

DEMOCRATIC AND POPULAR ALGERIAN REPUBLIC

الديمقراطية الشعبية

MINISTRY OF HIGHER EDUCATION AND SCIENTIFIC RESEARCH

العلمي

الجمهورية الجزائرية

وزارة التعليم العالي والبحث

CHADLI BENDJEDID EL TARF UNIVERSITY

جامعة الشاذلي بن جديد - الطارف

FACULTY OF NATURE AND LIFE SCIENCES

كلية علوم الطبيعة والحياة

DEPARTMENT OF BIOLOGY

قسم البيولوجيا



THÈSE

Présentée pour l'obtention du diplôme de :

DOCTORAT LMD

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Adaptation : développement et amélioration
des plantes

Par :

SMICHETT Louiza

Thème

Contribution à l'étude des réponses de quelques plantes à intérêt médicinal au stress hydrique, salin et évaluation de la qualité physico-chimique des huiles

Soutenue publiquement le devant le jury composé de :

Nom et prénom	Grade	Etablissement	Qualité
Ghoulem Tiar .Pr	Prof.	Université Chadli Bendjedid-El-Tarf	Président
Nesrine Hacini .Pr	Prof.	Université Chadli Bendjedid-El-Tarf	Directeur
Radia Djelloul.Pr	Prof.	Université Chadli Bendjedid-El-Tarf	Co- Directeur
Karima Mokrani .Dr	MCA	Université Chadli Bendjedid-El-Tarf	Examineur
Tarek Hamel .Pr	Prof.	Université Badji Mokhtar – Annaba	Examineur
erachid abd Slimani .Dr	MCA	Université Badji Mokhtar – Annaba	Examineur
Najib Mouhamed Melki .Dr	MCA	École Supérieure Des Ingénieurs De Medjez El Bab (Tunisie)	Invité

Année universitaire : 2025/2026

Remerciement

J'adresse tout d'abord mes sincères remerciements et ma profonde gratitude à la personne sans qui ce travail n'aurait jamais pu aboutir : **Madame le Professeur Hacini Nesrine**, ma directrice de thèse, pour sa disponibilité, ses conseils éclairés, son accompagnement constant et son soutien bienveillant tout au long de ce travail. Qu'elle trouve ici l'expression de ma reconnaissance et de mon profond respect.

Je tiens également à exprimer mes remerciements les plus sincères à **Monsieur Mohamed Najib El Melki**, Maître de conférences en génie mécanique et agro-industriel à l'École Supérieure des Ingénieurs de Medjez El Bab, Tunisie. Pour son aide précieuse, sa disponibilité et son soutien constant. Son accompagnement a été déterminant tout au long de ce parcours ; sans son appui, je n'aurais jamais pu surmonter les difficultés rencontrées ni mener ce travail à son terme.

Mes remerciements vont également à l'ensemble des professeurs du Laboratoire Ecologie Fonctionnelle Evolutive ” **Pre Djelloul Radhia, Mdm Azizi Nawel, Mdm Mokrani Karima**”, ainsi aux enseignants du département de biologie ” **Pr Telailia Salah, Pre Boutabia Lamia** ” pour leur enseignement de qualité et les connaissances qu'ils m'ont transmises durant mes années d'études.

Dédicace

Je dédie tout d'abord ce travail à la mémoire de mon père, ainsi qu'à ma chère sœur **Habiba Smichette**.

Habiba n'est pas seulement ma sœur : elle est mon modèle, ma force, mon refuge et mon inspiration. Son souvenir, sa bienveillance et sa lumière m'ont accompagnée à chaque étape de ce parcours. Par ses paroles, son courage et sa confiance en moi, elle m'a donné l'élan nécessaire pour croire en mes capacités, persévérer et mener ce travail jusqu'à son terme.

À Habiba, mon idole et mon étoile, je rends ici l'hommage le plus sincère et le plus éternel.

J'exprime également ma gratitude la plus profonde à ma mère **Chérifou**, pour son amour inconditionnel et ses sacrifices.

À mes sœurs **Radia, Linda, Sabrina, Djanette** et **Soumia**, ainsi qu'à mes frères **Djo, Adel, Tarek, Fawzi, Zine, Lamine** et **Faride**, pour leur soutien constant, leurs encouragements et leur affection. Je n'oublie pas mes tantes, en particulier ma tante **Houria**, ainsi que mon cousin **Roufa**, toujours présents dans les moments importants.

À mes amies **Racha** et **Asma**, pour leur écoute, leur soutien et leurs paroles réconfortantes.

Je dédie aussi ce travail à mes collègues, pour leur compréhension et leur générosité : **Faycel Zaarour, Raouf, Chems Eddine, Bousaha, Lilia, Tarek, Hanen, Soraya, Lobna, Aychouche**, et tout particulièrement **Samouna**, qui m'est chère comme une sœur.

À mes voisins **Koukou, Ghania** et **Tata Wassila**, pour leur présence et leurs attentions.

À tous mes neveux et nièces : **Oussama, Rammy, Ilyése, Zakaria, Narimène, Lina, Rana (Kromba), Abdoun, Mouéz (Cherki), Djana, Maram, Miral, Rym, Hadjer (Gazgouz), Mariem, Maria, Djelloul, Moued, Sajida, Joujou** et **Cidra**.

À mon mari **Abd Ennour**, pour son immense aide, sa patience, sa compréhension et son soutien indéfectible.

Enfin, je dédie ce travail à ma belle-famille, qui m'a accueillie avec bienveillance et m'a toujours encouragée : à ma belle-mère **Salima**, à **Soued**, à mes belles-sœurs **Nou** et **Hanen**, et à mon beau-frère **Mohamed**, je dis merci du fond du cœur.

À toutes celles et ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à ce travail par un mot, un geste ou une présence : je vous remercie profondément.

Résumé

La résistance aux antimicrobiens (RAM) constitue un défi majeur de santé publique à l'échelle mondiale et stimule la recherche de nouveaux composés bioactifs issus de sources naturelles. Dans ce contexte, les plantes médicinales et aromatiques (PMA) du bassin méditerranéen, en particulier celles de la famille des Lamiacées, représentent une ressource stratégique en raison de leur richesse en huiles essentielles (HE) et de leurs propriétés thérapeutiques. Cependant, l'intensification des stress abiotiques liée au changement climatique, notamment la sécheresse et la salinisation des sols, menace à la fois les populations naturelles et la durabilité de la culture de ces espèces, tout en pouvant modifier la productivité et la composition des métabolites secondaires. Il devient donc essentiel de comprendre les réponses des Lamiacées aux contraintes hydriques et salines afin d'optimiser les pratiques culturales, sécuriser l'approvisionnement en HE et soutenir des filières agricoles résilientes.

Cette étude adopte une approche intégrative combinant une enquête ethnobotanique et une évaluation expérimentale de la tolérance au stress chez des Lamiacées d'intérêt. Une enquête menée dans la province d'El Tarf (nord-est de l'Algérie) a permis de documenter les savoirs locaux relatifs aux PMA, au moyen d'entretiens structurés et semi-structurés réalisés auprès d'informateurs (herboristes, guérisseurs traditionnels, agriculteurs). La sélection des espèces expérimentées s'est appuyée sur des critères ethnobotaniques et sur des indices quantitatifs, notamment la fréquence relative de citation (FRC), la valeur d'usage (VU) et le facteur de consensus des informateurs (FCI), afin d'identifier les taxons culturellement significatifs et fréquemment utilisés.

Six espèces de Lamiacées "*Lavandula angustifolia*, *Mentha* × *piperita*, *Origanum vulgare*, *Ocimum basilicum*, *Rosmarinus officinalis* et *Salvia officinalis* " ont ensuite été soumises à des stress progressifs en conditions contrôlées. La sécheresse a été appliquée selon quatre niveaux (100 %, 75 %, 50 % et 25 % de la capacité au champ), tandis que la salinité a été imposée par NaCl (0, 50, 100 et 150 mM). Les réponses morpho-physiologiques, la biomasse et le rendement en HE ont été analysés à l'aide d'indices de tolérance (indice de tolérance au stress, tolérance, indice de stabilité du rendement) et de l'indice de plasticité phénotypique, complétés par des analyses multivariées (ACP) et un cadre statistique hiérarchique bayésien permettant de tenir compte de l'incertitude expérimentale et de la mortalité.

Par ailleurs, une étude prospective a évalué l'impact futur du changement climatique sur la composition des HE de *Lavandula angustifolia* pour la période 2041–2070, en couplant des

traitements de stress contrôlés à des projections climatiques multi-modèles issues de CMIP6 (modèles CNRM-CM6-1 et MPI-ESM1-2-HR, scénarios SSP1-2.6, SSP2-4.5 et SSP5-8.5). Les huiles essentielles ont été analysées par GC-MS, et des fonctions de transfert ont été développées pour relier l'indice de stress hydrique (WSI) aux variations de composition, puis appliquées aux projections climatiques futures afin d'évaluer la conformité aux normes ISO 3515:2002.

Les résultats révèlent une forte variabilité interspécifique. Sous sécheresse modérée (50 % de la capacité au champ), *Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis* se distinguent comme les espèces les plus tolérantes, maintenant un rendement en HE comparable au témoin ($\approx 98-99\%$ et $\approx 97-106\%$, respectivement) avec une réduction limitée de la biomasse ($<19\%$). À l'inverse, *Ocimum basilicum* et *Mentha $\times$ piperita* se sont révélées très sensibles, affichant une chute du rendement en HE jusqu'à 0 % dès la sécheresse modérée et sous salinité sévère (150 mM NaCl). Concernant la salinité, *Lavandula angustifolia* présente la meilleure résilience : elle conserve environ 74 % de sa production d'HE par rapport au témoin et constitue la seule espèce survivante à 150 mM NaCl, tandis que les autres espèces montrent une mortalité totale. Un stress léger (75 % de la capacité au champ ou 50 mM NaCl) induit parfois une réponse hormétique, suggérant une stimulation de la biosynthèse des HE (jusqu'à +14,3 % chez *Salvia officinalis*). Des seuils critiques distincts ont également été mis en évidence, au-delà desquels la production d'HE diminue fortement : environ 60–65 % de la capacité au champ pour la sécheresse et ~ 75 mM de NaCl pour la salinité.

Sur le plan phytochimique, les oxydes de linalol ont été identifiés comme biomarqueurs diagnostiques spécifiques du stress hydrique chez *Lavandula angustifolia*, absents sous stress salin à intensité équivalente, témoignant de mécanismes biochimiques distincts selon le type de contrainte. L'acétate de linalyle présente quant à lui des tendances opposées sous stress hydrique et salin, confirmant la spécificité des voies métaboliques activées. La fonction de transfert développée pour le stress hydrique affiche une très haute précision prédictive ($R^2 = 0,994$). Les projections climatiques indiquent qu'à l'horizon 2061–2070, l'indice de stress hydrique devrait tripler sous les scénarios à émissions intermédiaires et élevées (SSP2-4.5 et SSP5-8.5). Sous le scénario SSP2-4.5, la concentration en linalol est projetée sous le seuil minimal ISO (25 %) dès le milieu du siècle, entraînant un risque élevé de non-conformité aux standards de qualité commerciale.

En conclusion, cette étude classe les Lamiacées selon leur tolérance à la sécheresse et à la salinité et identifie des candidats prioritaires pour une culture durable en conditions contraintes. *Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis* apparaissent adaptés aux scénarios de disponibilité limitée en eau, tandis que *Lavandula angustifolia* présente le meilleur potentiel en milieux salinisés tout en étant la plus vulnérable à la dégradation de la qualité de ses HE sous l'effet de l'aridification climatique à long terme. En reliant les savoirs ethnobotaniques aux performances expérimentales sous stress et aux projections climatiques, cette approche fournit des références utiles pour l'agriculture de précision, la gestion stratégique de l'eau, le

choix de cultivars et l'adaptation des itinéraires techniques face au changement climatique. Elle contribue également à la valorisation du patrimoine bioculturel local et ouvre des perspectives pour le criblage de composés antimicrobiens issus de Lamiacées méditerranéennes résilientes.

