités, comprises entre les isohyètes 100mm et 400mm, l'augmentation des températures et la longueur des périodes de sècheresse estivale rendent plus difficiles les conditions de développement des plantes avec toujours un bilan hydrique déficitaire. La description du climat a été faite sur la base des données climatologiques de Tébessa sur une période de 46 ans (1972- 2018) dont les données ont été fournies par l'Agence Nationale des Ressources en Eau de Tébessa (ANRH) pour la période. Pour Tébessa- Nord, la zone d'étude est soumise à un climat semi-aride avec des températures moyennes annuelles de 15,84°C et des précipitations moyennes annuelles de 371 mm. L'indice de De Martonne est de 14,43 traduisant un climat semi-aride. Le diagramme ombrothermique révèle une période sèche, se situant entre les mois de Mai et Octobre (Fig. 10). La classification de Köppen-Geiger est BSk (Climat désertique, steppique sec et froid).

Les données climatiques au niveau du tableau 2, fournies par l'Office national de la Météorologie (ONM, station de Tébessa) pour la période (2025-2026) témoignent de conditions saisonnières contrastées, caractéristiques du régime semi-aride régional et déterminants pour l'interprétations des effets environnementaux observés. La première campagne (D1, juin, 2025) s'est déroulée sous un stress thermique et hydrique intense, avec des températures maximales moyennes de 34,2°C et des précipitations quasi nulles (3,1 mm). La deuxième campagne (D2, octobre 2025). Correspond à la reprise automnale (temps moy : 15,6°C ; 28,7 mm de précipitations). La troisième campagne (D3, février 2026) coïncide avec le repos végétatif hivernal (temp moy : 7,2°C ; 31,4 mm).

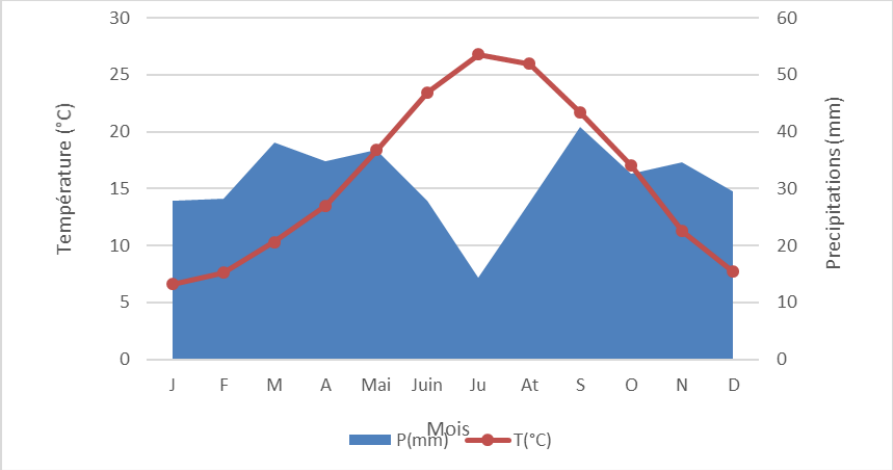


Figure 10 : Diagramme ombrothermique de la région de Tébessa (1972-2018).

Tableau 02 : Données climatiques mensuelles, station de Tébessa (ONM, 2025-2026).

Paramètre	**Juin 2025**	**Octobre 2025**	**Février 2026**
Temp. max. moy. (°C)	34,2	21,8	12,1
Temp. min. moy. (°C)	18,6	9,4	2,3
Temp moy. Mensuelle (°C)	26,4	15,6	7,2
Précipitations (mm)	3,1	28,7	31,4
Humidité relative moy. (%)	32	58	74
Évapotranspiration (ETP en mm)	182,3	76,4	38,9

2. Matériel végétal et échantillonnage

Le choix des individus mâles a été motivé par l'élimination de la variabilité liée à la reproduction sexuée et à l'allocation des ressources carbonées vers la fructification, facteur confondant majeur dans l'évaluation du métabolisme secondaire chez les espèces dioïques. Ce choix est conforme aux recommandations de Fernandez-Marin *et al.* (2013) qui ont démontré que le sexe de la plante constitue une source de variabilité significative dans les teneurs en pigments photosynthétiques chez *P. lentiscus*.

Le nombre de répétitions est variable selon le paramètre traité. Afin d'évaluer la dynamique métabolique de *Pistacia lentiscus* en fonction des fluctuations environnementales et du cycle de développement du parasite, le protocole d'échantillonnage a été conduit sur 3 périodes à 4 mois d'intervalle. Cette approche permet de couvrir les contrastes thermiques et hydriques caractéristique de la région de Boukhadra :

- Campagne de juin D1 : correspondant à la période d'induction des galles à partir de mai.
- Campagne d'octobre D2 **:** période de transition post-estivale.
- Campagne de février D3 **:** correspondant au repos végétatif et période de froid intense.

Pour les paramètres biométriques 7 individus sains et 7 infestés de galles ont été utilisés. Le nombre de répétitions par individu est de 10 à 20, selon le paramètre, et de 8 répétitions pour les dosages. Les échantillons sont repartis en quatre types foliaires :

- Feuilles saines issues de plantes saines (témoins) présentant aucun signe d'infestation (T).
- Feuilles saines issues de plante infestée de galle prélevées sur un rameau sain (IFS).
- Folioles issues des feuilles infestées portant sur certaines folioles une ou plusieurs galles (IFG).
- Les galles structure néoformée du repliement des foliole (G).

L'identification de l'agent causal repose sur des critères morpho-cécidiens (forme, couleur, position des galles sur la foliole) conformément aux clés de détermination de Álvarez *et al*. (2016). Cette identification demeure approximative en l'absence d'observation microscopique directe de l'insecte ou de confirmation moléculaire, et constitue une limite explicite de la présente étude, dont les perspectives ultérieures devraient intégrer un volet entomologique de confirmation.

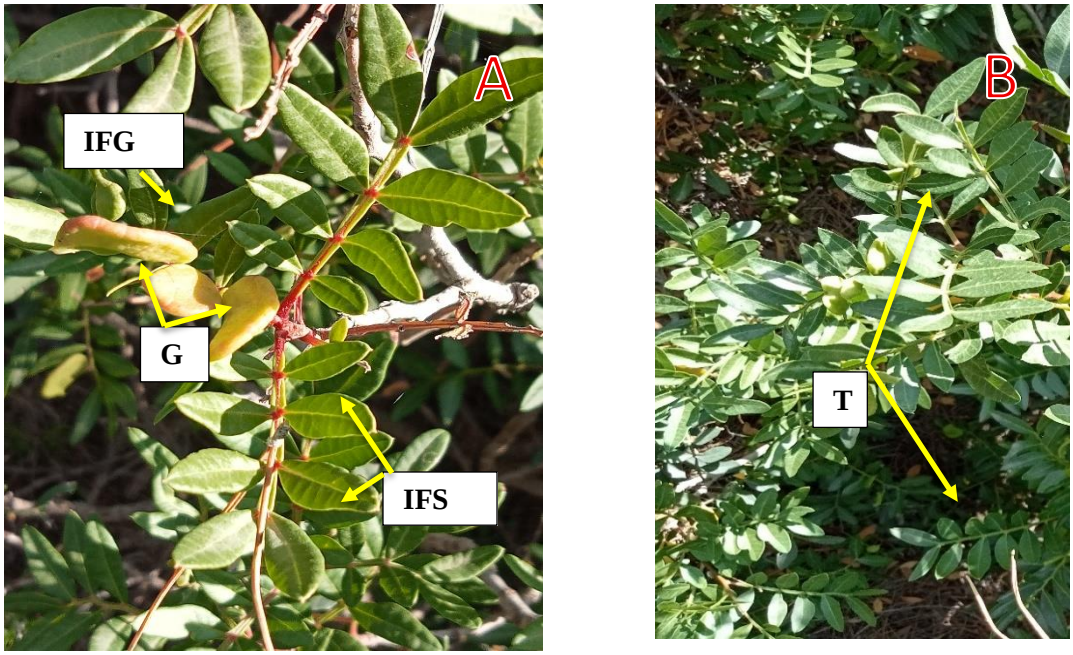


Figure 11 : Plante infestée (A) et Plante saine (B) (Gherieb, 2026)

IFG : feuilles infestées avec galles ; IFS : Feuilles saines issue de plantes infestées ; G : galles ; T : feuilles saines issues de plantes saines (témoin).

3. Paramètres étudiés

Traitement post-récolte : les échantillons ont été séchés à l'obscurité à température ambiante pendant plusieurs jours, puis réduits en poudre fine à l'aide d'un broyeur électrique.

3.1. Paramètres édaphiques

3.1.1. pH et conductivité électrique

a. Principe

La mesure du pH_{eau} permet de déterminer la concentration en ions hydrogène (H^+) dans le liquide surnageant et la conductivité électrique permet d'évaluer la salinité du sol. Plus la concentration en sels dissous est élevée dans la solution, plus la conductivité est importante.

b. Mode opératoire

A 10 g de terre fine, on ajoute 50 ml d'eau distillée (1:5 ; V/V) qu'on agite, puis la lecture est réalisée à l'aide d'un pH-mètre après un repos de 30 minutes. La même solution est utilisée pour la conductivité électrique qui est mesurée à l'aide d'un conductimètre (Mathieu et Pieltain, 2003).

3.1.2. La matière organique

a. Principe

Le carbone organique est dosé selon la méthode de Walkley et Black (Bonneau et Souchier, 1994), qui repose sur l'oxydation du carbone par le bichromate de potassium en excès, en milieu acide, et sur le dosage de la quantité de bichromate non consommée en retour par le Sel de Mohr. Le taux de la matière organique est estimé en multipliant le taux de carbone par 1,72 (Mathieu et Pieltain, 2003)

$K_2Cr_2O_7 + 6FeSO_4 + 7H_2SO_4 \rightarrow K_2SO_4 + Cr_2(SO_4)3 + 3Fe_2(SO_4)_3 + 7H_2O$

b. Mode opératoire

A 1 g de sol tamisé, 10 ml d'une solution de bichromate de potassium et 15 ml d'acide sulfurique sont ajoutés. On laisse chauffer doucement, puis, après refroidissement, on ajoute 200 ml d'eau distillée, puis on prélève 50 ml dans un bécher. À ce dernier, on ajoute 1 g de NaF et 3 à 4 gouttes d'une solution de diphénylamine sulfurique. Par la suite une titration par le Sel de Mohr (X ml) est effectuée. Les mêmes étapes sont appliquées au témoin (sans sol) afin de déterminer le volume correspondant (Y ml) (Calvet, 2003). La teneur en carbone organique est calculée à l'aide de la formule suivante : **C (%) = (Y-X) ×0.6**

Etant donné que l'oxydation du carbone à froid n'est complète qu'à 76%, une correction est nécessaire. On applique donc un facteur de 1,31 (100/76) au résultat obtenu.

M.0 (%) = C (%) x 1,724.

3.1.3. Calcaire total

a. Principe

La méthode repose sur la mesure du dioxyde de carbone (CO_2) libéré lors de la réaction entre un excès d'acide chlorhydrique (HCl) et un échantillon de sol de masse connue. Le carbonate de calcium ($CaCO_3$), présent dans le sol, réagit avec l'HCl pour libérer du CO_2, dont le volume permet de quantifier la teneur en calcaire total.

$CaCO_3 + 2HCl \rightarrow CO_2 + CaCl_2 + H_2O$

b. Mode opératoire

Dans un bécher contenant 10 ml d'acide Chlorhydrique dilué de masse connue (P_1), on introduit progressivement 10 g de sol fin. Après agitation et décantation, le bécher est pesé de nouveau afin d'obtenir la masse après dégagement du CO_2 (P_2).

La teneur en calcaire total est déterminée selon la formule suivante :

$\%\ CaCO_3 = (P_1 - P_2) \times 2,274 \times 100 /$ masse du sol

Où (P_1 - P_2) représente la masse du CO_2 dégagé (Baize et Jabiol, 1995).

3.1.4. Le calcaire actif

a. Principe

Le calcaire actif représente la fraction fine du carbonate de calcium ($CaCO_3$) facilement soluble. Lorsqu'il entre en contact avec une solution d'oxalate d'ammonium, ce calcaire se transforme en oxalate de calcium insoluble. La quantité d'oxalate d'ammonium non réagie est ensuite déterminée par titrage avec une solution de permanganate de potassium (Soltner, 2003).

b. Mode opératoire

Dans un erlenmeyer de 250 ml, on introduit 2 g de sol et 100 ml de solution d'oxalate d'ammonium. Après agitation pendant deux heures, le mélange est filtré. On prélève ensuite 10 ml du filtrat, auxquels on ajoute 100 ml d'eau distillée et 5 ml d'acide sulfurique (H_2SO_4), puis on effectue un titrage avec une solution de permanganate de potassium ($KMnO_4$) à 0,2 N (6,32 g/l), jusqu'à l'apparition d'une coloration rose persistante (v ml). Un témoin est préparé dans les mêmes conditions sans extrait de sol (v' ml).