Mots-clés : Ethnobotanique ; Lamiacées ; Huiles essentielles ; Stress hydrique ; Stress salin ; Indices de tolérance ; Plasticité phénotypique ; Modélisation bayésienne ; Changement climatique ; CMIP6 ; GC-MS ; Résistance aux antimicrobiens ; Algérie.

Abstract

Antimicrobial resistance (AMR) represents a major global public health challenge and is driving the search for novel bioactive compounds from natural sources. In this context, medicinal and aromatic plants (MAPs) from the Mediterranean basin, particularly those belonging to the Lamiaceae family, constitute a strategic resource owing to their richness in essential oils (EOs) and their broad therapeutic properties. However, the intensification of abiotic stresses associated with climate change (notably drought and soil salinization) threatens both natural populations and the sustainable cultivation of these species, while potentially altering the productivity and composition of their secondary metabolites. It is therefore essential to understand the responses of Lamiaceae to water and salt constraints in order to optimize cultural practices, secure EO supply chains, and support climate-resilient agricultural systems.

This study adopts an integrative approach combining an ethnobotanical survey with an experimental assessment of stress tolerance in selected Lamiaceae species. A field survey conducted in the province of El Tarf (north-eastern Algeria) documented local knowledge related to MAPs through structured and semi-structured interviews with informants including herbalists, traditional healers, and farmers. Species selection was guided by ethnobotanical criteria and quantitative indices, namely the relative frequency of citation (RFC), the use value (UV), and the informant consensus factor (ICF), in order to identify culturally significant and widely used taxa.

Six Lamiaceae species ” *Lavandula angustifolia*, *Mentha × piperita*, *Origanum vulgare*, *Ocimum basilicum*, *Rosmarinus officinalis*, and *Salvia officinalis* ” were subsequently subjected to progressive stress under controlled conditions. Drought was applied at four levels (100 %, 75 %, 50 %, and 25 % of field capacity), while salinity was imposed using NaCl solutions (0, 50, 100, and 150 mM). Morpho-physiological responses, biomass, and EO yield were assessed using tolerance indices (stress tolerance index, tolerance, yield stability index) and the phenotypic plasticity index, complemented by multivariate analyses (PCA) and a Bayesian hierarchical statistical framework to account for experimental uncertainty and plant mortality.

In addition, a prospective study assessed the future impact of climate change on EO composition in *Lavandula angustifolia* over the period 2041–2070, by coupling controlled stress treatments with multi-model climate projections from CMIP6 (CNRM-CM6-1 and MPI-ESM1-2-HR models, under scenarios SSP1-2.6, SSP2-4.5, and SSP5-8.5). Essential

oils were analysed by GC-MS, and transfer functions were developed to link the water stress index (WSI) to compositional variations, then applied to future climate projections to evaluate compliance with ISO 3515:2002 quality standards.

The results reveal strong interspecific variability. Under moderate drought (50 % field capacity), *Origanum vulgare* and *Rosmarinus officinalis* emerged as the most tolerant species, maintaining EO yields comparable to the control (≈ 98 – 99 % and ≈ 97 – 106 %, respectively) with limited biomass reduction (< 19 %). Conversely, *Ocimum basilicum* and *Mentha $\times$ piperita* proved highly sensitive, showing EO yield collapse to 0 % under moderate drought and severe salinity (150 mM NaCl). Regarding salinity, *Lavandula angustifolia* demonstrated the highest resilience, retaining approximately 74 % of its EO production relative to the control and remaining the sole surviving species at 150 mM NaCl, while all other species exhibited total mortality. Mild stress (75 % field capacity or 50 mM NaCl) occasionally induced a hormetic response, suggesting stimulation of EO biosynthesis (up to +14.3 % in *Salvia officinalis*). Distinct critical thresholds were also identified, beyond which EO production declines sharply : approximately 60–65 % field capacity for drought and ~ 75 mM NaCl for salinity.

At the phytochemical level, linalool oxides were identified as diagnostic biomarkers specific to water stress in *Lavandula angustifolia*, being absent under salt stress at equivalent intensity, reflecting biochemically distinct defence mechanisms depending on the type of constraint. Linalyl acetate exhibited opposing trends under water and salt stress, confirming the specificity of the metabolic pathways activated. The water stress transfer function achieved very high predictive accuracy ($R^2 = 0.994$). Climate projections indicate that by 2061–2070, the water stress index is expected to triple under intermediate and high emission scenarios (SSP2-4.5 and SSP5-8.5). Under the intermediate scenario (SSP2-4.5), linalool concentrations are projected to fall below the ISO minimum threshold (25 %) by mid-century, posing a significant risk of non-compliance with commercial quality standards.

In conclusion, this study ranks Lamiaceae species according to their tolerance to drought and salinity, and identifies priority candidates for sustainable cultivation under constrained conditions. *Origanum vulgare* and *Rosmarinus officinalis* appear well-suited to water-limited scenarios, while *Lavandula angustifolia* offers the greatest potential in saline environments yet remains the most vulnerable to long-term EO quality degradation under progressive aridification. By linking ethnobotanical knowledge to experimental stress performance and climate projections, this approach provides actionable references for precision agriculture, strategic water management, cultivar selection, and adaptation of cropping systems to climate change. It also contributes to the valorisation of local biocultural heritage and opens avenues for the screening of antimicrobial compounds from resilient Mediterranean Lamiaceae.

Keywords : Ethnobotany ; Lamiaceae ; Essential oils ; Water stress ; Salt stress ; Tolerance indices ; Phenotypic plasticity ; Bayesian modelling ; Climate change ; CMIP6 ; GC-MS ; Antimicrobial resistance ; Algeria.

الملخص

تُعدّ مقاومة مضادات الميكروبات تحدّيًا كبيرًا للصحة العمومية على المستوى العالمي، وتدفع إلى البحث عن مركّبات حيوية فعّالة جديدة من مصادر طبيعية. وفي هذا السياق، تمثّل النباتات الطبية والعطرية في حوض البحر الأبيض المتوسط، ولا سيّما الأنواع التابعة لفصيلة الشفويات (Lamiaceae)، موردًا استراتيجيًا بسبب غناها بالزيوت الأساسية وخصائصها العلاجية. غير أن تزايد الضغوط اللاأحيائية المرتبطة بالتغير المناخي، وخاصة الجفاف وتملّح التربة، يهدّد كلاً من التجمعات الطبيعية واستدامة زراعة هذه الأنواع، كما قد يؤثر في إنتاجية وتركيب المستقلبات الثانوية. لذلك، أصبح من الضروري فهم استجابات نباتات الشفويات للإجهاد المائي والملحي من أجل تحسين الممارسات الزراعية، وتأمين إمدادات الزيوت الأساسية، ودعم سلاسل إنتاج زراعية أكثر قدرة على الصمود.

اعتمدت هذه الدراسة مقارنة تكاملية تجمع بين التحقيق الإثنوبوتاني والتقييم التجريبي لتحمل الإجهاد لدى أنواع من الشفويات ذات أهمية خاصة. وقد أُجري تحقيق في ولاية الطارف (شمال شرق الجزائر) لتوثيق المعارف المحلية المتعلقة بالنباتات الطبية والعطرية، وذلك من خلال مقابلات منظّمة وشبه منظّمة مع مجموعة من المخبّرين، من بينهم العشّابون، والمعالجون التقليديون، والفلاحون. واستند اختيار الأنواع المدروسة تجريبيًا إلى معايير إثنوبوتانية ومؤشرات كمية، من بينها التواتر النسبي للذكر، وقيمة الاستعمال، وعامل إجماع المخبّرين، بهدف تحديد الأنواع ذات الأهمية الثقافية والاستخدام الأكثر شيوعًا.

بعد ذلك، تم إخضاع ستة أنواع من الشفويات، وهي: *Mentha piperita*، *Lavandula angustifolia*، *Salvia officinalis*، *Rosmarinus officinalis*، *Ocimum basilicum*، و *Origanum vulgare* لإجهادات تدريجية في ظروف مضبوطة. وطُبّق الإجهاد المائي وفق أربعة مستويات 100%، 75%، 50%، و 25% من السعة الحقلية، في حين فُرض الإجهاد الملحي باستعمال كلوريد الصوديوم (NaCl) بتركيزات 0، 50، 100، و 150 ملي مول. وتم تحليل الاستجابات المورفوفيزيولوجية، والكتلة الحيوية، ومردود الزيوت الأساسية، باستخدام مؤشرات التحمل (مؤشر تحمل الإجهاد، التحمل، مؤشر استقرار المردود) ومؤشر اللدونة المظهرية، مع استكمال ذلك بتحليلات متعددة المتغيرات (تحليل المكونات الرئيسية (ACP) وإطار إحصائي هرمي بايزي يأخذ بعين الاعتبار عدم اليقين التجريبي ونسب النفوق).

علاوة على ذلك، قيّمت دراسة استشرافية التأثير المستقبلي للتغير المناخي على تركيب الزيوت الأساسية لدى *Lavandula angustifolia* خلال الفترة 2041–2070، من خلال الجمع بين معاملات إجهاد مضبوطة وإسقاطات مناخية متعددة النماذج مستمدة من (CMIP6 النموذجان CNRM-CM6-1 و MPI-ESM1-2-HR)، والسيناريوهات SSP1-2.6 و SSP2-4.5 و SSP5-8.5. وقد تم تحليل الزيوت الأساسية بواسطة GC-MS، وتطوير دوال انتقال لربط مؤشر الإجهاد المائي (WSI) بالتغيرات في التركيب الكيميائي، ثم تطبيقها على الإسقاطات المناخية المستقبلية لتقييم مدى المطابقة لمعايير ISO 3515:2002.

أظهرت النتائج وجود تباين كبير بين الأنواع. ففي ظل جفاف معتدل (50% من السعة الحقلية)، برز كل من *Rosmarinus officinalis* و *Origanum vulgare* باعتبارهما الأكثر تحمّلًا، إذ حافظا على مردود من الزيوت

الأساسية مماثل تقريباً للشاهد (حوالي 98-99% و 97-106% على التوالي)، مع انخفاض محدود في الكتلة الحيوية (أقل من 19%) وعلى العكس، تبين أن *Ocimum basilicum* و *Mentha piperita* شديداً الحساسية، حيث سجلنا انخفاضاً في مردود الزيوت الأساسية وصل إلى 0% ابتداءً من الجفاف المعتدل وتحت الملوحة الشديدة (150 ملي مول من NaCl). أما فيما يخص الملوحة، فقد أظهرت *Lavandula angustifolia* أفضل قدرة على الصمود، إذ احتفظت بحوالي 74% من إنتاجها من الزيوت الأساسية مقارنة بالشاهد، وكانت النوع الوحيد الذي بقي حياً عند 150 ملي مول من NaCl، في حين أظهرت الأنواع الأخرى نفوقاً كاملاً. كما أن الإجهاد الخفيف (75% من السعة الحقلية أو 50 ملي مول من NaCl) أحدث أحياناً استجابة هرميسية، بما يشير إلى تحفيز التخليق الحيوي للزيوت الأساسية (وصلت إلى 14.3%+ لدى *Salvia officinalis*). كما تم تحديد عتبات حرجة متميزة، تتجاوزها الزيوت الأساسية في الانخفاض بشكل حاد: حوالي 60-65% من السعة الحقلية في حالة الجفاف، وحوالي 75 ملي مول من NaCl في حالة الملوحة.

وعلى المستوى الفيتوكيميائي، تم تحديد أكاسيد اللينالول باعتبارها مؤشرات حيوية تشخيصية خاصة بالإجهاد المائي لدى *Lavandula angustifolia*، إذ تغيب تحت الإجهاد الملحي بنفس الشدة، مما يدل على وجود آليات بيوكيميائية مختلفة حسب نوع الإجهاد. أما أسيتات الليناليل فقد أظهرت اتجاهات متعكسة تحت الإجهادين المائي والملحي، مما يؤكد خصوصية المسارات الأيضية المفعلة. وقد أظهرت دالة الانتقال المطورة للإجهاد المائي دقة تنبؤية عالية جداً ($R^2 = 0.994$). وتشير الإسقاطات المناخية إلى أنه بحلول الفترة 2061-2070، من المتوقع أن يتضاعف مؤشر الإجهاد المائي ثلاث مرات تحت سيناريوهات الانبعاثات المتوسطة والمرتفعة (SSP2-4.5) و (SSP5-8.5) ووفق سيناريو SSP2-4.5، يُتوقع أن ينخفض تركيز اللينالول إلى ما دون الحد الأدنى الذي تحدده (25%) ISO ابتداءً من منتصف القرن، مما يرفع خطر عدم مطابقة الزيوت الأساسية للمعايير التجارية.

وفي الختام، تُصنّف هذه الدراسة أنواع الشفويات بحسب قدرتها على تحمل الجفاف والملوحة، وتحدّد الأنواع المرشحة ذات الأولوية للزراعة المستدامة في الظروف المقيدة. ويبدو أن *Rosmarinus officinalis* ملائمان لسيناريوهات محدودة توفر المياه، في حين تُظهر *Lavandula angustifolia* أفضل إمكانات في البيئات المتملحة، مع كونها في الوقت نفسه الأكثر عرضة لتدهور جودة زيوتها الأساسية تحت تأثير التزايد طويل الأمد للجفاف المناخي. ومن خلال الربط بين المعارف الإثنوبوتانية والأداء التجريبي تحت الإجهاد والإسقاطات المناخية، توفر هذه المقاربة مراجع مفيدة للزراعة الدقيقة، والإدارة الاستراتيجية للمياه، واختيار الأصناف، وتكييف المسارات التقنية في مواجهة التغير المناخي. كما تساهم في تمييز التراث البيولوجي-الثقافي المحلي، وتفتح آفاقاً لفرز المركبات المضادة للميكروبات المستخلصة من الشفويات المتوسطة القادرة على التحمل.

الكلمات المفتاحية : الإثنوبوتانيكا؛ الشفويات؛ الزيوت الأساسية؛ الإجهاد المائي؛ الإجهاد الملحي؛ مؤشرات التحمل؛ اللدونة المظهرية؛ النمذجة البايزية؛ التغير المناخي؛ CMIP6؛ GC-MS؛ مقاومة مضادات الميكروبات؛ الجزائر.

Table des matières

Dédicace	ii
Résumé	iii
Abstract	vi
	viii
Introduction	2
Cadre conceptuel de la thèse : problématique, objectifs et hypothèses	5
1 Revue de littérature	9
Introduction	11
1.1 Les Lamiacées : description générale, importance économique et principaux métabolites secondaires	13
1.2 Présentation des plantes étudiées	15
1.2.1 <i>Lavandula angustifolia</i> Mill. (Lavande vraie)	15
1.2.2 <i>Mentha × piperita</i> L. (Menthe poivrée)	17
1.2.3 <i>Ocimum basilicum</i> L. (Basilic)	19
1.2.4 <i>Origanum vulgare</i> L. (Origan)	21
1.2.5 <i>Rosmarinus officinalis</i> L. (Romarin)	22
1.2.6 <i>Salvia officinalis</i> L. (Sauge officinale)	24
1.3 Stress Hydrique et Stress Salin : Mécanismes de Réponse et Tolérance des Plantes	26
1.3.1 Réponses et tolérance au déficit hydrique (sécheresse)	26
1.3.2 Réponses et tolérance au stress salin (salinité)	30
1.3.3 Adaptation osmotique par osmolytes compatibles	33
1.3.4 Protection contre le stress oxydatif	34
1.3.5 Ajustements morpho-anatomiques	34
1.3.6 Signalisation hormonale et activation génétique	35
1.4 Généralités sur les Huiles Essentielles	37
1.4.1 Historique	37
1.4.2 Définition	39

1.4.3	Méthodes d'extraction	41
1.4.4	Rendement en huile essentielle	45
1.4.5	Composition chimique de l'huile essentielle	46
1.4.6	Facteurs influençant le rendement et la qualité des Huiles essentielles	49
1.5	Analyse chromatographique des huiles essentielles	49
1.5.1	Techniques et protocoles	49
1.5.2	Identification et quantification	50
1.5.3	Caractérisation de la variabilité chimique des huiles essentielles . .	51
1.6	Changements climatiques et impacts sur l'agriculture du Nord-Est algérien	51
1.6.1	Changements climatiques en Afrique du Nord : contexte général et enjeux agricoles	52
1.6.2	Analyse rétrospective et prospective des paramètres climatiques . .	53
1.6.3	Focus Nord-Est algérien	54
1.6.4	Recomposition des étages bioclimatiques : vers une aridification croissante	55
1.6.5	Cascade d'impacts sur les ressources et les agrosystèmes	56
1.6.6	Réponses des plantes médicinales et aromatiques aux contraintes climatiques	57
2	Matériels et méthodes	60
	Introduction	62
2.1	Zone d'étude : province d'El Tarf (Nord-Est de l'Algérie)	64
2.2	Enquête ethnobotanique	66
2.2.1	Collecte des données (questionnaires structurés) et considérations éthiques	66
2.2.2	Identification botanique des espèces citées et collecte d'échantillons	67
2.3	Conditions expérimentales en serre (stress hydrique et salin)	67
2.3.1	Matériel végétal	67
2.3.2	Contrôles environnementaux et randomisation	72
2.3.3	Application des stress hydrique et salin	74
2.4	Paramètres mesurés sur les plantes	75
2.4.1	Croissance et biomasse végétative	75
2.4.2	Rendement en huile essentielle	76
2.5	Analyses des données et méthodes statistiques	77
2.5.1	Analyses statistiques classiques (tests d'ANOVA et comparaisons multiples)	77
2.5.2	Modélisation bayésienne hiérarchique des réponses aux stress . . .	77
2.6	Étude prospective : impact du changement climatique sur la qualité des huiles essentielles de <i>Lavandula angustifolia</i>	82

2.7	Cadre méthodologique	82
2.7.1	Zone d'étude et données climatiques	83
2.7.2	Matériel végétal et dispositif expérimental	86
2.7.3	Extraction de l'huile essentielle et analyse GC-MS	86
2.7.4	Données climatiques, période de référence et horizons prospectifs	87
2.7.5	Développement des fonctions de transfert et validation croisée	89
2.7.6	Analyse statistique	91
3	Résultats	93
	Résumé	93
	Introduction	94
3.1	Résultats de l'enquête ethnobotanique	95
3.2	Évaluation des performances du modèle et convergence du cadre bayésien	99
3.3	Répartition de la biomasse et relations hydriques sous stress climatique	101
3.3.1	Dynamique de la matière sèche et de la teneur en eau : implications pour l'adaptation à la sécheresse	101
3.3.2	Réponses de la biomasse à la salinité : agriculture côtière face au changement climatique	104
3.4	Production différentielle d'huiles essentielles sous stress hydrique et salin	106
3.4.1	Effets du stress hydrique sur la production d'huiles essentielles	106
3.4.2	Effets du stress salin sur la production d'huiles essentielles	107
3.4.3	Évaluation quantitative de la tolérance au stress et classement des espèces	109
3.5	Analyse bayésienne hiérarchique : résultats et interprétation	111
3.5.1	Variabilité interspécifique et orientations pour la sélection	111
3.5.2	effets des traitements sur le rendement en huile essentielle (EOY)	111
3.5.3	Impact sur la matière sèche et la biomasse	113
3.5.4	Réponses différentielles au stress hydrique et au stress salin)	114
3.5.5	Relations dose-réponse et identification des seuils critiques	114
3.5.6	Analyse multivariée et regroupement fonctionnel des espèces	114
3.5.7	Spécificité du type de stress et effets interactifs	115
3.6	Synthèse des principaux résultats	117
3.6.1	Effet prépondérant de l'espèce et robustesse de l'inférence	117
3.6.2	Réponses au déficit hydrique (production d'huiles essentielles et survi)	117
3.6.3	Réponses à la salinité : seuil critique, mortalité et limitation ionique	117
3.6.4	Matière sèche, biomasse et relations fonctionnelles.	118
3.6.5	Dose-réponse et identification de seuils	118
3.6.6	Structuration multivariée et hiérarchisation des espèces.	118
3.6.7	Spécificité du stress et plasticité	118

3.7	Étude prospective : Impact du changement climatique sur la qualité des huiles essentielles de lavande	120
3.7.1	Signatures moléculaires dépendantes du stress : données expérimentales GC–MS	120
3.7.2	Performance prédictive et validation spécifique au type de stress des fonctions de transfert	123
3.7.3	Trajectoires compositionnelles projetées et conformité aux normes ISO	126
3.7.4	Différenciation des scénarios et seuils critiques	126
3.7.5	Analyse statistique des effets des scénarios climatiques	127
4	Discussion	130
4.1	Intégration des connaissances traditionnelles et indications liées à l'adaptation au changement climatique	132
4.2	Effets des stress abiotiques sur la croissance et les rendements	132
4.3	Physiologie des changements de matière sèche induits par le stress	132
4.3.1	Effet du stress hydrique et salin sur le rendement en matière sèche (MS)	133
4.3.2	Impact des contraintes hydrique et saline sur la production d'huiles essentielles	133
4.3.3	Stratégies adaptatives et production de métabolites secondaires sous stress abiotique	133
4.4	Tolérance au stress et hiérarchisation des espèces	134
4.4.1	Tolérance différentielle au stress entre espèces méditerranéennes et non méditerranéennes	134
4.4.2	Différences de réponse au stress : salinité versus sécheresse	135
4.4.3	Compromis entre tolérance au stress et plasticité phénotypique	135
4.5	Aperçus mécanistiques des réponses biochimiques spécifiques au type de stress	137
4.6	Statut épistémologique des projections à long terme : quantification de l'incertitude et limites d'interprétation	137
4.7	Transférabilité, changement d'échelle et frontières de la recherche	140
	Conclusion	143
	Perspectives de recherche	146
4.8	Apports scientifiques et méthodologiques	149

Table des figures

1.1	Aspect morphologique de <i>Lavandula angustifolia</i> Mill.	15
1.2	Aspect morphologique de la menthe poivrée (<i>Mentha × piperita</i> L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées dentées à limbe gaufré et nervuré.	17
1.3	Aspect morphologique du basilic (<i>Ocimum basilicum</i> L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées larges et nervurées, ainsi que l'inflorescence en épi en phase de floraison.	19
1.4	Aspect morphologique de l'origan (<i>Origanum vulgare</i> L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées ovales et les jeunes plants en phase de croissance.	21
1.5	Aspect morphologique du romarin (<i>Rosmarinus officinalis</i> L.) montrant le port de la plante, les feuilles linéaires persistantes et les fleurs en cours de développement.	23
1.6	Aspect morphologique de la sauge officinale (<i>Salvia officinalis</i> L.) aux stades végétatif et florifère.	25
1.7	Réponses et tolérance au stress salin (salinité)	31
1.8	Extraction par entraînement à la vapeur d'eau	42
1.9	Schéma de l'appareil d'hydrodistillation de type Clevenger pour l'extraction des huiles essentielles	43
2.1	Carte géographique de la wilaya d'El Tarf, au nord-est de l'Algérie (coordonnées : 36° 30'–37° 00' N, 7° 45'–8° 45' E; échelle : 1:250 000). Les principales communes (étiquettes en noir), les réseaux hydrologiques (lignes bleues), les limites administratives (lignes en pointillés) et les zones forestières (ombrage vert) sont représentées. Les sites d'échantillonnage des cinq communes sont indiqués par des marqueurs rouges. Carte réalisée avec QGIS.	65
2.2	questionnaire structuré utilisée pour l'échantillonnage et la collecte des données ethnobotaniques	68
2.3	Vue d'ensemble des espèces végétales retenues dans l'étude au stade juvénile, avant l'application des traitements de stress hydrique et salin. Cette illustration présente le matériel végétal au début de la phase expérimentale.	69