Le pourcentage de calcaire actif est déterminé à l'aide de la formule suivante :

$CaCO_3\% = (v' - v) \times 0,2 \times (100 / 10) \times (50 / 1000) \times (100 / 2) = (v' - v) \times 5$

3.1.5. Texture du sol

a. Principe

La texture est déterminée par la méthode de sédimentation, elle repose sur la répartition des différentes tailles de particules (granulométrie), ce qui influence les propriétés physiques du sol. Plus les particules sont fines, plus la capacité de rétention d'eau est élevée.

b. Mode opératoire

On mélange 100 g de sol avec 200 ml d'eau, puis on laisse reposer pendant 10 jours. L'épaisseur des différentes couches formées permet d'estimer les pourcentages de sable, de limon et d'argile (ITA, 1975). Après avoir mesuré l'épaisseur de chaque couche (limon, argile et sable) à l'aide d'une règle, le calcul du pourcentage de chaque élément est réalisé en appliquant la formule suivante :

% de la couche = (épaisseur de la couche en cm × 100) / épaisseur totale du sol en cm

3.2. Paramètres biométriques

3.2.1. Mesures dimensionnelles

Au cours de la campagne de juin qui est la période où les feuilles atteignent leur taille maximale et ou les galles sont développées quatre types d'échantillons sont prélevé. Pour chacun d'eux, des mesures dimensionnelles ont été effectuées :

- La longueur et la largeur de chaque feuille composée paripennée en centimètres.
- La longueur du pétiole des feuilles, également en centimètres.
- Dénombrement le nombre de folioles par feuille.

3.2.2. Détermination de la biomasse foliaire

L'évaluation de la biomasse, révélatrice de l'état physiologique et du niveau de stress des différents types d'échantillons, a été réalisée par pesée à l'aide d'une balance analytique de précision. Les pesées ont été appliquées de manière compartimentée, feuille entière puis foliole isolée.

- **Matière fraîche (MF) :** immédiatement après chaque récolte et tri, le matériel frais a été pesé pour éviter toute perte en eau (mesure en gramme).

- **Matière sèche (MS) :** le séchage a été réalisé à l'air libre, à l'ombre et à température ambiante (25 ± 2 °C) jusqu'à l'obtention d'un poids constant puis pesé. Cette méthode est, préférée au passage à l'étuve, car elle permet de préserver l'intégrité des métabolites tissulaires. Le taux d'humidité (%) est calculé selon la formule :

$$H\% = [(MF - MS) / MF].100.$$

3.3. Paramètres biochimiques

3.3.1. Les pigments photosynthétiques

- **Principe :** basé sur les coefficients d'extinction spécifique des pigments dans l'acétone. (Lichtenthaler et Wellburn, 1983).

- **Protocole :** 100 mg du végétal sont extraits dans 5 ml d'acétone à 80%. Pour éviter la photodégradation, les tubes sont enveloppés de papier aluminium.

Les absorbances sont lues à 470 nm ; 645 nm et 662 nm.

$$C[a] = 11,75\ A662 - 2,35\ A645$$

C[b] = 18,61 A645-3,96 A662

C[a+b] = 20,2 A645 + 8,02 A662

C[x+c] = (1000 A470-2,27 C[a]-81,4 C[b]) /22

Chlorophylle (mg/g MS)

X+C : xanthophylles et carotènes

3.3.2. Dosages des métabolites secondaires

3.3.2.1.Les polyphénols totaux

- **Principe :** Les polyphénols sont caractérisés par la présence d'au moins un cycle benzénique porteur de groupement hydroxyle. Leur quantification repose sur la méthode de Singleton et Rossi (1965) utilisant le réactif de Folin-Ciocalteu. Ce réactif est réduit par les fonctions phénoliques en un mélange d'oxydes bleus de tungstène et de molybdène. L'intensité de la coloration bleue est proportionnelle à la quantité de polyphénols présents.

- **Protocole :** 100 mg de poudre végétale sèche sont extraits dans 5 ml de méthanol à 80% pendant 24h à l'obscurité. 200 µl de cet extrait sont mélangé à 1 ml de réactif de Folin (dilué 1/10). Après 4 min, 800 µl de carbonate de sodium à 7.5% sont ajoutés puis incubation de 30min. L'absorbance est mesurée à 765 nm. La courbe d'étalonnage est effectuée avec l'acide gallique (1 mg/ml) à différentes concentrations (0- 250 µg/ml) comme standard. L'équation est y= 0,0106x + 0,0131. Les polyphénols sont exprimés en mg EAG /g MS. (Annexe 05).

3.3.2.2.Les flavonoïdes totaux

- **Principe :** les flavonoïdes sont des pigments polyphénoliques responsables de la protection contre les UV et les pathogènes. Le dosage est basé sur la formation d'un complexe coloré entre le triChlorure d'aluminium et les groupement hydroxyles des flavonoïdes. La quantification repose sur la méthode de (Chang *et al.*, 1999).

- **Protocole :** un volume de 1ml d'extrait méthanolique est additionné à 1 ml de solution de $AlCl_3$ à 2%. Le mélange est mis à l'obscurité et à température ambiante pendant 10min et lu la densité optique de 430nm. La courbe d'étalonnage est effectuée avec la catéchine (1mg/ml) comme standard qui est utilisé à différentes concentrations (0- 150

µg/ml). L'équation obtenue est y = 0,0452x – 0,006. Les flavonoïdes sont exprimés en exprimée en mg ECAT / g MS. (Annexe 06).

3.3.2.3.Les tanins condensés

- **Principe :** les tanins sont des polymères phénoliques capables de précipiter les protéines. Selon Broadhurst et Jones (1978) le dosage utilise la vanilline en milieu acide, qui réagit avec les unités flavan-3-ols pour former un complexe chromophore rouge.

- **Protocole :** 200 µl d'extrait méthanolique sont mélangés à 1 ml du réactif vanilline / HCl. Les mélanges sont conservés pendant 20 min, à température ambiante. La lecture se fait à 500 nm. La Courbe d'étalonnage est effectuée avec la catéchine à 1 g/l. L'équation est y = 0,0079x – 0,0062 exprimée en mg ECAT / g MS. (Annexe 07).

4. Analyse statistique

L'ensemble des données expérimentales a fait l'objet d'une analyse statistique avec une vérification de la normalité de la distribution des résidus à l'aide du test de Shapiro-Wilk. Une analyse de la variance à un facteur a été effectuer pour les paramètres biométriques. Pour l'ensemble des dosages biochimiques, une Anova à deux facteurs a été réalisée afin d'évaluer l'effet du type foliaire et de la période saisonnière, ainsi que l'effet de leur interaction. Lorsque les résultats de l'ensemble des Anova se révèlent significatifs ($P< 0,05$), le test de comparaison multiple de Tukey est appliqué comme test post-hoc. Le logiciel statistique utilisé est GraphPad Prism (version 9.0, GraphPad Software Inc., San Diego, CA, USA).

5. Traitements par intelligence artificielle

L'outil Nano Banana, une plateforme de génération d'image assistée par l'intelligence artificielle, a été utilisé pour quelques illustrations de la partie bibliographique.

Partie 3
Résultats

1. Caractérisation écosystémique

La station d'étude de Boukhadra se caractérise par un couvert méditerranéen typique et des écosystèmes pré-forestiers où *Pistacia lentiscus* évolue au sein d'un cortège floristique diversifié, dominé par des essences xérophiles et thermophiles telles la strate arborée principalement dominée par le pin d'Alep (*Pinus halepensis*), la strate arbustive composée par la filaire (*Phillyrea angustifolia*) et le genévrier de Phénicie (*Juniperus phonicea*), la strate sous-arbustives et herbacée qui est un sous-bois constitué d'espèces aromatiques et pyrophyles telles que le romarin (*Salvia rosmarinus*), la globulaire (*Globularia alypum*) et le Ciste de crête (*Cistus creticus*). Le couvert herbacé est composé de poacées vivaces telles que l'alfa (*Stipa tenacissima*) et le Diss (*Ampelodesmos mauritanicus*) complété au printemps par un cortège de plantes annuelles.

Sur le plan édaphique, les analyses physico-chimiques révèlent que le sol de cette station présente une texture de type limon argilo-sableux (clay loam) avec 40,00 ± 0,01 % de sable suivie des limons avec 32,38 ± 1,35 % et des argiles 27,62 ± 1,35 %. Le pH mesuré est de 8,57 ± 0,06, qualifiant un sol fortement alcalin, une valeur en parfaite adéquation avec la nature de la roche-mère locale qui est calcaire. La conductivité électrique (CE), quant à elle, s'élève à 139,62 ± 4,77µS/cm, caractérisant un milieu non salin (glycophyte), quant à la matière organique elle est de 2, 38 ± 0,83 % montrant un sol modéré. La caractérisation des carbonates révèle un sol très fortement calcaire, marqué par un taux moyen de calcaire total de 34,47 ± 4,91 %. Cette charge en carbonates se répercute de manière cruciale sur la fraction fine soluble : le taux moyen de calcaire actif qui s'élève à 25,22 ± 4,70 %. C'est dans ce contexte environnemental et édaphique particulier que se développe l'interaction avec le puceron galligène. Les conditions stationnelles de Boukhadra semblent hautement favorables au succès biologique de cet insecte. Comme en témoigne le suivi temporel (Fig. 12), l'initiation des galles débute dès l'optimum printanier (juin) sous forme de structures foliaires turgescentes et verdoyantes. La maturation de la cécidie se poursuit tout au long de la période estivo-automnale (octobre), marquée par un virement chromatique vers le rouge pourpre, traduisant une accumulation intense d'anthocyanes. Enfin, le cycle se termine en hiver (février) par une phase de sénescence et de dessèchement de la galle, coïncidant avec la phase de repos végétatif de

l'hôte et la libération des générations d'émigrants.



Figure 12 : Evolution phénologique et chromatique des galles sur *Pistacia lentiscus* à Boukhadra ; (A) Aspect verdoyant des jeunes cécidies en juin ; (B) et (C) Virement pigmentaire en octobre et février (Hioun, 2026).

2. Paramètres biométriques

L'analyse des paramètres biométriques a porté sur six variables morphologiques mesurées chez les plantes de lentisque réparties en trois groupes : plantes saines (T), plantes infestées sans galles et plantes infestées avec galles (IFS, IFG). Les boxplots obtenus révèlent des différences visuelles importantes entre les trois groupes pour l'ensemble des paramètres étudiés.

2.1.Humidité de la feuille

Les valeurs moyennes de l'humidité foliaire (Fig. 13), montrent que les plantes saines (T) présentent des valeurs d'humidité supérieurs à celle des plantes infestées, qu'elles portent ou non de galle. On observe une diminution de la teneur en eau chez les plantes infestées avec galles (IFG), ce qui pourrait traduire une perturbation hydrique induite par la présence de galles. Les valeurs moyennes de l'humidité en eau de la feuille sont de 39,60 ± 6,63 chez les plantes saines (T), de 27,62 ± 8,04, chez les plantes infestées sans galles (IFS) et de 28,55 ± 10,45 chez les plantes infestées avec galles (IFG), confirmant la tendance à la réduction de la teneur en eau foliaire associée à l'infestation. L'analyse de la variance (Anova) révèle une différence très hautement significative entre les trois groupes avec $F_{(2.177)} = 45,57$ et $P< 0,0001$. (Annexe 08). Ces résultats indiquent que l'état sanitaire de la plante influence significativement sa teneur en eau foliaire. Le test de comparaison de Tukey met en évidence l'existence de groupes homogènes distincts, confirmant que les différences observées entre T, IFS et IFG ne sont pas attribuables au hasard.

2.2.Humidité de la foliole

La teneur en eau moyenne de la foliole (%) suit une tendance similaire à celles de la feuille entière. Les boxplots (Fig. 13) indiquent une distribution plus importante chez les plantes infestées avec des galles (IFG), suggérant une hétérogénéité plus marquée au sein de ce groupe. Les valeurs moyennes de l'humidité foliaire oscillent entre à 42,91 ± 19,40 pour les plantes saines (T), 26,52 ± 9,56 pour les plantes infestées sans galles (IFS) et à 22,21 ± 14,34 pour les plantes infestées avec galles (IFG), mettent en évidence une réduction progressive de la teneur en eau au niveau de la foliole en lien avec l'état sanitaire de la plante. La valeur du $F_{(2, 117)}$ est très élevée ce qui traduit une variabilité inter-groupes supérieure qu'entre variabilité intra-groupes (Annexe 09). L'effet de l'infestation sur ce paramètre est donc hautement significatif ($p< 0,0001$). Le test HSD de Tukey distingue deux groupes homogènes très séparés, ce qui confirme que plantes saines et plantes infestées se comportent différemment.

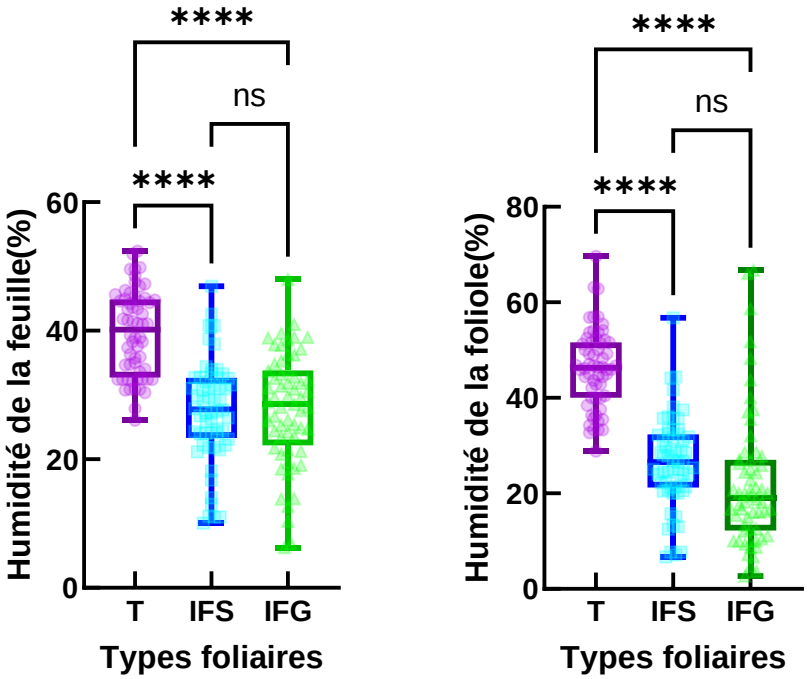


Figure 13 : Boxplots illustrant la variation de l'humidité en eau de la feuille (%) et la variation de l'humidité en eau chez la foliole (%) chez les plantes saines (T) et les plantes infestées sans galles (IFS) et avec galles (IFG). Anova à p<0,05 ; ns : non significatif ; **** : hautement significatif, groupe longères test de Tukey (0,5).