2.4	Étapes de préparation du matériel végétal et de semis en plaques alvéolées. La figure montre la préparation du substrat, le remplissage des alvéoles et le semis manuel des graines, réalisés dans des conditions homogènes afin d'assurer une bonne germination et une installation uniforme des plantules.	81
2.5	Représentation schématique du diagramme méthodologique (01).	84
2.6	Représentation schématique des quatre régions de la zone d'étude d'El Tarf et utilisation des variables climatiques moyennes historiques et projetées pour évaluer la qualité de l'huile essentielle et la composition moléculaire régionale.	85
2.7	Représentation schématique du diagramme méthodologique (02)	90
3.1	Répartition des plantes médicinales et aromatiques identifiées par famille botanique dans la région d'El Tarf, montrant la dominance des espèces de la famille des Lamiacées.	97
3.2	Fréquence relative de citation (RFC) des espèces médicinales et aromatiques les plus utilisées dans la région d'El Tarf.	98
3.3	Type de plante et type biologique	98
3.4	Performance et convergence du modèle.	100
3.5	Dynamique de la matière sèche en conditions de stress hydrique.	101
3.6	Réponses de la biomasse en conditions de salinité	104
3.7	Rendement en huile essentielle (% du poids sec) de six espèces de plantes médicinales soumises à des traitements de stress hydrique progressif (T0, T1, T2, T3)	107
3.8	Production d'huile essentielle (% du poids sec) sous stress salin progressif (S0, S1, S2, S3) chez six espèces	109
3.9	Tolérance, plasticité, stabilité et résilience des plantes aromatiques soumises à un stress abiotique	110
3.10	Courbes dose-réponse du rendement en huile essentielle sous stress hydrique et salin	115
3.11	Panel de biomarqueurs moléculaires diagnostiques pour la discrimination entre stress hydrique et stress salin	123
3.12	Impacts projetés du changement climatique sur les métabolites de l'huile essentielle de lavande selon différents scénarios SSP (2070)	124
3.13	Évolution temporelle de la composition de l'huile essentielle sur la période de projection 2041–2070 selon les scénarios SSP	127

Liste des tableaux

1.1	Effets du stress sur les différents organes des plantes Liu et al. [2024].	32
1.2	Constituants courants des huiles essentielles classés selon la famille chimique, la formule moléculaire, la température d'ébullition et la solubilité dans l'eau.	47
2.1	Résumé des communes échantillonnées dans la wilaya d'El Tarf, incluant le type d'écosystème, l'altitude, les principales activités économiques et la population approximative (données de Office National des Statistiques (ONS) [2020]).	66
2.2	Plan expérimental et effectifs réels par espèce, type de stress et niveau de traitement. <i>n</i> = nombre de plants ayant survécu jusqu'en fin d'expérience (semaine 12) sur les 10 répétitions initiaux. [†] Le groupe témoin (T0/S0) est commun aux deux dispositifs : plants cultivés dans des conditions optimales identiques, mesures partagées entre les deux protocoles. T0/S0 : témoin ; T1/S1 : stress faible ; T2/S2 : stress modéré ; T3/S3 : stress sévère.	73
2.3	Niveaux de stress hydrique appliqués (teneur en eau du sol exprimée en pourcentage de la capacité au champ).	74
2.4	Niveaux de stress salin appliqués (concentration en chlorure de sodium, NaCl).	75
2.5	Liste des mailles de grille utilisées pour représenter les conditions climatiques dans la zone d'étude d'El Tarf.	85
3.1	Liste des espèces recensées et leurs caractéristiques (FRC, type de plante et type biologique).	95
3.2	Effet du stress hydrique sur le rendement en huile essentielle (% de la matière sèche) chez six espèces de plantes médicinales	108
3.3	Pourcentage de matière sèche et biomasse sèche absolue sous stress hydrique	108
3.4	Indices de tolérance au stress de six espèces de plantes médicinales sous stress hydrique (sécheresse) et stress salin.	110
3.5	Résumé a posteriori du rendement en huile essentielle sous stress hydrique et salin.	112
3.6	Résumé a posteriori de la matière sèche sous stress hydrique et salin.	113
3.7	Indicateurs physiologiques et biochimiques et regroupement fonctionnel de six espèces aromatiques (ACP + CAH) sous stress hydrique et salin.	116

3.8	Composition (%) de l'huile essentielle (GC–MS) sous traitements de stress expérimentaux (moyenne $\pm$ ET, $n = 20$). *** $p < 0.001$ (HSD de Tukey). Les composés en gras sont des paramètres critiques de qualité (ISO 3515:2002).	122
3.9	Performances des fonctions de transfert évaluées par validation croisée <i>leave-one-out</i> .	124
3.10	Projections multi-modèles de la composition chimique de l'huile essentielle de <i>Lavandula angustifolia</i> et conformité ISO selon les scénarios SSP (période 2061–2070).	126
3.11	Résultats de l'ANOVA à deux facteurs pour les projections du Score Moléculaire de Qualité (QMS) sur la période 2041–2070.	128

Introduction générale

Introduction

À l’horizon 2050, la population mondiale devrait atteindre environ 9,7 milliards d’habitants (UN DESA, World Population Prospects 2022) [United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division \[2024\]](#), dont plus de 65 % dépendront exclusivement de l’agriculture pour leur subsistance, et jusqu’à 90 % dans les pays en développement [Ahluwalia et al. \[2021\]](#), [Castaneda et al. \[2016\]](#).

En 2023, le secteur agricole (au sens strict agriculture–foresterie–pêche) employait environ 26 % de la main-d’œuvre active mondiale, avec une part nettement supérieure en Afrique où cette proportion s’élevait à environ 46% (FAO, FAOSTAT Employment indicators 2000–2023) [Food and Agriculture Organization of the United Nations \(FAO\) \[2025\]](#). Cette dépendance croissante à l’égard des ressources agricoles s’inscrit dans un contexte de pressions environnementales sans précédent, accentuées par les effets conjugués du changement climatique, de la raréfaction des ressources hydriques et de la dégradation des sols [Seleiman et al. \[2021\]](#), [O’Connell \[2017\]](#). Face aux préoccupations croissantes des consommateurs concernant les effets indésirables des additifs de synthèse dans l’alimentation, la recherche de solutions «clean label» s’est considérablement accentuée [Nieto et al. \[2018\]](#).

Dans ce contexte, les extraits naturels d’origine végétale se sont imposés comme la source majeure et en tant qu’alternatives technologiques crédibles, notamment en raison de leur potentielle synergie avec d’autres procédés de conservation, pour la mise au point et l’innovation de nouvelles entités thérapeutiques. Ces extraits présentent des activités fonctionnelles diversifiées, notamment antioxydantes, antidiabétiques, antimutagènes, antitoxiques et antibactériennes [Azizah et al. \[2023\]](#).

Parallèlement, la résistance aux antimicrobiens (RAM) et la résistance aux multiples médicaments (RMM) sont apparues comme des menaces sanitaire majeures pour la santé mondiale, entraînant une augmentation de la morbidité, de la mortalité et du fardeau économique [O’Neill \[2016\]](#), [de Kraker et al. \[2016\]](#).

Les projections estiment que d’ici 2050, la RAM pourrait causer jusqu’à 10 millions de décès annuels et engendrer des pertes économiques mondiales dépassant les 100 000 milliards de dollars [Brown and Wright \[2016\]](#). L’émergence de pathogènes multirésistants a ainsi intensifié la recherche d’agents antimicrobiens alternatifs, notamment ceux issus de sources naturelles riches en composés bioactifs [Newman and Cragg \[2016\]](#), [Cechin et al. \[2006\]](#). Il est notable que plus de la moitié des médicaments approuvés par la FDA proviennent direc-

tement ou indirectement de produits naturels [David et al. \[2015\]](#), soulignant ainsi la valeur inestimable des plantes médicinales en tant que réservoirs de nouveaux traitements thérapeutiques [World Health Organization \[2025\]](#).

Les Lamiaceae constituent l'une des familles de plantes à fleurs les plus remarquables, regroupant environ 236 genres et plus de 7 000 espèces à l'échelle mondiale [Oualdi et al. \[2021\]](#). Cette famille se distingue par sa richesse en métabolites secondaires, notamment en huiles essentielles aux propriétés biologiques diverses, conférant à ses représentants un intérêt particulier tant sur le plan médicinal qu'aromatique et agronomique [Ramos da Silva et al. \[2021\]](#).

Le bassin méditerranéen est reconnu comme un point chaud du changement climatique, avec des projections indiquant des hausses de température prévues de 2 à 4° C et une réduction des précipitations de 10 à 30 % d'ici 2100 [Cramer et al. \[2018a\]](#), [Ozturk et al. \[2015\]](#). Ces changements climatiques aggravent significativement la pénurie hydrique et la salinisation des sols, menaçant à la fois la productivité agricole ainsi que la durabilité ressources végétales, y compris la flore médicinale sauvage [Ali et al. \[2022\]](#)

En Algérie, où les zones arides et semi-arides couvrent plus de 95 % du territoire national, ces pressions environnementales sont particulièrement sévères. La sécheresse et la salinité affectent de plus en plus la croissance végétale et la production d'huiles essentielles, avec des implications importantes pour la conservation et la valorisation des plantes médicinales et aromatiques (PMA) [Lazarević et al. \[2023\]](#).

Par ailleurs, dans un contexte de changement climatique, l'étude de l'évolution des étages bioclimatiques en Afrique du Nord permet de situer ces travaux dans une perspective plus large, celle des impacts écologiques régionaux du réchauffement et de l'aridification du climat [Islam et al. \[2022\]](#).

Les remèdes traditionnels à base de plantes demeurent un pilier fondamental des soins de santé primaires à travers le monde [Boutabia et al. \[2011\]](#). L'Algérie possède patrimoine phytothérapeutique particulièrement riche, profondément ancré dans les pratiques socioculturelles locales [Boutabia et al. \[2011\]](#).

Face à ces enjeux convergents : pression démographique, demande croissante en alternatives naturelles, menaces antimicrobiennes, dégradation environnementale et érosion du patrimoine ethnobotanique, il devient impératif de développer des approches intégrées permettant d'identifier, de caractériser et de valoriser des espèces végétales à la fois résilientes aux stress abiotiques et porteuses de composés bioactifs d'intérêt thérapeutique [O'Neill \[2016\]](#), [David et al. \[2015\]](#).

C'est dans ce contexte que s'inscrit la présente thèse, qui vise à contribuer à l'étude des réponses physiologiques et phytochimiques de plantes à intérêt médicinal soumises aux stress hydrique et salin, tout en évaluant la qualité physicochimique des huiles essentielles produites.

Cette recherche s'articule autour d'une démarche pluridisciplinaire intégrant documentation ethnobotanique, expérimentation écophysiological en conditions contrôlées, analyses

phytochimiques avancées et modélisation statistique, dans le but d'établir un cadre scientifique robuste pour la sélection, la conservation et la valorisation durable des plantes médicinales et aromatiques dans les régions méditerranéennes arides.

Cadre conceptuel de la thèse : problématique, objectifs et hypothèses

Problématique

Les plantes médicinales et aromatiques occupent une place stratégique à l'interface de la santé, de l'agriculture et de la valorisation des ressources naturelles. Dans les régions méditerranéennes, et particulièrement en Algérie, leur intérêt est renforcé à la fois par l'importance des usages traditionnels et par la valeur économique de leurs huiles essentielles. Cependant, l'intensification des contraintes abiotiques, notamment le déficit hydrique et la salinité, menace la croissance, la productivité et la qualité phytochimique de ces espèces. Dans ce contexte, il devient nécessaire d'identifier les espèces les plus tolérantes, de comprendre leurs réponses différentielles au stress, et d'évaluer dans quelle mesure ces contraintes peuvent affecter non seulement le rendement en huile essentielle, mais aussi sa qualité, dans un contexte de changement climatique.

Objectif général

L'objectif général de cette thèse est d'évaluer la réponse comparative de plusieurs espèces de Lamiacées à intérêt médicinal face au stress hydrique et au stress salin, en intégrant les savoirs ethnobotaniques locaux, les performances morpho-physiologiques et productives des plantes en conditions contrôlées, ainsi qu'une analyse prospective de l'effet du changement climatique sur la qualité de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia*.

Objectifs spécifiques

Cette thèse vise plus spécifiquement à :

1. documenter les usages ethnobotaniques des plantes médicinales et aromatiques dans la région d'El Tarf, en mettant en évidence les espèces les plus citées et les plus valorisées localement ;
2. sélectionner, sur des bases ethnobotaniques et agronomiques, six espèces de Lamiacées d'intérêt médicinal pour une évaluation expérimentale comparative ;
3. analyser l'effet de différents niveaux de stress hydrique sur la croissance, la biomasse, la matière sèche et le rendement en huile essentielle de ces espèces ;
4. analyser l'effet de différents niveaux de stress salin sur ces mêmes paramètres afin d'identifier les différences interspécifiques de tolérance ;
5. établir un classement comparatif des espèces selon leur tolérance au déficit hydrique et à la salinité à l'aide d'indices de performance, d'analyses multivariées et d'une modélisation bayésienne hiérarchique ;

6. identifier des seuils critiques de contrainte au-delà desquels la production d'huile essentielle diminue fortement ;
7. étudier, chez *Lavandula angustifolia*, les modifications de la composition de l'huile essentielle induites par les stress abiotiques, et développer une approche prédictive reliant le niveau de stress à la qualité de l'huile ;
8. projeter l'évolution future de la qualité de l'huile essentielle de lavande à partir de scénarios climatiques issus de CMIP6, afin d'estimer les risques de non-conformité aux normes de qualité.

Hypothèses de recherche

Cette étude repose sur les hypothèses suivantes :

1. les six espèces de Lamiacées étudiées présentent des niveaux de tolérance différenciés face au stress hydrique et au stress salin, les espèces les mieux adaptées aux conditions méditerranéennes exprimant une meilleure stabilité de croissance, de biomasse et de rendement en huile essentielle sous contrainte ;
2. les contraintes hydrique et saline affectent à la fois la production et la qualité des huiles essentielles : un stress modéré peut, chez certaines espèces, stimuler la biosynthèse des huiles essentielles, tandis qu'un stress sévère entraîne une diminution marquée des performances végétatives, productives et qualitatives ;
3. dans un contexte de changement climatique, l'aggravation du stress hydrique est susceptible d'altérer progressivement la qualité de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia* et d'accroître le risque de non-conformité aux standards commerciaux.

Questions de recherche

Les principales questions de recherche auxquelles cette thèse cherche à répondre sont les suivantes :

- Quelles sont les espèces de Lamiacées les plus importantes dans les savoirs ethnobotaniques locaux, et ces savoirs orientent-ils pertinemment le choix des espèces à étudier ?
- Comment les six espèces sélectionnées réagissent-elles, sur les plans morphologique, physiologique et productif, à des niveaux croissants de stress hydrique et salin ?
- Quelles espèces maintiennent le mieux leur biomasse et leur rendement en huile essentielle sous contrainte ?
- Existe-t-il des seuils critiques de stress au-delà desquels les performances des plantes chutent fortement ?

- Dans quelle mesure les contraintes abiotiques modifient-elles la qualité de l'huile essentielle, en particulier chez *Lavandula angustifolia* ?
- Les projections climatiques futures suggèrent-elles un risque réel de dégradation de la qualité des huiles essentielles dans les systèmes méditerranéens ?

Revue de littérature

Chapitre 1

Revue de littérature

Résumé

Ce chapitre présente une revue de la littérature consacrée aux effets du changement climatique sur les plantes d'intérêt médicinal, en particulier sur la production d'huiles essentielles sous l'action combinée de la sécheresse et de la salinité. Il met en évidence que l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de stress hydrique, associée à la salinisation progressive des sols, constitue l'une des principales contraintes limitant la productivité agricole et la qualité des productions végétales dans les régions arides et semi-arides, notamment en Afrique du Nord et dans le bassin méditerranéen.

Une attention particulière est accordée aux Lamiacées, famille botanique regroupant de nombreuses espèces aromatiques et médicinales d'importance économique et ethnobotanique, telles que la lavande, la menthe poivrée, le basilic, l'origan, le romarin et la sauge. Les principales caractéristiques botaniques, écologiques et biochimiques de ces espèces sont synthétisées, ainsi que leurs usages thérapeutiques et industriels, étroitement liés à la production d'huiles essentielles riches en composés bioactifs.

La revue synthétise les connaissances actuelles concernant les réponses des plantes au stress hydrique, incluant des mécanismes physiologiques et biochimiques tels que la régulation stomatique médiée par l'acide abscissique, l'ajustement osmotique via l'accumulation d'osmolytes compatibles, les adaptations morphologiques et l'activation des systèmes antioxydants. Elle examine également le concept de « mémoire de stress » et les processus d'acclimatation, ainsi que leurs effets sur la production de métabolites secondaires, notamment les huiles essentielles.

Les effets de la salinité sont analysés à travers ses composantes osmotique et ionique, ainsi que les principales stratégies d'adaptation rapportées dans la littérature, notamment l'exclusion et/ou la compartimentation des ions toxiques, et le rôle des osmolytes et des systèmes antioxydants. Les similitudes et les différences entre les réponses à la sécheresse et à la salinité sont discutées, ces deux stress étant fréquemment concomitants dans les agrosystèmes méditerranéens.

Enfin, le chapitre synthétise les travaux relatifs à l'impact des stress abiotiques sur la qualité physico-chimique des huiles essentielles, incluant le rendement d'extraction, la composition chimique et les principales constantes physico-chimiques. L'ensemble des résultats souligne une forte variabilité des réponses selon les espèces et les conditions environnementales, mettant en évidence l'intérêt d'approches intégrées pour mieux comprendre la tolérance. Dans ce cadre, cette thèse analyse, chez six espèces de Lamiacées à intérêt médicinal, l'impact de stress hydrique et salin contrôlés sur la croissance, les réponses physiologiques et la qualité physico-chimique des huiles essentielles, afin d'identifier des espèces et/ou génotypes plus résilients et mieux adaptés aux conditions climatiques futures.

Introduction

Le changement climatique mondial se manifeste par une élévation des températures moyennes et une modification des régimes hydriques, avec des épisodes de sécheresse et une salinisation des sols de plus en plus fréquents et intenses. Ces évolutions climatiques exercent une pression croissante sur les systèmes agricoles [World Meteorological Organization \[2022\]](#), qui constituent également un facteur majeur de pression sur les ressources naturelles, notamment parce qu'ils représentent environ 70 % de la consommation mondiale d'eau. Par ailleurs, l'augmentation rapide de la population mondiale et l'intensification des perturbations climatiques constituent un défi critique pour la pérennité de la sécurité alimentaire, menaçant les capacités de subsistance des générations futures [Jadczyk et al. \[2022\]](#).

Selon un rapport de l'Organisation météorologique mondiale, environ 250 millions de personnes en Afrique subissent déjà un stress hydrique marqué, et ce chiffre pourrait augmenter, entraînant le déplacement de 700 millions de personnes d'ici 2030. De plus, il est probable que quatre pays africains sur cinq ne disposeront pas de ressources en eau gérées durablement à cette échéance [World Meteorological Organization \[2022\]](#). Parmi les conséquences majeures du changement climatique sur les écosystèmes agricoles figurent la raréfaction de l'eau disponible et l'accentuation de la salinité des sols, deux facteurs abiotiques limitants pour la croissance végétale. Les sécheresses prolongées réduisent les rendements des cultures et menacent la sécurité alimentaire, tandis que l'augmentation de la salinité des terres irriguées entraîne une dégradation des sols cultivables et une baisse de productivité des plantes sensibles au sel [Ramos da Silva et al. \[2021\]](#), [Stankovic \[2020\]](#). Ces contraintes abiotiques ne touchent pas seulement les grandes cultures vivrières, mais affectent également les plantes médicinales et aromatiques, dont beaucoup sont cultivées pour l'extraction d'huiles essentielles (HE). En effet, la productivité des plantes aromatiques à l'échelle mondiale est impactée par les changements climatiques [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Les effets du changement climatique exposent les plantes à des conditions dépassant leur homéostasie physiologique, rendant l'adaptation nécessaire. En réponse à ces stress, les plantes ont tendance à ralentir ou arrêter leur croissance, à inhiber la photosynthèse et à déclencher divers mécanismes de tolérance, tels que l'accumulation d'osmolytes, l'activation de systèmes antioxydants enzymatiques et non enzymatiques, ainsi que la production de protéines de défense spécifiques [Mansinhos et al. \[2024d\]](#). Des études ont montré que, chez les plantes médicinales, la croissance végétative, le rendement en huile essentielle et la composition chimique sont influencés par la disponibilité en eau et la salinité [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Paradoxalement, un stress hydrique de faible intensité peut induire, dans certains contextes, une augmentation des métabolites secondaires (notamment des huiles essentielles) et renforcer certaines propriétés antioxydantes [Formica et al. \[2024\]](#). À ce stade, les données ne suffisent pas à étayer une généralisation. En revanche, une sécheresse sévère réduit presque

toujours la biomasse et le rendement en huile essentielle [Shahhat et al. \[2025\]](#).

Dans ce contexte, les plantes médicinales de la famille des Lamiacées (*Lamiaceae*) revêtent un intérêt particulier [Stankovic \[2020\]](#). Reconnue pour la diversité de ses espèces aromatiques, cette famille joue un rôle majeur aux plans économique, écologique, ethnobotanique et floristique [Haas et al. \[2024\]](#). Cette importance s'explique notamment par leur richesse en composés bioactifs et leur large utilisation en thérapie naturelle, via des huiles essentielles et des extraits à propriétés antimicrobiennes, antioxydantes ou anti-inflammatoires [Stankovic \[2020\]](#), [Ramos da Silva et al. \[2021\]](#).

Ces plantes sont particulièrement abondantes dans le bassin méditerranéen, où elles contribuent à la structure des écosystèmes naturels, tout en s'intégrant de longue date aux systèmes agricoles traditionnels (cultures, agroforêts, pastoralisme) [Selvi et al. \[2022\]](#).

Les Lamiacées étudiées dans le cadre de cette thèse : *Lavandula angustifolia*, *Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*, *Origanum vulgare*, *Rosmarinus officinalis* et *Salvia officinalis* sont toutes des représentantes majeures de cette famille. Ce sont des plantes aromatiques d'intérêt médicinal, réputées pour la richesse de leurs huiles essentielles, lesquelles leur confèrent des propriétés biologiques (antiseptiques, antiparasitaires, antioxydantes, etc.) ainsi qu'un parfum caractéristique. Cependant, la synthèse et l'accumulation de ces huiles peuvent être modulées par les conditions environnementales, en particulier la disponibilité en eau et la salinité du milieu. Il est donc crucial de comprendre comment ces plantes répondent aux stress hydrique et salin, tant du point de vue physiologique que du point de vue de la quantité et de la qualité des huiles essentielles produites [Marotti et al. \[2023\]](#).

1.1 Les Lamiacées : description générale, importance économique et principaux métabolites secondaires

Les Lamiacées constituent une famille importante d'angiospermes, regroupant des plantes aromatiques, médicinales et ornementales [Mansinhos et al. \[2024d\]](#), [Assaf et al. \[2022\]](#), [Diab et al. \[2022\]](#), aussi appelée famille des menthes ou labiées [Stankovic \[2020\]](#). Cette famille est l'une des plus vastes parmi les taxons, comprenant plus de 7 000 espèces réparties en près de 240 genres. Parmi les taxons particulièrement reconnus pour leurs usages aromatiques et médicaux, on peut citer *Salvia* (900 espèces), *Scutellaria* (360), *Stachys* (300), *Plectranthus* (300), *Hyptis* (280), *Teucrium* (250), *Vitex* (250), *Thymus* (220) et *Nepeta* (200) [Mansinhos et al. \[2024c\]](#), [Tamokou et al. \[2017\]](#).

Largement répandues dans les régions méditerranéennes et subtropicales, les Lamiacées constituent une famille de plantes aromatiques et médicinales (PAM) de premier plan [Assaf et al. \[2022\]](#).

La famille des Lamiacées est reconnue pour son intérêt économique, notamment pour la production d'huiles essentielles et son utilisation en tant qu'herbes aromatiques et épices [Khojasteh et al. \[2020\]](#). Elle occupe également une place prépondérante dans les secteurs de la santé grâce à sa richesse en composés bioactifs largement exploités en pharmacopée traditionnelle et en phytothérapie. Ses qualités ornementales sont aussi très appréciées [Mamadaliyeva et al. \[2017\]](#).