2.3.Longueur de la feuille

L'examen des boxplots de la longueur foliaire (cm), (Fig. 14) révèle que les feuilles saines (T) tendent à être plus longues que celles des plantes infestées. Les galles semblent contraindre la croissance foliaire, se traduisant par des valeurs plus faibles chez IFG avec $F_{(2.\ 237)} = 22{,}63$ et P< 0,0001 (Annexe 10). La longueur moyenne de la feuille est de 5,23 ± 1,28 cm chez les plantes saines (T) et de 4,30 ± 0,80 chez les plantes infestées avec galles (IFG) et de 4,23 ± 1,01 chez les plantes infestées sans galles (IFS), traduisant une réduction nette de la croissance foliaire en longueur associée à la présence des galles. L'Anova révèle un effet très hautement significatif $F_{(2.\ 237)} = 22{,}63$; (P< 0,0001). Le test de Tukey permet de classer les groupes en sous-ensembles homogènes, mettant en évidence que la longueur foliaire varie significativement en fonction de l'état sanitaire des plantes.

2.4.Largeur de la feuille

A l'instar de la longueur (cm), la largeur des feuilles présente une variation notable selon l'état sanitaire des plantes. La figure 14 montre que les feuilles des plantes saines (T) sont généralement plus larges tandis que les IFG affichent les valeurs les plus basse. La largeur moyenne de la feuille est de 4,82 ± 0,95 pour les plantes saines (T), de 4,42 ± 0,81 pour les plantes infestées sans galles (IFS) et de 3,70 ± 1,16 pour les plantes infestées avec galles (IFG), confirmant la tendance à la réduction dimensionnelle foliaire en lien avec l'infestation par les galles. L'Anova révèle une différence très hautement significative avec $F_{(2, 117)} = 26,33$ et $P < 0,0001$) (Annex 11). Le test Tukey confirme l'existence de groupes homogènes distincts, indiquant que l'effet de l'infestation sur la largeur foliaire est marqué avec des différences entre les 3 types de feuilles avec 2 graphes distincts (T et IFG) et un intermédiaire (IFS).

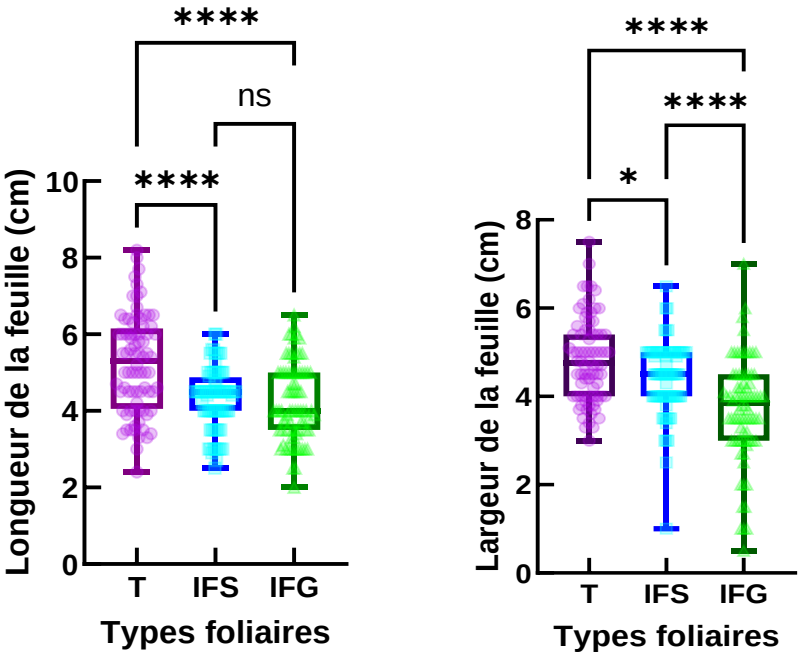


Figure 14 : Boxplots illustrant la variation de la longueur de la feuille (cm) et la variation de la largeur de la feuille (cm) chez les plantes saines (T) et les plantes infestées sans galles (IFS) et avec galles (IFG). Anova à p<0,05 ; ns : non significatif ; **** : hautement significatif, groupe longères test de Tukey (0,5).

2.5.Longueur du pétiole

Les boxplots relatifs à la longueur moyenne des pétioles (cm) (Fig. 15) font apparaitre des différences entre les trois groupes, avec une tendance à la réduction de la longueur du pétiole chez les plantes infestées en particulier celles portant des galles. La longueur moyenne de pétiole est de 1,49 ± 0,33 chez les plantes saines (T), et chez les plantes infestées sans galles et avec galles sont respectivement des 1,14 ± 0,35 et 1,19 ± 0,41 cm, illustrant une réduction du pétiole associée à l'infestation. L'analyse de variance met en évidence une différence très hautement significative entre les trois modalités avec $F_{(2, 117)} = 21,04$ et $P < 0,0001$ (Annexe 12). Le classement issu du test de Tukey montre que les groupe T est différant du groupe de IFS et IFG.

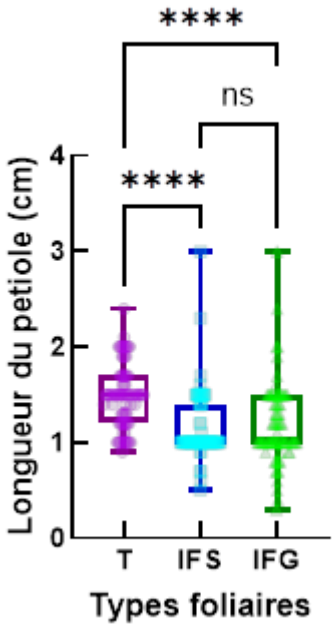


Figure 15 : Boxplots illustrant la variation de la longueur du pétiole (cm) chez les plantes saines (T) et les plantes infestées sans galles (IFS) et avec galles (IFG). Anova à $p<0,05$; ns : non significatif ; **** : hautement significatif, groupe longères test de Tukey (0,5).

2.6.Nombre de feuilles par tige

Le nombre de feuille par tige constitue un indicateur indirect de la vigueur végétative. La figure 16 révèle que les plantes saines T portent davantage de feuilles par tige que les plantes infestées, la présence de galle étant associée à la valeur la plus faible. Le nombre moyen des feuilles par tige est de 9,28 ± 3,84 chez les plantes saines (T), de 4,68 ± 1,88 chez les plantes infestées sans galles (IFS) et de 8,53 ± 4,08 chez les plantes avec galles (IFG), mettant en évidence un effet marqué de l'infestation sans galles sur la charge foliaire des tiges. L'Anova confirme une

différence très hautement significative entre les groupes $F_{(2, 117)} = 41,77$ et $P < 0,0001$. (Annexe 13). Le test de comparaison multiple de Tukey identifie des groupes homogènes clairement distincts ce qui démontre que l'état sanitaire de la plante influence significativement son port foliaire.

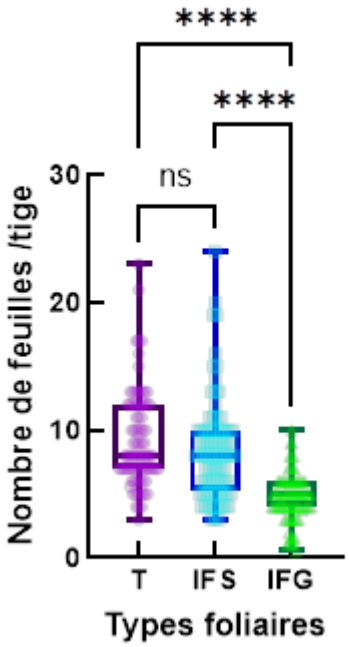


Figure 16 : Boxplots illustrant la variation du nombre de feuilles/tige chez les plantes saines (T) et les plantes infestées sans galles (IFS) et avec galles (IFG). Anova à $p<0,05$; ns : non significatif ; **** : hautement significatif, groupes homogénes test de Tukey.

3. Pigments photosynthétiques

Les teneurs en pigments photosynthétiques (Chlorophylles a, Chlorophylles b, Caroténoïdes, Chlorophylles totales a + b et ratio *Chl* (a/b) ont été mesurées au cours de trois périodes saisonnières juin (D1), octobre (D2) et février (D3) chez quatre types de feuilles : feuilles saines (T), feuilles infestées sans galles (IFS), feuilles infestées portants des galles (IFG) et galles (G). Une analyse de variance Anova à deux facteurs (Date*Type) a été appliquée pour chaque variable afin d'évaluer les variations.

3.1.Chlorophylle a (Chl *a*)

Les profils saisonniers de la *Chl a (*Fig. 17) ont montré que toutes les feuilles présentent des teneurs très élevées (1,24 à 1,28 mg/g MS), quelle que soit la période de prélèvement. A l'inverse les galles (G) affichent les concentrations les plus faibles.

L'effet de la date de prélèvement est significatif avec $F_{(2, 95)} = 4,15$ et $P = 0,019$, indiquant une variation saisonnière de la teneur en Chl *a*. L'effet du type de feuille est quant à lui hautement significatif ($P< 0,0001$) avec un $F_{(3, 95)} = (52,61)$ et $P< 0,0001$. Le test HSD de Tukey appliqué à l'effet « Date » place D3 (février) et D2 (octobre) dans le même groupe, et D1 (juin) dans un deuxième groupe, indiquant que les teneurs en Chl *a* sont significativement plus faibles en été qu'en hiver. Quant à l'effet « Types foliaire », il est très hautement significatif avec $P< 0,0001$. Le test de Tukey a classé les feuilles saines (T) dans un groupe avec une valeur de 1,684 mg/g MS, suivi par les deux types de feuilles de la plante infestées (IFS, IFG) et en dernier lieu les galles (G) dans un groupe distinct avec 0,324 mg/g MS (Annexe 14).

3.2.*Chlorophylle* b (Chl *b*)

La figure 17 illustre les valeurs moyennes de la Chl *b* dans le temps pour différents types foliaires. Les profils saisonniers de la *Chl b* diffèrent légèrement de ceux de la *Chl a*. Les graphes indiquent des variations plus marquées selon les périodes, avec un pic de concentration en octobre pour la plupart des types de feuilles. Les galles se distinguent à nouveau par des valeurs très faibles. L'interaction (Dates et Type foliaire) exercent un effet très hautement significatif sur la teneur en Chl *b* avec $F_{(3, 95)} = 49,37$ et $P< 0,0001$ pour les deux. L'effet saisonnier est particulièrement prononcé $F_{(2, 95)} = 54,09$ et $P< 0,0001$.

Le test de comparaison multiple de Tukey présente 3 groupes pour le facteur « Date », démontrant une dynamique temporelle avec le mois d'octobre qui enregistre 1,69 mg/g MS, suite de mois de février et en dernière par la plus faible valeur de 0,62 Mg/g MS en juin. Pour l'effet « Type foliaires » les feuilles saines et infestées sans galles forment à eux deux groupes tandis que les galles se séparent deux avec 0,32 mg/g MS Chl *b*, valeur nettement inférieure. (Annexe 15).

3.3.Chlorophylle totale (Chl *a* + *b*)

La chlorophylle totale intègre les tendances des deux formes de chlorophylles. Les graphes montrent des valeurs plus élevées en D2 et D3, et une nette infériorité des galles par rapports aux feuilles. Les deux effets sont très hautement significatifs. Le test Tukey pour la date regroupe D2 et D3 dans le groupe A et classe D1 dans le groupe B, suggérant que les teneurs

en chlorophylle totale sont significativement plus basses en juin. Concernant le type de tissu T, IFS et IFG partagent le groupe A et G constitue seul le groupe B (moyenne = 0,642 mg/g MS), très hautement inférieur aux autres types tissulaires.