De plus, ses métabolites secondaires, notamment les huiles essentielles, en font une ressource renouvelable majeure pour la production de composés aromatiques [Assaf et al. \[2022\]](#), [Ramasubramania Raja \[2012\]](#), [Gharib \[2007\]](#), soutenant ainsi de nombreuses filières de valorisation aux applications industrielles vastes et diversifiées. Dans les domaines de la parfumerie, de la cosmétique, de l'agroalimentaire et de la conservation, ces atouts confèrent à ces espèces un caractère stratégique sur les plans économique et culturel [Mamadaliyeva et al. \[2017\]](#).

Morphologiquement, les espèces appartenant à la famille des Lamiacées sont des plantes herbacées annuelles ou vivaces, généralement des herbes ou des arbustes [Das et al. \[2023\]](#).

Les tiges présentent souvent une section transversale carrée (bien qu'il existe quelques exceptions). Les fleurs sont zygomorphes (à symétrie bilatérale), caractérisées par cinq pétales et cinq sépales soudés ; elles sont typiquement bisexuées et disposées en verticilles [Assaf et al. \[2022\]](#). L'inflorescence typique est un verticille, composé d'une paire de cymes condensées. Le système racinaire est généralement constitué de racines pivotantes ramifiées, bien que certaines espèces développent plus rarement des racines adventives. Les fruits sont des akènes de carpelles schizocarpes (carcerules), ou des nucules, plus rarement des drupes [Das et al. \[2023\]](#).

Les plantes de la famille des Lamiacées sont utilisées de longue date en médecine traditionnelle pour leurs propriétés anti-inflammatoires, sédatives et analgésiques. Elles sont éga-

lement employées dans la préparation de tisanes, comme arômes et comme répulsifs contre les insectes. La plupart des espèces de cette famille sont aromatiques et contiennent un mélange de composés bioactifs exploités par de nombreuses industries [Patrignani et al. \[2021\]](#), principalement sous forme d'huiles essentielles. Outre les huiles essentielles, ces plantes peuvent être utilisées sous forme d'extraits ou de composés bioactifs isolés [Chakrabartty et al. \[2022\]](#).

Les plantes synthétisent divers composés bioactifs classés en trois grands groupes selon leur origine biogénétique : les terpènes (ou terpénoïdes), les composés phénoliques et les composés azotés. Les espèces appartenant à la famille des Lamiacées sont reconnues pour leur production de terpènes et de composés phénoliques [Mansinhos et al. \[2024a\]](#).

Les huiles essentielles des espèces de la famille des Lamiacées sont caractérisées par une abondance de composés volatils tels que les sesquiterpènes (15 atomes de carbone), les monoterpènes (10 atomes de carbone) et les diterpènes (20 atomes de carbone) [Kamyab et al. \[2024\]](#). Parmi les monoterpènes les plus fréquemment rencontrés, on peut citer le β -pinène, l' α -pinène, le 1,8-cinéole, le menthol, le γ -terpinène et le limonène [Mansinhos et al. \[2024a\]](#). Les principaux composés sesquiterpéniques incluent le germacrène D, le spathulénol et le caryophyllène [Škrovánková et al. \[2012\]](#).

Par ailleurs, les huiles essentielles de certaines espèces de Lamiacées peuvent renfermer des acides gras, présents à l'état naturel ou combinés sous forme de triglycérides et de diglycérides. Ces acides gras peuvent présenter des chaînes moyennes (C14 et C16) ou longues (C18), saturées ou insaturées [Kamyab et al. \[2024\]](#).

1.2 Présentation des plantes étudiées

1.2.1 *Lavandula angustifolia* Mill. (Lavande vraie)



FIG. 1.1 – Aspect morphologique de *Lavandula angustifolia* Mill.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

Le genre *Lavandula*, appartenant à la famille des *Lamiaceae* (sous-famille *Nepetoideae*), regroupe 39 espèces, 30 taxons infraspécifiques et 17 espèces hybrides. La section *Lavandula*

(sous-genre *Lavandula*) contient les espèces économiquement les plus importantes : *L. angustifolia* (lavande vraie ou lavande officinale), *L. latifolia* (lavande aspic), ainsi que leur hybride stérile *L. × intermedia* (lavandin) [Akçay et al. \[2023\]](#). La lavande vraie (*Lavandula angustifolia* Mill., synonyme *L. officinalis*) est une plante aromatique vivace, fréquente dans les pays européens [Giuliani et al. \[2023\]](#); native de France, d'Espagne, d'Andorre et d'Italie, elle est à présent également cultivée en Pologne [Śmigielski et al. \[2009\]](#). C'est un sous-arbrisseau (environ 30–60 cm) à feuilles persistantes, vert-grisâtre, cultivé pour ses inflorescences en épis violets d'où est extraite une huile essentielle recherchée [UF/IFAS Extension](#). Compte tenu de son impact économique important pour les industries cosmétique, aromathérapeutique et pharmaceutique, la lavande vraie est aujourd'hui cultivée mondialement [Crişan et al. \[2023\]](#). Il est également admis qu'elle est bien adaptée aux climats méditerranéens semi-arides et souvent classée comme une culture tolérante à la sécheresse [Cáceres-Cevallos et al. \[2023\]](#). Depuis l'Antiquité, elle est utilisée pour ses vertus antiseptiques, calmantes et anti-inflammatoires [El-Hefny and Hussien \[2025\]](#).

Son huile essentielle, caractérisée par une odeur florale douce et fraîche [Wińska et al. \[2019\]](#), est principalement constituée de linalol (25–38 %) et d'acétate de linalyle (25–45 %) [Détár et al. \[2020\]](#). Parmi les autres constituants figurent le cis-ocimène (3–7 %), le terpinène-4-ol (3–5 %), ainsi que le limonène, le 1,8-cinéole, le camphre, l'acétate de lavandulyle, le lavandulol, l' α -terpinéol, le β -caryophyllène, le géraniol et l' α -pinène [Committee on Herbal Medicinal Products \(HMPC\) \[2012\]](#). Ses propriétés anxiolytiques et relaxantes sont solidement documentées par la littérature scientifique récente. L'huile essentielle de lavande vraie compte parmi les plus utilisées en parfumerie et en aromathérapie [Babaei and et al. \[2025\]](#).

1.2.2 *Mentha × piperita* L. (Menthe poivrée)



FIG. 1.2 – Aspect morphologique de la menthe poivrée (*Mentha × piperita* L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées dentées à limbe gaufré et nervuré.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

Les espèces de *Mentha* sont reconnues pour leurs propriétés thérapeutiques et sont utilisées depuis des siècles dans diverses préparations phytothérapeutiques [Uribe et al. \[2016\]](#). La menthe poivrée (*Mentha × piperita* L.) est une plante aromatique vivace de la famille des Lamiacées, issue d'une hybridation naturelle entre la menthe aquatique (*Mentha aquatica* L.) et la menthe verte (*Mentha spicata* L.) [Kieltyka-Dadasiewicz et al. \[2017\]](#).

C'est un hybride stérile (ne produisant pas de graines viables) qui se multiplie végétativement par stolons et rhizomes traçants. C'est une herbacée de 50–80 cm de haut, à tige dressée et à feuilles opposées ovales, vert foncé, très odorantes au froissement [Góra et al. \[2005\]](#). Originaires d'Europe et du Proche-Orient (où l'hybridation originelle aurait été observée en Angleterre au XVII^e siècle) [Wińska et al. \[2019\]](#), la menthe poivrée est aujourd'hui cultivée intensivement en Europe, en Amérique du Nord (États-Unis, Canada), en Asie (Inde, Chine) et en Afrique du Nord pour la production de son huile essentielle mentholée [Nohutcu et al.](#)

[2025].

De nombreux composés aromatiques ont été identifiés dans l'huile essentielle de menthe poivrée ; toutefois, seuls quelques constituants atteignent régulièrement des teneurs significatives (au moins 5 % de la fraction totale). Les principaux sont le 1-menthol (alcool secondaire cyclique), la menthone (cétone cyclique), l'acétate de menthyle et d'autres esters du menthol, ainsi que des isomères du menthol et de la menthone. S'y ajoutent, à des proportions variables, l' α -pinène, le β -myrcène, le limonène, la pulégone, le menthofurane, le linalol et la carvone, des composés particulièrement recherchés par les secteurs pharmaceutique et de la parfumerie [Alibegov et al. \[2024\]](#). C'est une plante relativement tolérante aux climats tempérés humides, appréciant les sols profonds, bien drainés et riches en matière organique [Erdoğan Bayram \[2022\]](#).

Cependant, en condition de stress (sécheresse modérée ou salinité), la menthe poivrée peut activer des mécanismes de réponse, tels qu'une production accrue de proline (osmoprotecteur) et d'enzymes antioxydantes, comme cela a été montré chez d'autres *Mentha* sous stress combiné sel/sécheresse [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Néanmoins, *M. × piperita* demeure sensible aux déficits hydriques marqués, qui réduisent significativement sa croissance et son rendement en huile essentielle [Erdoğan Bayram \[2022\]](#).

1.2.3 *Ocimum basilicum* L. (Basilic)



FIG. 1.3 – Aspect morphologique du basilic (*Ocimum basilicum* L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées larges et nervurées, ainsi que l’inflorescence en épi en phase de floraison.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

Membre des Lamiacées (Labiées) et appartenant à la sous-famille *Nepetoideae* (tribu *Ocimeae*), le genre *Ocimum* L. regroupe environ 65 espèces de plantes herbacées et d’arbustes [Sanoj and Deepa \[2021\]](#). Le basilic commun (*Ocimum basilicum* L.), également appelé basilic doux ou « basilic grand vert », présente une répartition étendue dans les régions tropicales et subtropicales d’Amérique, d’Afrique et d’Asie [Azizah et al. \[2023\]](#).

C’est une herbe aromatique annuelle à tige quadrangulaire pouvant atteindre 30–60 cm de haut, aux feuilles opposées ovales, vert vif, très parfumées [Branca et al. \[2024\]](#). De nos jours, le basilic est largement implanté et cultivé à travers le monde comme plante condimentaire et médicinale [Branca et al. \[2024\]](#).

Le basilic (*O. basilicum*) figure parmi les herbes culinaires les plus populaires au niveau mondial pour ses bénéfices potentiels sur la santé. Son huile essentielle, extraite par distillation à la vapeur des sommités feuillues, est traditionnellement employée dans de nombreux

usages : arômes et épices en gastronomie, aromathérapie, parfumerie, usages médicaux, ainsi que comme pesticide et conservateur alimentaire [Li and Chang \[2016\]](#).

L'huile essentielle de basilic présente une composition variable ; son rendement peut varier de 0,2 % à 5,22 % en fonction de l'espèce, de l'origine géographique et du stade phénologique [Mulugeta et al. \[2024\]](#). La composition chimique de l'huile essentielle de basilic a fait l'objet d'investigations à l'échelle internationale, aboutissant à l'identification d'environ 140 constituants, comprenant des monoterpènes, des sesquiterpènes, des acides carboxyliques, des aldéhydes, des alcools aliphatiques, des composés aromatiques, ainsi que divers autres métabolites [Azizah et al. \[2023\]](#).

Le genre *Ocimum* comprend plus de 150 espèces, parmi lesquelles *O. basilicum* occupe une place centrale. Cette espèce fait l'objet de programmes d'amélioration variétale visant à optimiser la production d'huile essentielle et à améliorer la tolérance aux divers stress [Branca et al. \[2024\]](#). Plante très sensible au froid et à la sécheresse, le basilic prospère en conditions chaudes et ensoleillées avec un apport hydrique régulier [Ekren et al. \[2012\]](#) ; toutefois, il peut exprimer des mécanismes de tolérance en situation de stress modéré, par exemple en accumulant des composés phénoliques antioxydants lorsqu'il est soumis à un léger déficit hydrique [Saran et al. \[2023\]](#).