3.4.Ratio Chlorophylle *a* / Chlorophylle b (Chl *a*/*b*)

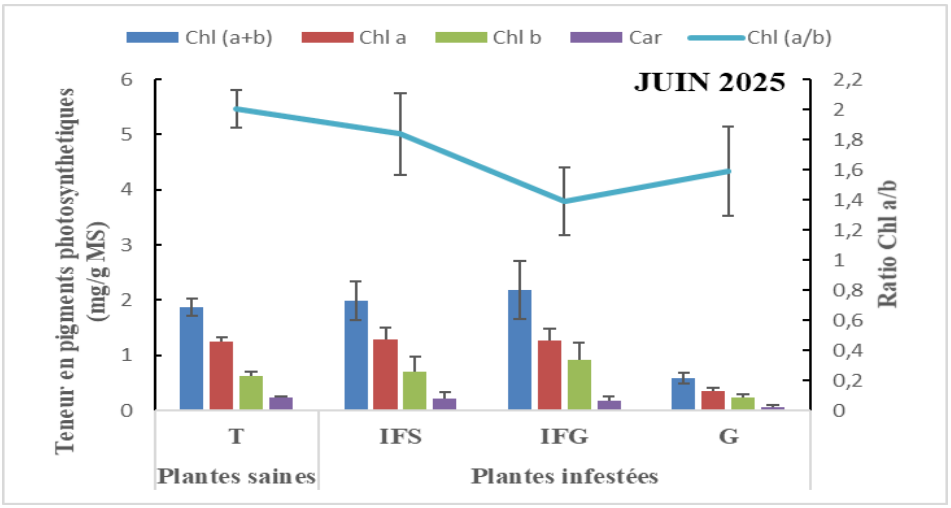
Le ratio Chl *a*/*b* renseigne sur l'état fonctionnel de l'appareil photosynthétique Les graphes montrent que ce ratio est nettement plus élevé au mois de juin, avant de diminuer aux mois d'octobre et février. Parmi l'ensemble (Fig. 17) des feuilles saines présentent le ratio le plus élevé. L'effet dates est très hautement significatif avec F = 47,79 et P< 0,0001 indiquant une forte variation saisonnière. L'effet type foliaire est également significatif P = 0,002, bien que plus modéré avec F = 5,18. Le test de Tukey pour la date identifie juin comme un groupe, distinct de février et octobre qui partagent le même groupe. Pour le type de feuille, les feuilles saines et galles partagent le groupe A, tandis que I forme seul le groupe B, avec les feuilles infestées présentant un ratio significativement plus faible. (Annexe 16).

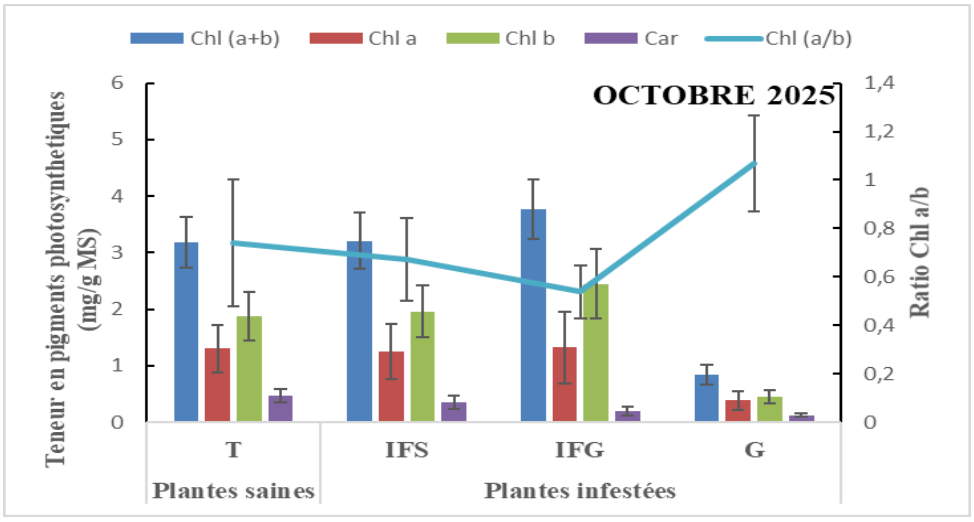
Les résultats obtenus pour les pigments photosynthétiques convergent vers un constat commun : les galles sont des structures biologiquement distincts, caractérisées par des teneurs en Chlorophylle et en Caroténoïdes très inférieurs à celles des tissus foliaires normaux.

3.5. Caroténoïdes **(car)**

L'évolution saisonnière des teneurs en Caroténoïdes, illustré par la figure17, révèle une dynamique complexe marqué par une forte interaction entre la saison et l'état sanitaire des types foliaires. Durant les périodes de juin et octobre, un gradient décroissant de la teneur en caroténoïdes est noté allant des plantes saines vers les feuilles infestées (plante saine> plante infestée) avec T et IFS>IFG>G, mais nettement observable en octobre. Les galles affichent systématiquement les concentrations les plus basse. En revanche la période hivernale de février révèle un autre comportement phénologique. La teneur en Caroténoïdes reste modérée 0,13 ± 0,05 mg/g MS elle augmente chez les plantes infestées dans les feuilles saines et infestées montant des valeurs plus élevées de 0,63 ± 0,19 et 0,83 ± 0,17 mg/g MS respectivement pour chuter chez les galles (0,13 ± 0,02 mg/g MS).

L'analyse de la variance met en évidence des effets très hautement significatifs pour les deux facteurs avec P< 0,0001. Le test de Tukey appliqué à l'effet « Date » permet de distinguer 3 groupes selon un gradient temporel croissant février> octobre > juin pour l'effet « Type » foliaire la comparaison multiple de Tukey met en évidence l'isolement des galles en un groupe par rapport aux autres types qui se retrouve dans un deuxième groupe (Annexe 17).





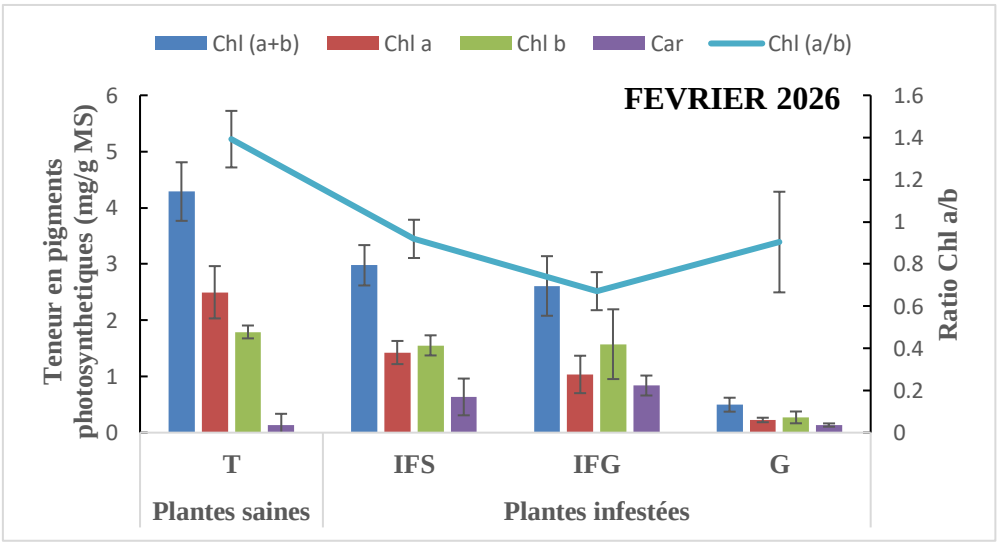


Figure 17 : Évolution saisonnière (juin, octobre et février) des teneurs en pigments photosynthétiques et du ratio Chl *a/b* chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T : feuilles saines ; IFS : feuilles infestées saines ; IFG : feuilles infestées avec galle et G : galle).

4. Polyphénols totaux

Les teneurs en polyphénols totaux ont été déterminées au cours des trois saisons de la galle (juin, octobre et février), pour quatre types foliaires : les feuilles saines des plantes saines et plante infestées (FS) et les feuilles infestée (FI) et les galles (G). La figure 18 montre l'évolution saisonnière des teneurs moyennes des polyphénols totaux mettent l'accent sur l'augmentation croissante de ces derniers en juin et octobre des plantes saines jusqu'au galles respectivement de 285 ± 13,72 à 381,90 ± 24,5 et de 204,33 ± 18,8 à 155,56 ± 28,42 mg EAG/g MS. Cette meme allure de courbe est constatée en février, à l'exception des galles où on note une diminution (190,33 ± 17,53 à 90,71 ± 21,4 mg EAG/g MS). L'analyse de l'interaction « Date * Type » foliaire est très hautement significative avec $F_{(6, 95)} = 62,98$ et la comparaison des moyennes par le test de Tukey présente 5 groupes distincts avec les galles comme élément clé avec un maximum et un minimum en polyphénols réagit par l'effet de dates (Fig. 18 ; Annexe 18).

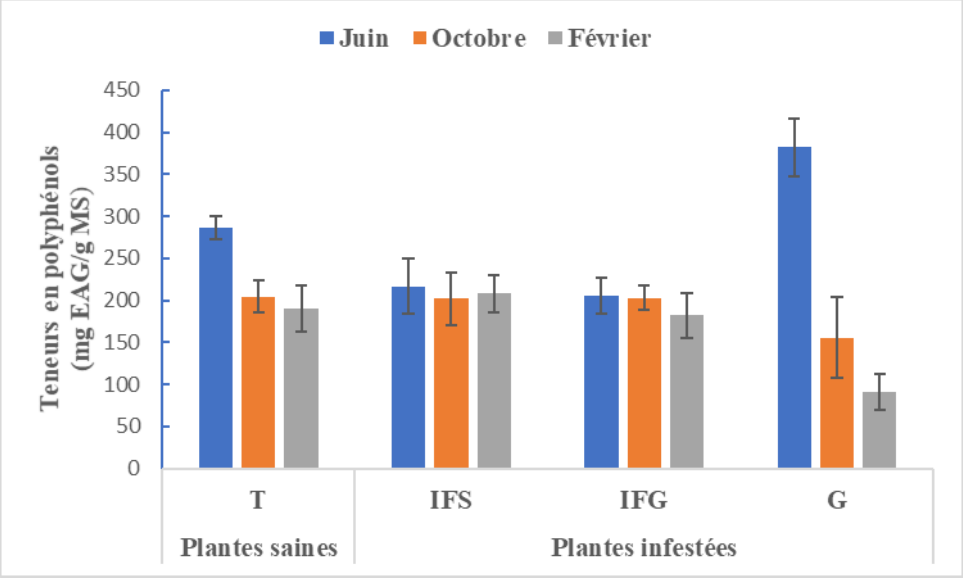


Figure 18 : Evolution saisonnière des teneurs moyennes des polyphénols totaux chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T : feuilles saines ; IFS : feuilles infestées saines ; IFG : feuilles infestées avec galles ; G : galle). Moyenne ± écart-type

5. Flavonoïdes totaux

Résolution saisonnière des flavonoïdes élevée en fonction de l'état sanitaire des différents types foliaires révélé selon la figure 19. La même allure au cours des trois dates à l'exception des feuilles infestées où les teneurs en flavonoïdes augmentent en octobre au lieu de diminution comme par les autres types. Globalement, les feuilles saines affichent les teneurs les plus élevés avec un maximum de 37,74 ± 2,05 mg EC/g MS en juin. En générale, les galles ont des concentrations faibles, notamment en octobre

L'Anova à deux facteurs indique des effets hautement significatifs des date $F_{(2, 95)} = 5,58$; $P = 0,005$ et très hautement significatifs pour les types foliaires $F_{(3,95)} = 15,89$; $P<0,0001$ et de l'interaction « Dates*Type » $F_{(6, 95)} = 8,11$; $P< 0,0001$). La présence d'une interaction significative souligne que les variations temporelles de la teneur en flavonoïdes ne sont pas identiques selon le type foliaire. Le test de Tukey appliqué à l'effet dates associer les périodes justes et de février au sein d'un même groupe alors qu'octobre est isolé dans un autre groupe. Pour l'effet « Type foliaire », le test de Tukey identifie trois groupes distincts pour trois types des plantes infestées. Les plantes saines sont intermédiaires entre les groupes A et B. (Annexe 19).

L'analyse de l'interaction « Dates*Type » révèle que les teneurs maximales sont observées pour D1 IFS (37,74 mg EC/g MS, groupe A) et D1 T (32,22 mg EC/g MS, groupe AB), alors que les valeurs minimales sont enregistrées pour D2 G (13,69 mg EC/g MS, groupe E) et D1 IFG (17,81 mg EC/g MS, groupe DE). Cette interaction traduit une dynamique saisonnière complexe où l'accumulation de flavonoïdes varie de façon non uniforme selon la nature du tissu et la période de l'année.

La teneur réduite en flavonoïdes dans les galles par rapport aux feuilles confirme que ces structures ne constituent pas un site privilégié d'accumulation de cette classe de composés phénoliques. En revanche, les feuilles saines issues de plantes infestées (IFS) présentent les teneurs les plus élevée, ce qui pourrait témoigner d'une réponse de défense systémique de la plante hôte, se traduisant par une surproduction de flavonoïdes dans les tissus foliaires non directement affectées par les galles.

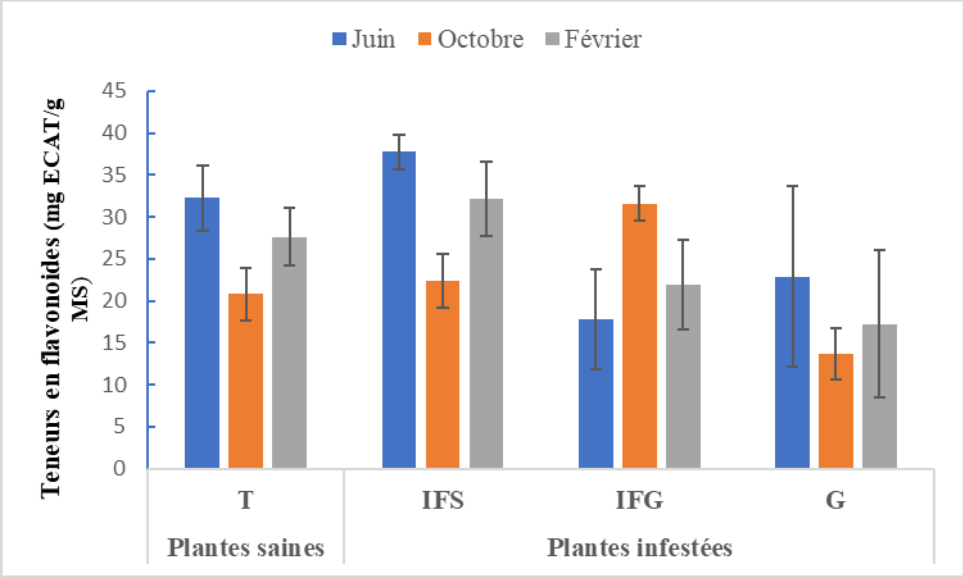


Figure 19 : Evolution saisonnière des teneurs moyennes des flavonoïdes totaux chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T : feuilles saines ; IFS : feuilles saines plantes infestées : IFG : feuilles infestées avec galles et G : galle). Moyenne ± écart-type

Tanins condensés

Les tanins condensés représentent une classe importante de métabolites secondaires impliqués dans les mécanismes de défense des plantes. Les graphes d'évolution saisonnière (Fig. 20) montrent que les galles présentent les concentrations les plus élevées en tanins, particulièrement en juin et en octobre, alors que les feuilles et les feuilles affichent les valeurs les plus basses.

L'Anova à deux facteurs révèle des effets hautement significatifs pour les trois sources de variations : la date $F_{(2, 95)} = 19{,}08$ et $P < 0{,}0001$. L'interaction « Date*Type » $F_{(6, 95)} = 8{,}82$; $P < 0{,}0001$. Cette dernière confirme que l'évolution temporelle des tanins différé selon la nature du tissu.

Test Tukey pour l'effet « Date » regroupe D2 et D1 dans le groupe A, sans différence significative entre eux, alors que D3 constitue seul le groupe B. ainsi les teneurs en tanins chutent de façon significative en hiver (février) par rapport aux période estivale et automnale.

Pour l'effet « Type de tissu foliaire », le test Tukey distingue trois groupes entièrement séparés ; G dans le groupe C. Ce résultat est particulièrement remarquable car il indique que les galles accumulent des quantités de tanins condensés significativement plus élevé que tous

les autres types de tissu foliaires, ce qui pourrait refléter un rôle défensif de ces structures vis-à-vis des herbivores ou des pathogènes.

L'analyse de l'interaction Date*Type révèle que les valeurs maximales sont atteintes par D1 G (groupe A) et D2 G (groupe AB), confirmant la forte accumulation de tanins dans les galles en début de cycle végétatif. Les groupes D forme un ensemble homogène large incluant la majorité des combinaisons Date*Type en automne et hiver, à l'exception des groupes susmentionnés. Les teneurs les plus basses sont observées chez D1 T et D3 T, toutes deux dans le groupe D.

Contrairement aux flavonoïdes et aux polyphénols totaux, les tanins condensés s'accumulent préférentiellement dans les galles, ce qui distingue nettement ces deux classes de composés phénoliques. Cette accumulation spécifique de tanins dans les galles pourrait s'inscrire dans une stratégie de défense de la plante contre les herbivores et les pathogènes, les tanins étant reconnus pour leur pouvoir anti-appétant et antimicrobien. La chute des teneurs en hiver (D3) dans tous les types de tissus suggère une régulation saisonnière de la biosynthèse de ces composés en lien avec les conditions climatiques (Annexe 20).

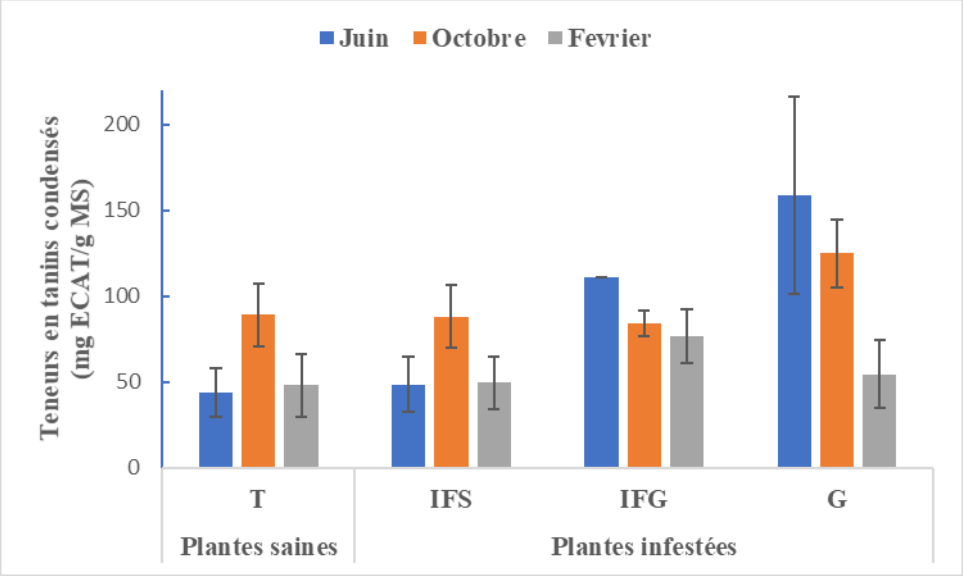


Figure 20 : Evolution saisonnière des teneurs moyennes des tanins condensés chez le lentisque en fonction de l'état sanitaire des tissus (T : feuilles saines ; IFS : feuilles saines de plantes infestées ; IFG : plantes infestées avec galles et G : galle). Moyenne ± écart-type.

Partie 4
Discussion générale

1. Caractéristiques climatiques et édaphiques

Les analyses physico-chimiques du sol de la station de Boukhadra révèlent un substrat stable, alcalin mais marqué par une forte charge en carbonates structurellement propice au développement des essences de matorrals méditerranéens. Le pH du sol basique se positionne dans la gamme des pH optimaux observés pour *P. lentiscus* dans les substrats calcaires du Tell algérien (Boughrara-Merzougui, 2015). Le sol contient beaucoup de calcaire actif, avec un taux de 25,22 %. C'est plus que le seuil de 20 % ce qui peut causer des problèmes de chlorose due à un déficit en fer. Selon nos observations sur le térrain, les plantes de lentisque de cette région ne montrent pas de symptômes de chlorose. Cela suggère que le lentisque peut tolérer les sols calcaires, probablement en sécrétant des acides qui aident à absorber le fer(Marschner, 1995). La conductivité électrique moyenne quant à elle, atteste d'une absence totale de salinité, écartant tout stress osmotique d'origine édaphique pour le système racinaire de *P. lentiscus*. L'évaluation de la matière organique met en évidence une teneur modérée pour des horizons superficiels de matorrals en bioclimat semi-aride qui jouent un rôle structural déterminant. En s'associant avec la fraction argileuse du sol, cette matière organique participe activement à la cohésion du complexe argilo-humique. Sur le plan physique, la texture est définie comme un limon argilo-sableux (Clay Loam). La fraction sableuse assure une excellente macroporosité propice à l'aération et au drainage, tandis que les fractions fines combinées (de limons et d'argiles) garantissent une capacité de rétention en eau optimale. Cette composition texturale permet au sol d'emmagasiner une réserve utile vitale pour maintenir la turgescence du lentisque lors des périodes estivales critiques. Ce contexte édaphique favorable, soutient la vigueur végétative du lentisque dans son rôle d'hôte, lui permettant de tolérer le coût métabolique induit par le parasitisme d'*Aploneura lentisci* le parasite le plus probable chez ce lentisque par rapport à la forme des galles. Les observations macroscopiques saisonnières mettent en évidence une évolution synchrone des structures cécidiennes.

En juin (Stade initial) : Les galles apparaissent sous la forme de petites excroissances réniformes ou en "gousse", localisées sur les folioles apicales. À ce stade, leur teinte est d'un vert clair mimétique, s'intégrant parfaitement à la dynamique de croissance des jeunes pousses printanières du lentisque.

En octobre (Stade de maturation) : On assiste à une hypertrophie massive des tissus végétaux. Les galles virent progressivement au rose violacé et au rouge vif sur leurs faces exposées au soleil. Cette transition chromatique coïncide avec une accumulation de métabolites secondaires

protecteurs que nous avons constaté par le biais de nos dosages, agissant comme un bouclier contre le stress thermique et le rayonnement ultraviolet automnal.

En février (Stade de sénescence et déhiscence) : Les galles atteignent leur volume maximal et arborent une coloration rouge sombre à brun-pourpré profondément marquée. Les folioles adjacentes commencent à montrer des signes de sénescence (jaunissement), marquant la fin du cycle biologique de cette génération de pucerons galligènes avant l'ouverture des structures et la libération des individus ailés.

2. Perturbation morphologiques induites par l'infestation

L'examen des paramètres biométriques constitue le premier point pour évaluer l'impact de l'infestation sur la plante hôte. L'humidité foliaire, dimension des feuilles, longueur du pétiole et nombre de feuilles par tige sont significativement affectés par la présence de galligènes avec des effets qui s'accentuent selon l'intensité de l'infestation. Ce gradient, qui va des plantes infestées sans galles visibles (IFS) jusqu'aux plantes porteuses de galles développées (IFG) va dans le sens des modèles théoriques selon lesquels la galle représentes le stade le plus poussé de la manipulation de la physiologie végétale par l'insecte (Shorthouse et Rohfritsch, 1992). La réduction notable des dimensions foliaires (longueur et largeur) chez les plantes infestées peut s'explique par le détournement des ressources carbonées et azotées vers les structures gallaires, ce qui se fait forcément au déterminent de la croissance des feuilles (Price *et al.*, 1987 ; Hartley, 1998). Les galles fonctionnent en effet comme de véritables puits métaboliques, créant un gradient de concentration qui oriente les flux d'assimilats vers les tissus colonisés, un phénomène déjà apporté chez diverses espèces galligènes (Stone et Schonrogge, 2003). La teneur en eau foliaire est elle aussi modifiée de manière significative, ce qui témoigne probablement d'une redistribution des ressources hydriques vers les organes attaqués (Cornelissen *et al.*, 2008). La forte hétérogénéité observée dans le groupe IFG reflète quant à la variabilité du stade de développement des galles et leur position sur la feuille, aussi affichée par les travaux de Shorthouse *et al.* (1994). D'autres travaux récents ont également montré que la réduction de la surface foliaire chez les plantes infestées entraine une diminution de la surface photosynthétiquement active, ce qui contribue à une réduction de la productivité primaire de la plante hôte (Moura *et al.*, 2008 ; Carneiro *et al.*, 2014).

La diminution du nombre de feuilles par tige est un résultat particulièrement intéressant puisqu'elle traduit directement une réduction de la surface foliaire totale et donc de la capacité photosynthétique de la plante dans son ensemble. Des résultats similaires ont été observés chez

les saules (*Salix* SP.) infestés par des insectes galligènes où la baisse du nombre de feuilles par rameau était corrélée positivement à l'intensité de l'infestation (Nyman et Julkunen-Titto, 2000). La plasticité phénotypique qui caractérise *P. lentiscus*, espèce méditerranéenne sclérophylle soumise à des conditions environnementales fluctuantes, explique probablement la forte variabilité observée pour ce paramètre (Mevy *et al.*, 2006).

3. Alteration de l'appareil photosynthétique

L'analyse des pigments photosynthétiques fait apparaitre une double lecture des résultats. D'un côté, les galles se distinguent nettement des tissus foliaires par la quasi absence de Chlorophylles et de Caroténoïdes, confirmant leur nature hétérotrophe ; de l'autre, les feuilles de la plante hôte conservent globalement leur intégrité photosynthétique malgré l'infestation, tout en montrant des ajustements témoignant d'une réponse adaptative active. La très faible teneur en Chlorophylles totales dans les galles confirme que ces néoformations sont essentiellement composées de cellules parenchymateuses dédifférenciées, dépourvues de plastes Chlorophylliens fonctionnels (Rohfritsch,1992 ; Shorthouse *et al.*, 2005). Ce résultat rejoint les travaux de Yabuta *et al.* (2014) qui ont étudié cinq types de galles foliaires et montré que celles-ci présentent des taux nettement plus faibles de composés liés aux Chlorophylles (CRC) que les portions non galleuses des mêmes feuilles, avec des rapports Chlide/Phé et pigments phytylés/déphytylés très différents entre galles et feuilles hôtes. Les galles se comportent ainsi comme des puits carbonés hétérotrophes, entièrement dépendants des photoassimilats produits par les feuilles actives (Prokopy et Owens, 1983). La présence résiduelle de caroténoïdes dans ces structures pourrait s'expliquer par des fonctions non photosynthétiques, tels que la protection contre le stress oxydatif ou la biosynthèse de composés apocaroténoïdes impliqués dans la signalisation cellulaire (Walter *et al.*, 2010). Chez les feuilles infestées comme chez les feuilles saines de plantes infestées (SI), la réduction significative de la chlorophylle *a* par rapport aux feuilles saines témoins parait liée à une compétition systémique pour les ressources azotés et magnésiennes, deux éléments indispensables à la biosynthèse de la Chlorophylle (Marschner, 1995). La chlorophylle *b*, elle constitue un indicateur particulièrement intéressant : sa réduction chez les feuilles infestées signale une perturbation des complexes collecteurs de lumière, puisqu'elle est le pigment caractéristique de complexes antennaires du photosystème II, où elle joue un rôle fondamental dans l'extension du spectre d'absorption lumineuse vers les longueurs d'onde bleues et rouges, et dans le transfert de l'énergie vers les centres réactionnels (Liu *et al.*, 2004 ; Fuciman *et al.*, 2012). D'après Bassi et Dall'Osto (2021), les complexes LHCII, constitués de Chl *a/b*

comptent parmi les protéines liant les pigments les plus abondantes sur terre et coordonnant également les xanthophylles (néoxanthine, violaxantine, lutéine). Une réduction de la teneur en Chl *b* déstabilise donc les apoprotéines liant LHC et entraine leur dégradation progressive (Tanaka et Tanaka, 2021). Par conséquent, la baisse de Chl *b* observée chez les plantes infestées reflète une perturbation des complexes antennaires, ce qui réduit la capacité de capture lumineuse et donc l'efficacité globale de la photosynthèse. A l'inverse, la stabilité relative de la chlorophylle *a* (Chl *a*), associée aux centres réactionnels du photosysttème II confusion Chl *a*/*b*, la Chl *a* est le pigment des centres réactionnels, non des complexes antennaires qui sont le domaine de la Chl *b* (Horton *et al.,* 1996), traduit une forme d'adaptation visant à préserver la capture lumineuse malgré le stress biotique. La diminution du ratio *Chl a/b* chez les feuilles infestées, qui indique un déséquilibre en faveur des complexes antennaires par rapport aux centres réactionnels (Netto, 2005), pourrait résulter de l'action de phytochromes ou d'enzymes salivaires secrétées par le galligène, connus pour interférer avec la machinerie photosynthétique des tissus voisins (Moran *et al.,* 2002). Cela rejoint des travaux montrant que les insectes-suceurs ont un impact particulièrement sévère sur la physiologie photosynthétique des plantes, notamment en altérant les complexes LHCII en perturbant le transfert d'électrons depuis le PSII (Samsone *et al.,* 2012 ; Radzin *et al.,* 2022). Ces perturbations se traduisent par une baisse du rendement quantique de la photosynthèse électronique et une augmentation de l'extinction non-photochimique (NPQ), mécanisme de photoprotection qui dissipe l'excès d'énergie lumineuse excédentaire sous forme de chaleur pour éviter les dommages oxydatifs (Horton *et al.,* 1996 ; Bassi et Dall'Osto, 2021).