1.2.4 *Origanum vulgare* L. (Origan)



FIG. 1.4 – Aspect morphologique de l'origan (*Origanum vulgare* L.) montrant le port de la plante, les feuilles opposées ovales et les jeunes plants en phase de croissance.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

Origanum vulgare L., également appelé marjolaine sauvage, est une plante médicinale importante appartenant à la famille des Lamiacées [Soltani et al. \[2021\]](#). L'origan commun est une plante aromatique vivace. C'est une herbe ou un sous-arbrisseau pouvant atteindre 30–80 cm de haut, à tiges dressées légèrement ligneuses à la base et à feuilles ovales opposées, vert sombre.

Originaire de l'Europe méridionale, de l'Asie occidentale et de l'Afrique du Nord, l'origan est présent à l'état spontané sur des collines calcaires sèches, les garrigues et les lisières ensoleillées du pourtour méditerranéen [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Son aire naturelle couvre une

grande partie de la région euro-sibérienne et méditerranéenne, et il s'est largement naturalisé ailleurs, étant cultivé comme plante aromatique dans le monde entier.

O. vulgare est l'une des herbes culinaires majeures, très utilisée comme épice (notamment dans la cuisine italienne, grecque et moyen-orientale) [Wińska et al. \[2019\]](#). Presque toutes les parties de la plante (racines, feuilles, tiges et fleurs) sont utilisées dans divers systèmes médicaux pour le traitement d'un large spectre d'affections. La littérature scientifique récente suggère notamment une efficacité contre les infections bactériennes, l'hyperglycémie, les parasites intestinaux (activité anthelminthique) et les champignons (activité antifongique) [Uskutoğlu et al. \[2025\]](#).

L'huile essentielle d'*O. vulgare* (type méditerranéen) se caractérise par une forte teneur en phénols monoterpéniques, principalement le carvacrol et le thymol, souvent accompagnés de *p*-cymène et de γ -terpinène. Ces substances lui confèrent de puissantes propriétés antibactériennes et antifongiques, largement documentées [Wińska et al. \[2019\]](#). *O. vulgare* fait partie des espèces les plus populaires commercialement, utilisée tant fraîche que sèche à travers le monde [Akçay et al. \[2015\]](#).

Sur le plan agronomique, l'origan est une plante rustique, adaptée aux sols pauvres et secs. Sous stress salin ou hydrique, il manifeste une certaine résilience : des études ont révélé que certaines espèces d'origan tolèrent mieux la salinité que d'autres plantes aromatiques, tout en maintenant leur croissance, et peuvent même présenter une légère augmentation de la teneur en huile essentielle sous une salinité modérée [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Par exemple, *Origanum onites* (origan de Crète, proche de *O. vulgare*) a montré une hausse de concentration en huile essentielle avec une augmentation modérée de NaCl dans le sol, suggérant une stimulation de la synthèse de métabolites volatils en réponse au sel [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Dans l'ensemble, l'origan présente une bonne tolérance aux stress environnementaux, justifiant son intérêt pour des cultures aromatiques implantées sous climats exigeants.

1.2.5 *Rosmarinus officinalis* L. (Romarin)

Le romarin (*Rosmarinus officinalis* L., récemment reclassé *Salvia rosmarinus*) [Formica et al. \[2024\]](#) est un arbrisseau aromatique toujours vert de la famille des Lamiacées. Il forme un buisson dense pouvant atteindre 1–2 m de haut, aux tiges lignifiées et aux feuilles en aiguilles étroites, coriaces et fortement parfumées [Formica et al. \[2024\]](#).

Le romarin est originaire de la région méditerranéenne, où il pousse à l'état sauvage sur des terrains arides, rocaillieux et bien drainés. On le trouve du Maroc et du Portugal jusqu'en Turquie en passant par tout le pourtour méditerranéen, et il a été introduit dans de nombreuses autres régions au climat similaire. Emblématique du maquis et de la garrigue [Guelifet et al. \[2025\]](#), le romarin est parfaitement adapté aux climats secs et ensoleillés, tolérant bien la sécheresse et les sols pauvres (d'où son nom latin *rosmarinus*, « rosée de mer ») [UF/IFAS Extension](#).

C'est une plante condimentaire majeure de la cuisine méditerranéenne et un classique



FIG. 1.5 – Aspect morphologique du romarin (*Rosmarinus officinalis* L.) montrant le port de la plante, les feuilles linéaires persistantes et les fleurs en cours de développement.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

de la pharmacopée traditionnelle (stimulant circulatoire, digestif, antiseptique respiratoire). L'huile essentielle de romarin, extraite des sommités feuillues, est caractérisée par une forte proportion de monoterpènes oxydés et de monoterpènes bicycliques : les constituants typiques sont le 1,8-cinéole (eucalyptol) et le camphre, souvent accompagnés d' α -pinène, de bornéol, de verbénone ou d'acétate de bornyle selon les chimiotypes [Typology](#), [Materia Aromatica](#).

On distingue plusieurs chimiotypes de romarin, notamment le romarin à cinéole (riche en 1,8-cinéole, courant au Maroc et en Tunisie), le romarin à camphre (riche en camphre, fréquent en Espagne) et le romarin à verbénone (riche en verbénone, typique de Corse), chacun ayant des applications privilégiées en aromathérapie [Wińska et al. \[2019\]](#).

L'huile essentielle de romarin montre des propriétés antimicrobiennes et antioxydantes puissantes dues à ses composés phénoliques (acide rosmarinique, carnosol) et terpéniques, et elle est étudiée pour des applications conservatrices (aliments, cosmétiques) et thérapeutique [Nieto et al. \[2018\]](#). La hausse de la demande mondiale en huile essentielle de romarin met en évidence la nécessité d'optimiser les itinéraires techniques culturale aux milieux difficiles. En régions semi-arides et arides, notamment la sécheresse et les insuffisances nutritives constituent des facteurs limitants majeurs, qui affectent fortement la croissance et réduisent le rendement en huile essentielle [Alfalalah et al. \[2025\]](#).

En conditions de stress hydrique, le romarin, de par son écologie xérophile, déploie des stratégies d'économie d'eau (feuilles étroites à cuticule épaisse, forte capacité de fermeture stomatique) et maintient une production d'huile essentielle relativement stable tant que le stress n'est pas extrême. Cependant, une sécheresse trop sévère affecte sa croissance et peut entraîner une baisse du rendement en huile, malgré une éventuelle hausse de la concentration en certains composés volatils (phénomène de concentration) [Formica et al. \[2024\]](#).

Le romarin est souvent cité comme plante modèle de tolérance à la sécheresse parmi les Lamiacées, et il fait l'objet de recherches agronomiques visant à exploiter sa robustesse dans des programmes de reboisement et de lutte contre la désertification en milieux méditerranéens [Alfalalah et al. \[2025\]](#).

1.2.6 *Salvia officinalis* L. (Sauge officinale)

La sauge officinale (*Salvia officinalis* L.) est un sous-arbrisseau vivace aromatique de la famille des Lamiacées [Univ. of Wisconsin Extension](#), Tous les organes des plantes du genre *Salvia* contiennent des huiles essentielles (HE) [Raal et al. \[2024\]](#). par ailleurs (*Salvia officinalis* L.) est bien connue comme herbe condimentaire et médicinale. elle forme une touffe buissonnante de 50–80 cm de haut, aux tiges ligneuses à la base, ces feuilles sont de couleur gris-vert et persistantes, épaisses et duveteuses, dégageant un parfum camphré puissant [Univ. of Wisconsin Extension](#).

Native des littoraux et îles des mers Adriatique et Ionienne dans le bassin méditerranéen, *Salvia officinalis* L. est également présente dans l'arrière-pays du sud de la Serbie, de la Macédoine occidentale et de la Grèce [Jažo et al. \[2023\]](#). Elle croît spontanément sur les coteaux calcaires secs et ensoleillés [Univ. of Wisconsin Extension](#). Désormais elle est cultivée dans de nombreuses régions tempérées pour ses usages culinaires (aromate pour viandes, sauces, etc.) et thérapeutiques [Aslani et al. \[2023\]](#), [Grdiša et al. \[2015\]](#), [Böszörményi et al. \[2009\]](#).

Le nom *officinalis* souligne son ancienneté d'utilisation en pharmacie : la sauge était réputée « sauver » (du latin *salvia*, sauver, guérir) et on la surnommait autrefois « Herbe sacrée » ou « Herbe aux cent vertus ») [Tropical The Ferns](#), [Clemson Cooperative Extension](#). La sauge se caractérise par une polyvalence thérapeutique incluant des effets anticancéreux, anti-inflammatoires, anticoagulants, antioxydants, antimicrobiens, analgésiques, hypoglyc-



FIG. 1.6 – Aspect morphologique de la sauge officinale (*Salvia officinalis* L.) aux stades végétatif et florifère.

Source : Photographie prise par **Smichett Louiza**, 2024.

mians, hypolipidémiants, antimutagènes et antifongiques marquées [Aslani et al. \[2023\]](#), [Hussein et al. \[2023\]](#).

Son huile essentielle, extraite des feuilles et sommités fleuries, se caractérise par une proportion élevée de monoterpènes cétoniques tels que la thuyone (α - et β -thujone, pouvant totaliser 30–50 % de l'huile) et le camphre, ainsi que du 1,8-cinéole, du bornéol et des monoterpènes plus mineurs (α -pinène, β -caryophyllène, etc.). La présence de thuyones confère à la sauge une certaine toxicité à forte dose, et elle est étudiée pour ses effets sur la cognition (prévention du déclin cognitif) et la régulation glycémique [Tropical The Ferns, Clemson Cooperative Extension](#).

Du point de vue agronomique, *S. officinalis* est une plante rustique des climats méditer-

ranéens, supportant la sécheresse estivale grâce à ses feuilles pubescentes limitant l'évapotranspiration et à son système racinaire profond [Islam et al. \[2024\]](#). La sauge présente une vigueur de repousse permettant deux récoltes ou plus par an selon les cultivars. L'espèce est par ailleurs largement allogame [Hussein et al. \[2023\]](#), [Putievsky et al. \[1992\]](#).

Dans ce contexte, Rakesh *et al.* [Chetouani et al. \[2018\]](#), [Sengar and Sengar \[2014\]](#) attribuent les variations du rendement et de la composition chimique de l'huile essentielle de la sauge soumise à un stress hydrique à l'activation de certaines enzymes impliquées dans le métabolisme. Quant à Yolande [Chetouani et al. \[2018\]](#), [Despinasse \[2015\]](#), il a observé que le déficit hydrique stimule la biosynthèse des constituants des huiles essentielles.

De sa part Putievsky [Putievsky et al. \[1992\]](#) a souligné que , la sauge tolère des conditions semi-arides, tandis qu'un déficit hydrique prolongé finit par diminuer la production de biomasse. Dans ces conditions, on constate généralement une baisse du rendement en huile essentielle, alors que la proportion de certains composés (p. ex. camphre) peut augmenter, traduisant une modulation biochimique adaptative.

Selon Chetouani et al [Chetouani et al. \[2018\]](#), l'augmentation de la salinité affecte positivement la production d'huiles essentielles, avec un effet bénéfique dès 86 mM de NaCl. On note une augmentation des concentrations en 1,8-cinéole, thujone, camphre et manool ; en particulier, l'accumulation du manool à 100 mM de NaCl est considérée comme un indicateur d'un stress salin élevé chez la sauge. Par ailleurs, l'intensification du stress salin tend à favoriser la biosynthèse des sesquiterpènes et des diterpènes aux dépens des monoterpènes, dont les niveaux ont tendance à diminuer.

Néanmoins, des concentrations salines élevées inhibent la germination et la croissance "comme chez la plupart des *Salvia*" et la composition de l'huile essentielle peut se décaler, par une réduction des thuyones au profit de composés moins sensibles, selon certaines études. [Mohammadzadeh \[2022\]](#)

1.3 Stress Hydrique et Stress Salin : Mécanismes de Réponse et Tolérance des Plantes

Les plantes sont exposées à divers stress environnementaux, en milieux naturels comme en systèmes cultivés, et la sécheresse figure parmi les contraintes les plus sévères pour la productivité. Environ 80 à 95 % de la biomasse fraîche des tissus végétaux est constituée d'eau, laquelle joue un rôle vital dans de nombreux processus physiologiques de croissance, de développement et de métabolisme, en particulier [Seleiman et al. \[2021\]](#), [Brodersen et al. \[2019\]](#). Dans ce qui suit, nous synthétisons les réponses de tolérance à la sécheresse et à la salinité, en mettant l'accent sur les réponses physiologiques, biochimiques et moléculaires.