Sur le plan saisonnier, la faible teneur en chlorophylles relevée en juin pour l'ensemble des types foliaires s'inscrit dans les ajustements photoprotecteurs typiques des espèces sclérophylles méditerranéennes face aux stress thermique et hydrique estivales. Cette observation rejoint les résultats de Vasque *et al.,* (2016) qui ont montré, chez *P. lentiscus*, que la réduction de la synthèse des chlorophylles sous stress constitue un mécanisme photoprotecteur permettant de limiter la quantité de photons absorbés et de réduire la photo-oxydation des tissus foliaires. A l'inverse l'augmentation progressive des caroténoïdes de juin à février traduit l'intensification du mécanisme de dissipation de l'énergie lumineuse excédentaire via le cycle des xanthophylles (Demmig-Adams et Adams, 1996), mécanisme de photoprotection essentiel dans les conditions d'irradiance élevée propres aux milieux méditerranéens (Flexas *et al.,* 2014). Plusieurs études sur *P. lentiscus* ont montré que la teneur en pigments (chlorophylles et caroténoïdes) varie significativement selon la saison, le site et le

sexe de la plantes, traduisant une adaptation de l'appareil photosynthétique aux conditions environnementales fluctuantes du bassin méditerranéen (Fernandez-Marin *et al.,* 2013 ; Lefi *et al.,* 2023).

4. Réponse du métabolisme phénolique à l'infestation

Les composés phénoliques apportent sans doute une réponse biochimique à beaucoup de questions posées. Les réponses observées différent nettement selon la classe de composés (polyphénols totaux, flavonoïdes, tanins condensés) et selon le tissu considéré, ce qui montre la complexité et la spécificité des mécanismes de défense que mobilise *P. lentiscus* face à l'infestation galligène. La baisse significative des polyphénols totaux dans les feuilles infestées par rapport aux feuilles saines suggère que l'infestation perturbe localement la voie de biosynthèse des phénylpropanoides, probablement sous l'effet de molécules effectrices sécrétées par le galligène. Ce type de suppression locale facilite généralement la colonisation des tissus végétaux par des insectes herbivores, en particulier en réduisant les propriétés anti-appétantes des feuilles hôtes (Harbone, 1980 ; Lattanzio *et al.,* 2006). En revanche, les galles accumulent des polyphénols totaux à des taux élevés en début des saison (D1), dépassant largement tous les autres types tissulaires. Cette suraccumulation semble être une stratégie défensive du galligène, qui enrichit chimiquement les tissus les transformant en une barrière contre les parasitoïdes et les prédateurs (Hartley, 1998 ; Nyman et Julkunen-Tiitto, 2000). La chute marquée de ces teneurs en février (D3) chez les galles reflète une régulation temporelle fine, liée aux cycles biologiques du galligène et à la sénescence progressive de la structure gallaire. Cette dynamique suggère que la composition polyphénolique des galles répond avant tout aux besoins nutritionnels et défensives du galligène, plus qu'à ceux de la plante hôte elle-même (Guedes *et al.,* 2021 ; Carneiro *et al.,* 2022). Ces résultats s'inscrivent dans le modèle de la galle comme « phénotype étendu » (*extended phenotype*) de l'insecte (Stone et Schönrogge, 2003), où la composition biochimique de la galle résulte en partie de la manipulation génétique de l'hôte par le parasite, plutôt que d'une simple réponse de défense de la plante.

L'accumulation préférentielle des flavonoïdes dans les feuilles saines de plantes infestées (IFS) constitue l'un des résultats les plus marquants de cette étude. Ce profil suggère l'existence d'une véritable réponse de défense systémique chez le lentisque, où les feuilles non directement colonisées augmentent leur production de flavonoïdes en réaction à des signaux émis à distance, vraisemblablement par les voies de l'acide jasmonique et de l'acide salicylique depuis les sites d'infestation (Karban et Baldwin,1997 ; Koornneef et Pieterse, 2008). Les flavonoïdes remplissent en effet plusieurs fonctions à la fois : photoprotection de piégeage des espèces

réactives de l'oxygène et de régulation de la croissance cellulaire (Winkel-Shirley, 2002), ce qui donne à cette réponse systémique une réelle valeur adaptative. Ce mécanisme a d'ailleurs été décrit dans la littérature comme une « immunisation induite systémiquement » (SAR/ISR) dans laquelle les feuilles distantes sont pré-armées contre des attaques ultérieures (War *et al.*, 2012 ; Mukherjee *et al.*, 2016).

Les tanins condensés se distinguent par leur enrichissement maximal dans les galles, nettement supérieur à tous les types foliaires. Ces composés polyphénoliques oligomériques, connus pour leurs propriétés astringentes et leur capacité à précipiter les protéines (Haslam, 1998 ; Barbehenn et Constabel, 2011), forment une barrière chimique efficace contre les parasitoïdes tentant de pénétrer la galle. La valeur élevée enregistrée en juin (D1) correspond à la phase de croissance active de la galle, période où l'investissement dans la défense chimique de cette structure nourricière est maximal. A l'inverse, les feuilles saines et les feuilles IFS, présentent des teneurs faibles en tanins condensés, ce qui indiquant que ces composés ne font pas partie des molécules prioritairement mobilisées lors de la réponse systémique, contrairement aux flavonoïdes ; cette différence illustre bien la spécificité des voies de biosynthèse activées selon la nature du signal de stress reçu (War *et al.*, 2012).

La comparaison des profils d'accumulation de ces trois classes phénoliques, on voit se dessiner une organisation fonctionnelle hiérarchisée des défenses de *P. lentiscus*. Les polyphénols totaux dont font partie les tanins condensés s'accumulent surtout dans les galles, constituant une défense directe de la structure nourricière contre les parasitoïdes et les hyperparasites. Les flavonoïdes, eux, s'accumulent plutôt dans les feuilles saines de plantes infestées (IFS), ce qui traduit une défense systémique indirecte des organes distants non encore colonisés. Cette répartition entre défense directe (galle) et défense indirecte (feuilles systémiques) est typique des systèmes plante-herbivore galligènes les plus évolués, dans lesquels le galligène a en quelque sorte, détourné une partie des voies défensives de l'hôte à son propre avantage (Nyman et Julkunen-Tiitto, 2000 ; Stone et Schönrogge, 2003).

5. Rôle modulateur de la saison

La saison apparait comme un facteur transversal, dont l'influence se manifeste à tous les niveaux d'organisation étudiés. Les teneurs les plus élevées en polyphénols totaux sont enregistrées en juin, période correspondant à la fois au pic de stress abiotique estival et à la phase de croissance active des galles. Cette convergence saisonnière entre les besoins défensifs de la plante et ceux du galligène explique la dynamique biochimique particulièrement marquée

au printemps-été. Les ajustements observés en automne et en hiver (réduction des tanins condensés et en général des polyphénols, augmentation des caroténoïdes dans les feuilles) correspondent aux stratégies d'allocation des ressources typiques des espèces méditerranéennes sclérophylles en période hivernale, période où le métabolisme carboné est réorienté vers le stockage des glucides en préparation à la reprise végétative printanière (Herms et Mattson, 1992 ; Bussotti *et al.,* 1998). Il est intéressant de noter que cette modulation saisonnière des pigments et des métabolites secondaires chez *P. lentiscus* est également influencée par le sexe de la plante et les conditions stationnelles, comme l'ont montré les travaux de Fernandez-Marin *et al.,* (2013) conduits dans différents milieux semi-arides méditerranéens.

6. Synthèse : une interaction plante-galligène à effets multiples et intégrés

L'ensemble de ces résultats dessine un tableau assez cohérent des effets de l'infestation galligène sur *P. lentiscus*. Au niveau morphologique, la plante présente une réduction de ses dimensions foliaires et de sa densité de feuillage, ce qui reflet le détournement des ressources vers les structures gallaires. Au niveau photosynthétique, l'appareil foliaire est modulé par des ajustements qui révèlent une réponse active face à la compétition pour les ressources. Les variations différentielles des teneurs en chlorophylles *a* et *b* traduisent des perturbations spécifiques, touchant aussi bien des centres réactionnels (Chl *a*) que des complexes antennaires LHCII (*Chl b*), ce qui montre que l'impact de l'infestation galligène ne se réduit pas à une simple réduction quantitative des pigments, mais affecte aussi l'architecture fonctionnelle de l'appareil photosynthétique. Au niveau du métabolisme secondaire, la plante mobilise une palette de défense chimiques à la fois locales (inhibition des phénylpropanoides dans les feuilles infestées), et systémiques (induction des flavonoïdes dans les feuilles distantes). Les galles, de leur côté, apparaissent comme de véritables entités biochimiques à part entière, dont la composition en métabolites secondaires répond avant tout aux besoins du galligène plutôt qu'à ceux de la plante hôte.

Cette étude montre ainsi que l'interaction entre *P. lentiscus* et ses galligènes n'est pas une simple relation hôte-parasite à sens unique, mais une interaction complexe, dynamique et bidirectionnelle dans laquelle les deux protagonistes exercent mutuellement une influence sur leurs métabolismes respectifs. La compréhension fine de ces mécanismes revêt une importance écologique certaine dans le contexte des écosystèmes méditerranéens où les interactions biotiques contribuent à structurer la composition chimique et la résilience des communautés végétales. Dans un contexte de changement climatique, où les écosystèmes méditerranéens

sont soumis à des stress abiotiques et biotiques croissants, la compréhension de la dynamique de ces interactions plante-insecte devient d'une importance capitale pour prédire la résilience des communautés végétales (Flexas *et al.*, 2014 ; Lefi *et al.*, 2023).

Conclusion et perspectives

Le présent travail s'est attaché à caractériser l'interaction phytopathologique entre *Pistacia lentiscus* L. et les pucerons galligènes induisant des galles foliaires dans la station de Boukhadra, wilaya de Tébessa, tout en évaluant les répercussions de cette infestation sur les mécanismes morpho-physiologiques et biochimiques de la plante hôte.

Les résultats obtenus montrent que l'agent causal est un puceron galligène appartenant à l'espèce *Aploneura lentisci*, reposant sur la morphologie cécidienne et les données bibliographiques, en l'absence de confirmation entomologique directe par observation microscopique de l'insecte, dont le cycle biologique. Le cycle de ce parasiteest étroitement lié aux conditions thermiques et hydriques du milieu semi-aride se qui a conditionné la dynamique d'infestation observée au cours des trois périodes d'échantillonnage retenues. L'induction des galles par cet insecte se traduit par une désorganisation du mésophylle foliaire, caractérisée par une hypertrophie et une hyperplasie des cellules parenchymateuses et une réorientation vasculaire au profit de la structure gallaire, agissant comme un puits métabolique actif. Sur le plan biochimique, les résultats révèlent que l'infestation induit un stress oxydatif significatif au niveau foliaire, se manifestant par une accumulation accrue de composés phénoliques, de flavonoïdes et d'autres métabolites de défense. Cette réponse métabolique témoigne de la capacité de *P. lentiscus* à mobiliser ses ressources biochimiques face aux agressions biotiques, bien que ce mécanisme implique un cout énergétique non négligeable pour la plante.

Par ailleurs, la dynamique temporelle des paramètres étudiés souligne l'importance de la saisonnalité dans la modulation des réponses physiologiques de l'hôte, les effets de l'infestation étant intensifiés durant la période de chevauchement entre le stress hydrique et le pic d'activité parasitaire. Au final, cette étude contribue à l'enrichissement des connaissances sur la phytopathologie de *P. lentiscus* en conditions semi-arides algériennes et ouvre des perspectives prometteuses pour la valorisation des galles comme source de métabolites bioactifs, ainsi que pour le développement de stratégies phytosanitaires intégrées dans les écosystèmes forestiers méditerranéens dégradés. Des investigations complémentaires, portant notamment sur l'identification moléculaire de l'agent causal et la caractérisation fine des voies métaboliques impliquées dans la réponse de défense, s'avèrent nécessaires pour approfondir les connaissances issues du présent travail. Par ailleurs, des observations histologiques en microscopie optique permettraient de confirmer directement les altérations cellulaires (hypertrophie et hyperplasie) décrites dans ce travail sur la base de la littérature.

Références bibliographiques

Al-Saghir, M. G. (2009). Phylogenetic analysis of the genus *Pistacia* L. (Anacardiaceae) based on morphological data. *Asian Journal of Plant Sciences*, 8(1), 22–28.

Al-Saghir, M. G., & Porter, D. M. (2012). A revised taxonomic treatment for *Pistacia* (Anacardiaceae). *American Journal of Plant Sciences*, 3(1), 12–32.

Álvarez, R., Martinez, J.-J. I., Muñoz-Viveros, A. L., Molist, P., Abad-González, J., & Nieto Nafría, J. M. (2016). Contribution of gall microscopic structure to taxonomy of gallicolous aphids on *Pistacia*. *Plant Biology*, *18*(5), 868–875.

Álvarez, S., Rodríguez, P., Broetto, F., & Sánchez-Blanco, M. J. (2018). Long term responses and adaptive strategies of *Pistacia lentiscus* under moderate and severe deficit irrigation and salinity: Osmotic and elastic adjustment, growth, ion uptake and photosynthetic activity. *Agricultural Water Management*, *202*, 253–262.

Alyafi, J. (1979). *Étude écologique de la végétation du lentisque en Algérie* [Thèse de doctorat]. Université d'Alger.

APG IV. (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), 1–20.

Aribi, S., & Mahroug, A. (2025). Stratégies adaptatives de Pistacia lentiscus face aux stress abiotiques méditerranéens. *Journal Algérien de Botanique Appliquée*, 7(1), 18–34.

Baize, D., & Jabiol, B. (1995). *Guide pour la description des sols*. INRA Éditions.

Barbehenn, R. V., & Constabel, C. *P*. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551–1565.

Barra, A., Coroneo, V., Dessi, S., Cabras, *P*., & Angioni, A. (2007). Variability of essential oil composition of Pistacia lentiscus from different geographic origins in the Mediterranean basin. *Biochemical Systematics and Ecology*, 35(8), 487–493.

Bassi, R., & Dall'Osto, L. (2021). Dissipation of light energy absorbed in excess: The molecular mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 72, 47–76.

Beldi, H., Khadraoui, M., Maatouk, M., & Benvahia, S. (2021). Ethnobotanique et appellations vernaculaires de Pistacia lentiscus en Algérie. *Revue Algérienne de Ressources Naturelles*, 5(2), 77–89.

Bensalem, K. (2015). *Étude phytoécologique et valorisation de Pistacia lentiscus dans le Nord-Est algérien* [Mémoire de master]. Université Badji Mokhtar – Annaba.

Blackman, R. L., & Estop, V. F. (2014). *Aphids on the world's plants: An online identification and information guide*. The Natural History Museum.

Bonneau, M., & Souchier, B. (1994). *Pédologie. 2 — Constituants et propriétés du sol* (2e éd.). Masson.

Boughrara-Merzougui, S. (2015). *Caractérisation morphologique et biochimique des fruits de Pistacia lentiscus dans la région de Tébessa* [Mémoire de magistère]. Université Larbi Tebessi – Tébessa.

Bozorgi, M., Memariani, Z., Mobli, M., Salehi Surmaghi, M. H., Shams-Ardekani, M. R., & Rahimii, R. (2013). Five Pistacia species (*P.* vera, *P.* atlantica, *P.* terebinthus, *P.* khinjuk, and *P. lentiscus*): A review of their traditional uses, phytochemistry, and pharmacological activities. *Scientific World Journal*, 2013, 219815.

Brault, V., Uzest, M., Monsion, B., Jacquot, E., & Blanc, S. (2010). Aphids as vectors of plant viruses. In A. Kindler & J.-F. Touflet. *Insect Vectors and Plant Pathogens* (p*P.* 133–168). Éds.CRC Press.

Broadhurst, R. B., & Jones, W. T. (1978). Analysis of condensed tannins using acidified vanillin. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 29(9), 788–794.

Bussotti, F., Borghini, F., Celesti, C., Leonzio, C., & Grossoni, *P.* (1998). Leaf anatomical responses to ozone in broadleaved deciduous tree species. *Tree Physiology*, 18(5), 361–367.

Calvet, R. (2003). *Le sol : Propriétés et fonctions. Tome 1 : Constitution et structure, phénomènes aux interfaces*. France Agricole Éditions.

Carneiro, R. G., Oliveira, D. C., & Isais, R. M. S. (2014). Phenotypic plasticity in a herbivore-induced plant defence mechanism. *Ecology*, 95(8), 2262–2272.

Carneiro, R. G., Lemos Filho, J. *P.*, & Isaisa, R. M. S. (2022). Intraspecific variation in gall morphology and plant response to gall-inducing insects. *Arthropod-Plant Interactions*, 16(3), 305–316.

Chang, C. C., Yang, M. H., Wen, H. M., & Chern, J. C. (1999). Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colorimetric methods. *Journal of Food and Drug Analysis*, 10(3), 178–182.

Cornelissen, T., Fernandes, G. W., & Vasconcellos-Neto, J. (2008). Induced plant resistance to gall formation: A case study with cynipid wasps and oak trees. *Oecologia*, 157(3), 473–480.

Dardeau, F. (2014). *Mécanismes de transmission des phytovirus par les pucerons* [Thèse de doctorat]. Université de Bordeaux.

Demmig-Adams, B., & Adams, W. W. (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1(1), 21–26.

Divekar, *P.* A., Narayana, S., Divekar, B. A., Kumar, R., Gadratagi, B. G., Ray, A., Singh, A. K., Alam, M. A., Singh, V., Singh, A. K., Kumar, J., Singh, R. *P.*, Nikhil, C., & Kumar, S. (2022). Plant secondary metabolites as defense tools against herbivores for sustainable crop protection. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(5), 2690.

Doghbage, A., Benaradj, A., Gheribi-Aoulmi, Z., & Bouazza. M. (2023). Morpho-anatomical plasticity of Pistacia lentiscus leaves under water stress conditions in semi-arid Algeria. *South African Journal of Botany*, 155, 320–330.

Fernandez-Marin, B., Becerril, J. M., & Garcia-Plazaola, J. I. (2013). Functional role of desiccation-induced xanthophyll cycle activity investigated during winter. *Plant and Cell Physiology*, 54(7), 1232–1244.

Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulías, J., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Tomàs, M., & Medrano, H. (2014). Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110. *Physiologia Plantarum*, 150(3), 433–444.

Foyer, C. H., Ruban, A. V., & Noctor, G. (2015). Reactive oxygen species, oxidative signalling and the regulation of photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*, 114, 50–65.

Fuciman, M., Enriquez, M. M., Polivka, T., Dall'Osto, L., Bassi, R., & Frank, H. A. (2012). Role of xanthophylls in light harvesting in green plants: A spectroscopic investigation of

mutant LHCII and Lhcb pigment-protein complexes. *Journal of Physical Chemistry B*, 116(12), 3834–3843.

Giordanengo, *P.*, Brunissen, L., Rusterucci, C., Vincent, C., van Bel, A., Dinant, S., Girousse, C., Faucher, M., & Bonnemain, J. L. (2010). Compatible plant-aphid interactions: How aphids manipulate plant responses. *Comptes Rendus Biologies*, 333(6-7), 516–523.

Guedes, R. N. C., Smagghe, G., Stark, J. D., & Desneux, N. (2021). Insecticide resistance and its management in phloem-feeding insects. *Annual Review of Entomology*, 66, 103–122.

Harbone, J. B. (1980). Plant phenolics. In E. A. Bell & B. V. Charlwood (Éds.), *Secondary plant products* (p*P.* 329–395). Springer.

Hartley, S. E. (1998). The chemical composition of plant galls: Are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? *Oecologia*, 113(4), 492–501.

Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., Fujita, M., & Fotopoulos, V. (2021). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 10(1), 96.

Haslam, E. (1998). *Practical polyphenolics: From structure to molecular recognition and physiological action*. Cambridge University Press.

He, J., Chen, Q., Bhatt, M., & Bhatt, D. (2016). The role of aphid salivary effectors in gall formation and plant cell reprogramming. *Plant Cell Reports*, 35(8), 1677–1688.

Hemmamm, R., Belhoucine, L., & Bouhraoua, R. T. (2003). Histological modifications of Pistacia foliar tissues induced by gall-forming aphids. *Gall Ecology Letters*, 4(1), 25–34.

Herms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335.

Horton, *P.*, Ruban, A. V., & Walters, R. G. (1996). Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 655–684.

Inbar, M., Izhaki, I., Koplovich, A., Lubin, Y., & Wink, M. (2004). Interspecific competition among Pistacia-galling aphids: An ecological perspective. *Ecological Entomology*, 29(3), 282–290.

ITA. (1975). *Méthodes d'analyses des sols — Granulométrie par sédimentation*. Institut Technique Agronomique.

Jiang, S., Guo, H., Flores-García, M., & Fereres, A. (2019). Aphid transmission of plant viruses: Mechanisms and consequences for plant health. *Virus Research*, 271, 197678.

Jordano, *P.* (1988). Pollination ecology of Pistacia lentiscus (Anacardiaceae) at southern Spanish Mediterranean shrublands. *Plant Systematics and Evolution*, 159(1-2), 43–53.

Julve, *P.* (2020). *Baseflor : Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France* [Base de données en ligne]. Consulté à l'adresse http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm

Julve, *P.* (2024). *Baseflor : Fiche écologique de Pistacia lentiscus* [Base de données en ligne]. Consulté à l'adresse http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm

Kafkas, S., Perl-Treves, R., & Kafkas, E. (2002). Phylogenetic analysis of the genus Pistacia by RAPD markers. *Plant Cell Reports*, 21(2), 136–140.

Karban, R., & Baldwin, I. T. (1997). *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press.

Khanam, M. N., Ahmad, I., Anis, M., & Alatar, A. A. (2015). Volatile composition of galls induced by aphids on Pistacia species in comparison with normal foliar tissue. *Phytochemistry*, 112, 250–258.

Koornneef, A., & Pieterse, C. M. J. (2008). Cross talk in defense signaling. *Plant Physiology*, 146(3), 839–844.

Kot, I., & Kmieć, K. (2020). Effects of aphid feeding on photochemical efficiency of plant photosystem II. *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 199–208.

Lattanzio, V., Lattanzio, V. M. T., & Cardinali, A. (2006). Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. *Phytochemistry: Advances in Research*, 661, 23–67.

Le Houerou, H. N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*, 34(2), 133–185.

Lefi, E., Medrano, H., Cifre, J., Gulias, J., & Flexas, J. (2023). Seasonal patterns of photosynthetic pigments and gas exchange in Pistacia lentiscus under Mediterranean conditions. *Trees*, 37(2), 489–503.

Lichtenthaler, H. K., & Wellburn, A. R. (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11(5), 591–592.

Liu, Z., Yan, H., Wang, K., Kuang, T., Zhang, J., Gui, L., An, X., & Chang, W. (2004). Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. *Nature*, 428(6980), 287–292.

Marschner, H. (1995). *Mineral nutrition of higher plants* (2e éd.). Academic Press.

Mathieu, C., & Pieltain, F. (2003). *Analyse chimique des sols : Méthodes choisies*. Lavoisier – Technique & Documentation.

Mellah, S., & Benhassaini, H. (2016). Modifications anatomiques et redistribution des assimilats dans les galles de Pistacia (Anacardiaceae). *Annals of Applied Biology*, 169(3), 372–382.

Mevy, J.-*P.*, Viano, J., Dherbomez, M., & Garreau, C. (2006). Volatile composition and some biological activities of essential oils from two Cistus species. *Flavour and Fragrance Journal*, 21(6), 872–876.

Milia, M., Usai, M., Szeja, N., Mulas, G., Chessa, M., & Re, A. (2021). Pistacia lentiscus L.: A comprehensive review of chemical composition and biological activities. *Molecules*, 26(8), 2136.

Moran, N. A., Plague, G. R., Sandström, J. *P.*, & Wilbur, J. L. (2002). A multilocus genetic survey of the aphid genus Uroleucon. *Molecular Ecology*, 11(12), 2399–2416.

Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., de Oliveira Fernandes Viana, J., Dornelas, M. C., & Mazzafera, *P.* (2008). Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(4), 360–376.

Mukherjee, A., Roy, S. C., De Bera, S., Hérbert-Dufresne, L., Meiners, S. J., & Whiteside, M. D. (2016). Defensive secondary metabolites in plants and their roles in stress response. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1644.

Nedjraoui, D., & Bedrani, S. (2008). La désertification dans les steppes algériennes : Causes, impacts et actions de lutte. *VertigO — La Revue Électronique en Sciences de l'Environnement*, 8(1). https://doi.org/10.4000/vertigo.3969

Netto, A. T., Campostrini, E., de Oliveira, J. G., & Bressan-Smith, R. E. (2005). Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae*, 104(2), 199–209.

Nyman, T., & Julkunen-Tiitto, R. (2000). Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24), 13184–13187.

Popay, I., & Cox, R. (2016). *Weeds of New Zealand and their management* (3e éd.). CSIRO Publishing.

Price, *P*. W., Fernandes, G. W., Waring, G. L., & Abrahamson, W. G. (1987). Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, 16(1), 15–24.

Prokopy, R. J., & Owens, E. D. (1983). Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 28, 337–364.

Quézel, *P*. (1981). *Les zones arides de l'Afrique du Nord*. UNESCO.

Quézel, *P.*, & Santa, S. (1962-1963). *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales* (Tomes 1 et 2). Éditions du CNRS.

Radzin, A., Clobert, J., Massot, M., & Meylan, S. (2022). Carotenoid photodegradation and xanthophyll cycle regulation under high light stress in Mediterranean species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 180, 54–64.

Rand, N., Dufour, S., Caurier, E., & Gauthier, G. (2014). Essential oil composition of Pistacia lentiscus leaves from different Mediterranean locations. *Natural Product Communications*, 9(7), 1029–1032.

Rohfritsch, O. (1992). Patterns in gall development. In J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Éds.), *Biology of insect-induced galls* (p*P*. 60–86). Oxford University Press.

Roman, A. (2017). *Écologie des pucerons vecteurs de virus en cultures maraîchères* [Thèse de doctorat]. Université de Montpellier.

Rostas, M., Bennett, R. N., & Hilker, M (2013). Gall-forming insects as models for plant manipulation : Molecular insights and ecological consequences. *Annual Review of Entomology*, 58, 161–181.

Samsone, I., Andersone-Ozola, U., Karlsons, A., Ievinsh, G., & Samsons, I. (2012). Effect of high solar irradiance on photosystem II efficiency in various plant species. *Environmental and Experimental Biology*, 10, 79–89.

Sehaki, C., Boulakoud, M. S., Benali, M., & Terras, M. (2023). Activités biologiques des organes de Pistacia lentiscus L. : Synthèse des travaux récents. *Journal of Medicinal Plants Research*, 17(3), 45–58.

Shorthouse, J. D., & Rohfritsch, O. (1992). Biology of insect-induced galls: An overview. In J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Éds.), *Biology of insect-induced galls* (p*P*. 1–11). Oxford University Press.

Shorthouse, J. D., Wool, D., & Raman, A. (1994). Gall formation by insects — general concepts and their relevance to the study of gall wasps. *Canadian Entomologist*, 126(6), 1361–1365.

Shorthouse, J. D., Wool, D., & Raman, A. (2005). Galls and their influence on plants. In A. Raman, C. W. Schaefer, & T. M. Withers (Éds.), *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods* (Vol. 1, p*P*. 1–28). Science Publishers.

Singleton, V. L., & Rossi, J. A. (1965). Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *American Journal of Enology and Viticulture*, 16(3), 144–158.

Soltner, D. (2003). *Les bases de la production végétale. Tome I — Le sol* (23e éd.). Collection Sciences et Techniques Agricoles.

Stern, D. L. (2008). The genetic causes of convergent evolution. *Nature Reviews Genetics*, 14(11), 751–764.

Stevens, *P*. F. (2008). *Angiosperm Phylogeny Website* (Version 9). Missouri Botanical Garden. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/

Stone, G. N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(10), 512–522.

Tanaka, R., & Tanaka, A. (2021). Tetrapyrrole biosynthesis in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 58, 321–346.

Vallejo, V. R., Bautista, S., & Cortina, J. (2012). Restoring Mediterranean ecosystems under climate change. In J. C. Aronson, J. N. Blignaut, & S. J. Milton (Éds.), *Restoration Ecology: The New Frontier* (2e éd., p*P*. 181–194). Wiley-Blackwell.

Vennetier, M., & Plazanet, I. (2022). *Lentisque (Pistacia lentiscus L.) — Fiche dendrologique*. INRAE – Unité de Recherche en Écologie Forestière Méditerranéenne.

Vicente, O., Boscaiu, M., Naranjo, M. Á., Estrelles, E., Bellés, J. M., & Soriano, *P*. (2016). Osmoprotectants as ROS scavengers in plant stress responses: An integrative view. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1749.

Walling, L. L. (2008). Avoiding effective defenses: Strategies employed by phloem-feeding insects. *Plant Physiology*, 146(3), 859–866.

Walter, A., Studer, B., & Meier, C. (2010). The plant architecture of Arabidopsis thaliana and its modifications due to experimental radiation. *Functional Plant Biology*, 37(6), 507–518.

War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306–1320.

Weremczuk-Jeżyna, I., Grzegorczyk-Karolak, I., Frydrych, B., Królicka, A., & Wysokińska, H. (2021). Secondary metabolite accumulation and antioxidant defence in plants under biotic stress. *Molecules*, 26(17), 5305.

Winkel-Shirley, B. (2002). Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3), 218–223.

Wool, D. (2005). Gall-forming aphids. In A. Raman, C. W. Schaefer, & T. M. Withers (Éds.), *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-Inducing Arthropods* (Vol. 1, p*P*. 173–234). Science Publishers.

Yarou, B. B. (2011). *Biologie et importance agronomique des pucerons galligènes en milieu subtropical* [Mémoire de DEA]. Université d'Abomey-Calavi.

Annexes

Annexe 01 : Classification du pH des sols selon leur degré d'acidité et d'alcalinité

D'après le Référentiel pédologique de Baize et Jabiol (1995)

Intervalle du pH	**Nature du sol**	
pH < 3,3	Sol hyperacide	
3,5 ≤ pH < 4,2	Sol très acide	
4,2 ≤ pH < 5,0	Sol acide	
5,0 ≤ pH < 6,5	Sol faiblement acide	
6,5 ≤ pH < 7,5	Sol neutre	
7,5 ≤ pH < 8,7	Sol basique	
pH > 8,7	Sol très basique	

Annexe 02 : Classification de la salinité des sols en fonction de la conductivité électrique

Selon Mathieu et Pieltain (2003)

Conductivité électrique CE (1/5) (mmhos/cm)	**Niveau de salinité**
CE < 0,6	Sol non salé
0,6 ≤ CE < 1	Sol légèrement salé
1 ≤ CE < 2	Sol salé
2 ≤ CE < 4	Sol très salé
CE ≥ 4	Sol extrêmement salé

Annexe 03 : Classification des sols selon la teneur en calcaire total

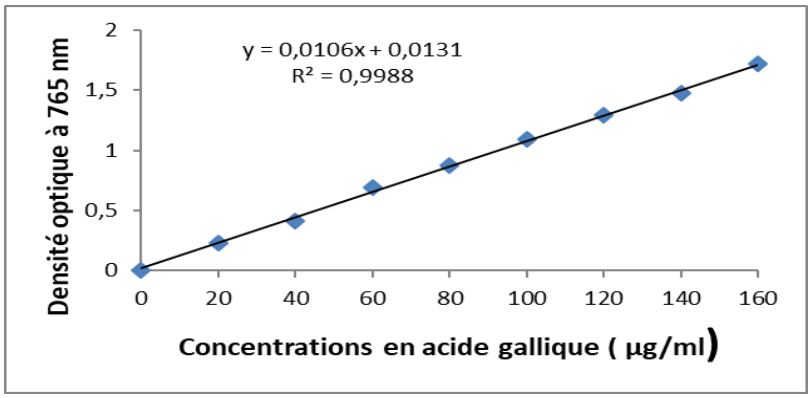
D'après Baize et Jabiol (1995)

Teneur en $CaCO_3$ (%)	**Importance du calcaire**	**Classe du sol**
< 2	Traces de calcaire	Sol hypocalcaire
2 – 10	Faible teneur	Sol faiblement calcaire
10 – 25	Teneur moyenne	Sol moyennement calcaire
25 – 55	Forte teneur	Sol fortement calcaire
> 55	Très forte teneur	Sol hypercalcaire

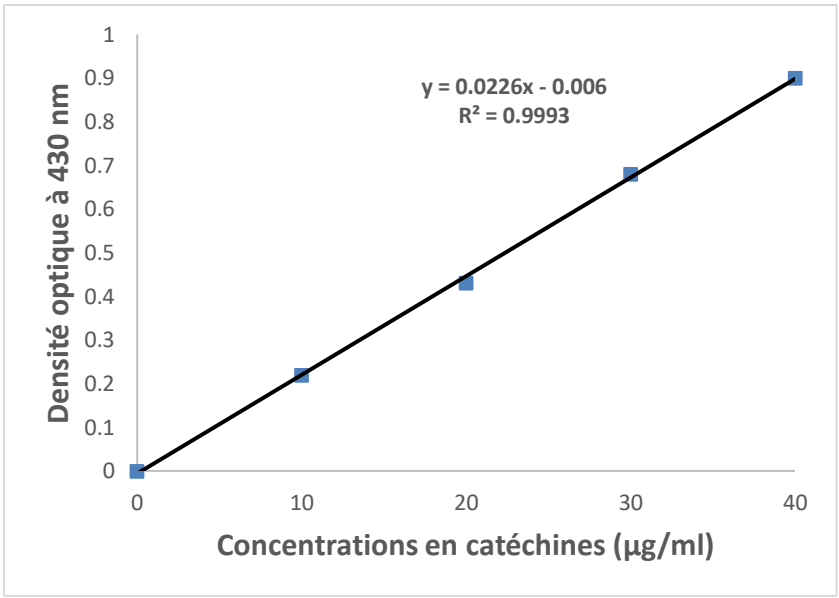
Annexe 04 : Classification des sols selon la teneur en matière organique

Teneur en matière organique (%)	**Niveau de richesse du sol**
< 1	Sol très pauvre
1 – 2	Sol pauvre
2 – 4	Sol à teneur moyenne
> 4	Sol riche en matière organique

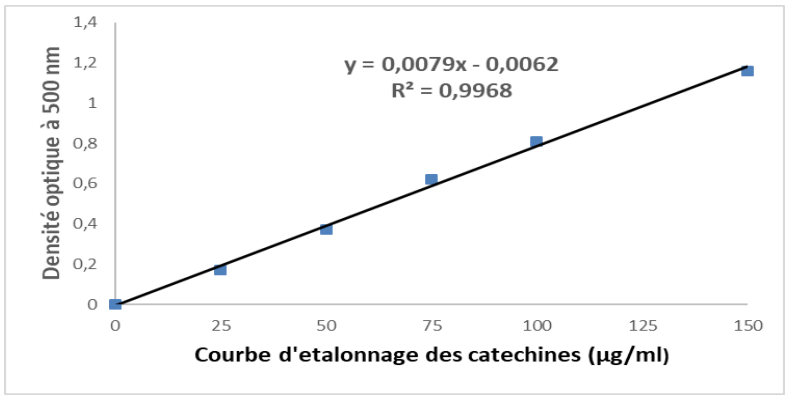
Annexe 05 : Courbe d'étalonnage des polyphénols totaux



Annexe 06 : Courbe d'étalonnage des flavonoïdes totaux



Annexe 07 : Courbe d'étalonnage des tanins condensés



Annexe 08 : Anova- **Humidité de la feuille (%)**

Source de variation	**DDL**	**F**	**P (valeur)**
Type foliaire (inter-groupes)	2	45,57	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	177		
Total	179		

Annexe 09 : Anova- **Humidité de la foliole (%)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Type foliaire (inter-groupes)	2	33,02	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	117		
Total	119		

Annexe 10 : Anova- **Longueur de la feuille (cm)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Type foliaire (inter-groupes)	2	22,63	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	273		
Total	275		

Annexe 11 : Anova– Largeur de la feuille (cm)

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Type foliaire (inter-groupes)	2	26,33	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	117		
Total	119		

Annexe 12 : Anova - **Longueur du pétiole (cm)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Type foliaire (inter-groupes)	2	21,04	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	117		
Total	119		

Annexe 13 : Anova-**Nombre de feuilles par tige**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Type foliaire (inter-groupes)	2	41,77	< 0,0001
Résidus (intra-groupes)	117		
Total	119		

Annexe 14 : Anova **à deux facteurs-*Chlorophylle* a (mg/g MS)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	4,15	0,019
Type foliaire	3	52,61	< 0,0001
Interaction Date × Type	6		
Résidus	95		

Annexe 15 : Anova **à deux facteurs-*Chlorophylle* b (mg/g MS)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	54,09	< 0,0001
Type foliaire	3	49,37	< 0,0001
Interaction Date × Type	6	39,3	< 0,0001
Résidus	95		

Annexe 16 : Ratio *Chlorophylle* a/b

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	47,79	< 0,0001
Type foliaire	3	5,18	0,002
Interaction Date × Type	6	ns	
Résidus	95		

Annexe 17 : Anova **à deux facteurs-**Caroténoïdes **totaux (mg/g MS)**

Facteurs : Date × Type foliaire – P < 0,0001 pour les deux effets principaux

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	16,08	< 0,0001
Type foliaire	3	8,78	< 0,001
Interaction Date × Type	6	7,01	< 0,001
Résidus	95		

Annexe 18 : Anova **à deux facteurs-Polyphénols totaux (mg EAG/g MS)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	15,58	< 0,0001
Type foliaire	3	25,89	< 0,0001
Interaction Date × Type	6	62,98	< 0,0001
Résidus	95		

Annexe 19 : Anova **à deux facteurs – Flavonoïdes totaux (mg ECAT/g MS)**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	5,58	0,005
Type foliaire	3	15,89	< 0,0001
Interaction Date × Type	6	8,11	< 0,0001
Résidus	95		

Annexe 20 : Anova **à deux facteurs – Tanins condensés**

Source de variation	DDL	F	P (valeur)
Date (saisonnière)	2	19,08	< 0,0001
Type foliaire	3	21,24	< 0,0001
Interaction Date × Type	6	8,82	< 0,0001
Résidus	95		