1.3.1 Réponses et tolérance au déficit hydrique (sécheresse)

En situation de sécheresse, la contrainte majeure pour la plante est le manque d'eau, qui se traduit par une diminution du potentiel hydrique du sol et un risque de déshydratation des

tissus végétaux. Les plantes répondent par trois voies principales :

1. *Évitement* : achever le cycle avant la période sèche.
2. *Tolérance* : maintenir le fonctionnement malgré une faible hydratation.
3. *Économie de l'eau* : limiter les pertes et optimiser l'usage de la ressource [Islam et al. \[2024\]](#).

Dans le cas des plantes pérennes, notamment Nos Lamiacées d'intérêt étudiées, les réponses au déficit hydrique reposent majoritairement sur des mécanismes d'économie de l'eau et de tolérance

Fermeture stomatique et régulation de la transpiration :

L'une des réponses les plus rapides et efficaces pour éviter les pertes d'eau est la fermeture des stomates ces minuscules orifices des feuilles par lesquels s'échangent gaz carbonique et vapeur d'eau. Ces réponses sont notamment orchestrées par l'ABA (acide abscissique), acteur clé de la régulation. Non seulement l'ABA est essentiel pour les réponses immédiates au stress, mais aussi dans des processus adaptatifs à long terme tels que la dormance des graines et la reprogrammation de l'expression génique piloter des réseaux transcriptionnels [Khan \[2025\]](#), ?.

Lors de la phase reproductive des espèces cultivées, l'élévation des niveaux d'ABA tend à réprimer le métabolisme primaire, ce qui va entraîner une baisse de rendement ; néanmoins, elle permet de maintenir l'activité métabolique et le statut hydrique grâce à l'ajustement osmotique [Wang et al. \[2018\]](#), [Ji et al. \[2011\]](#).

Néanmoins, cette stratégie s'accompagne d'un coût physiologique : la fermeture des stomates restreint le flux de CO₂ foliaire, ce qui diminue la photosynthèse et donc la production d'assimilats carbonés [Martínez-Andújar et al. \[2020\]](#), [Cramer and Quarrie \[2002\]](#). Un compromis fonctionnel (*trade-off*) s'installe entre économie d'eau et activité photosynthétique. À court terme, la fermeture stomatique augmente l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE), définie comme la biomasse par unité d'eau transpirée [Islam et al. \[2024\]](#).

Cependant, si la sécheresse se prolonge, la baisse de la photosynthèse se répercute sur la croissance et sur le rendement. Certaines espèces/variétés présentent une densité stomatique plus faible ou des stomates de plus petite taille, ce qui limite les pertes hydriques tout en maintenant un apport suffisant de CO₂ compatible avec l'activité photosynthétique, renforçant ainsi leur tolérance [Tanaka et al. \[2013\]](#), [Lake et al. \[2001\]](#).

Des études ont montré, par exemple chez le riz et d'autres céréales, que des génotypes à plus faible densité stomatique conservent mieux l'eau et résistent davantage à la sécheresse [Islam et al. \[2024\]](#). Chez les Lamiacées méditerranéennes (romarin, origan, thym, etc.), on observe naturellement une densité stomatique relativement faible et la présence de poils ou de cuticules épaissies qui réduisent l'évaporation, des adaptations morphologiques au climat sec.

Malgré des décennies de recherches, la complexité du réseau de régulation de l'ABA demeure un sujet d'étude intensif, en particulier ses interactions avec d'autres molécules de signalisation et facteurs environnementaux [Khan \[2025\]](#).

Ajustement osmotique et accumulations de solutés :

Parmi les caractères physiologiques majeurs de la tolérance aux contraintes abiotiques figure l'ajustement osmotique [BEKKA \[Accepté le 18/12/2021\]](#). Il s'agit d'une accumulation active des molécules osmorégulateurs (non toxiques à haute concentration) [Islam et al. \[2024\]](#), conduisant à une baisse du potentiel osmotique et un maintien de la turgescence des cellules sous stress [BEKKA \[Accepté le 18/12/2021\]](#), [Shao et al. \[2006\]](#). Parmi ces osmolytes figurent des acides aminés (la proline est très souvent citée), des sucres solubles (fructanes, tréhalose, saccharose), des polyols (mannitol, sorbitol), ou encore des composés dérivés du métabolisme azoté (bétaine, glycine-bétaine) [Islam et al. \[2024\]](#).

La proline est quasiment un marqueur universel du stress hydrique chez les plantes [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Son accumulation est souvent corrélée à la tolérance des plantes au déficit hydrique [Ashraf and Foolad \[2007a\]](#), y compris observée chez des Lamiacées aromatiques sous stress de sécheresse ou salinité [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Selon Cechin *et al.* [Cechin et al. \[2006\]](#), la proline remplit une double fonction : l'ajustement osmotique et le stockage de métabolites (azote et carbone), réutilisables lors de la reprise de croissance. Cet ajustement osmotique permet de maintenir la turgescence cellulaire plus longtemps malgré la sécheresse, en retenant l'eau dans les vacuoles et le cytosol grâce à la présence de ces solutés [Islam et al. \[2024\]](#). D'après Islam *et al.* [Islam et al. \[2024\]](#), les génotypes présentant une capacité accrue d'ajustement osmotique préservent mieux le rendement en milieu aride ; ce bénéfice se traduit par le maintien de la croissance et de la turgescence foliaire sous déficit hydrique, par exemple, chez le blé, les variétés accumulant beaucoup de proline et de sucres solubles voient leur rendement moins chuter en cas de sécheresse par rapport à des variétés moins accumulatrices [FELLAHI Zine El Abidine \[22/06/2017\]](#).

L'ajustement osmotique s'accompagne parfois d'une réduction de la taille des cellules ou d'un épaississement des parois (ajustement élastique) pour supporter des pertes d'eau sans collapsus cellulaire [Ashraf and Foolad \[2007a\]](#).

Adaptations morphologiques et développementales :

Dans un contexte d'expositions à long terme à la sécheresse les plantes expriment des réponses de plasticité visant à maximiser l'acquisition et l'efficacité d'usage de l'eau. Parmi ces ajustements figurent l'allongement du système racinaire en profondeur (pour atteindre des horizons plus humides), une réduction de l'aire foliaire via défoliation, diminution de la taille des feuilles ou augmentation de leur épaisseur, et des modifications phénologiques (floraison et maturation précoces permettant d'achever le cycle avant le pic de sécheresse) [Wińska et al. \[2019\]](#).

Chez Les Lamiacées méditerranéennes, la combinaison d'un enracinement pivotant profond et d'un feuillage de petite taille, parfois tomenteux (couvert de poils blancs réfléchissant

la lumière), réduit l'échauffement foliaire, la charge radiative et les pertes transpiratoires, atténuant ainsi l'effet de la sécheresse [Stankovic \[2020\]](#), [Giuliani et al. \[2023\]](#), [Crişan et al. \[2023\]](#).

En outre, plusieurs espèces manifestent une *dormance estivale partielle* (ralentissement de la croissance au pic de sécheresse) suivie d'une reprise végétative à l'automne quand l'eau redevient disponible [Mansinhos et al. \[2024a\]](#), [Selvi et al. \[2022\]](#).

Systèmes antioxydants et protection des macromolécules :

La déshydratation entraîne un stress oxydatif dans les cellules (accumulation d'espèces réactives de l'oxygène ROS), qui peut endommager les membranes, l'ADN et les protéines. Pour se protéger, les plantes renforcent en général leur système antioxydant en condition de stress hydrique : augmentation de la production d'enzymes détoxifiantes (superoxyde dismutase, catalase, peroxydases) et de composés antioxydants non enzymatiques (flavonoïdes, caroténoïdes, vitamines, etc.) [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Dans le cas des plantes aromatiques, on observe souvent une augmentation du contenu en composés phénoliques (acide rosmarinique, acides phénols, etc.) en situation de stress, ceux-ci contribuant à l'activité antioxydante globale [Stefanakis et al. \[2024\]](#). Par exemple, chez la menthe poivrée soumise à une sécheresse modérée, une hausse de l'activité antioxydante a été rapportée, ce qui pourrait s'expliquer par une concentration plus élevée en polyphénols ou en certaines fractions de l'huile essentielle [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Cette réponse vise à éviter les dommages cellulaires pendant le stress et permet à la plante de récupérer plus vite lorsque les conditions redeviennent favorables.

Mémoire de stress et acclimatation : Fait intéressant, des études récentes suggèrent que certaines plantes développent une mémoire du stress hydrique lorsqu'il est récurrent [Wińska et al. \[2019\]](#). [Lämke et Bäurle](#) [Jacques et al. \[2021\]](#), [Lämke and Bäurle \[2017\]](#) ont défini trois différentes formes de mémoire du stress chez les plantes :

1. **La mémoire somatique du stress**, transmise par mitose, qui ne persiste que pendant la durée de vie de l'organisme ;
2. **La mémoire intergénérationnelle du stress**, visible exclusivement chez la première génération de descendants non exposés au stress ;
3. **La mémoire transgénérationnelle**, transmise par méiose et observable au-delà de deux générations, traduisant une stabilisation durable des marques épigénétiques.

La mémoire somatique permet aux plantes ayant subi un stress de conserver une information physiologique pendant plusieurs jours, semaines ou mois, et d'adapter leur réponse lorsqu'elles sont confrontées à un nouveau stress. Ce mécanisme a été particulièrement bien documenté dans le cas de l'acclimatation au froid [Jacques et al. \[2021\]](#), [Hilker and Schmölling \[2019\]](#).

Ce phénomène de *stress memory* a été observé chez des Lamiacées concernant la production d'huile essentielle : par exemple, un stress hydrique récurrent a modifié de façon stable le profil en huile essentielle de thym ou de romarin, possiblement via des mécanismes épigénétiques ou l'induction prolongée de certaines voies métaboliques [Wińska et al. \[2019\]](#). Cette plasticité physiologique et épigénétique fait l'objet de recherches pour améliorer la résilience des cultures face à la variabilité climatique.

En résumé, la tolérance à la sécheresse résulte d'une intégration complexe de réponses à plusieurs niveaux d'organisation, allant du niveau moléculaire (impliquant l'expression de gènes liés au stress hydrique, la synthèse d'osmolytes (proline, sucres solubles) et la régulation hormonale via l'acide abscissique) jusqu'au niveau morpho-physiologique, où interviennent la fermeture stomatique, la réduction de la surface foliaire et la modulation du cycle de développement pour limiter les pertes en eau [Zhu \[2016\]](#), [Osakabe et al. \[2014\]](#).

Les espèces capables de survivre en milieux arides combinent généralement plusieurs stratégies :

1. une économie d'eau grâce au contrôle stomatique et à la réduction de la transpiration ;
2. le maintien de l'hydratation par ajustement osmotique et développement de racines profondes ;
3. la protection cellulaire via l'accumulation d'antioxydants et de protéines chaperonnes stabilisant les membranes et les enzymes [Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki \[2007\]](#), [Verslues et al. \[2006\]](#).

Il faut bien comprendre ces mécanismes pour permettre d'optimiser les pratiques culturales face à la sécheresse. Chez les plantes médicinales et aromatiques, par exemple, en sélectionnant des génotypes riches en osmoprotectants ou en appliquant une irrigation déficitaire contrôlée qui peut induire un stress modéré bénéfique pour la qualité des huiles essentielles sans compromettre le rendement [Bettaieb Rebey et al. \[2017\]](#), [Farahani et al. \[2009\]](#).

1.3.2 Réponses et tolérance au stress salin (salinité)

Le stress salin est provoqué par un excès de sels dissous (principalement le chlorure de sodium, NaCl) dans le sol ou l'eau d'irrigation. Il concerne notamment les régions côtières (intrusion d'eau de mer, embruns) et les zones irriguées en climat aride où l'évaporation concentre progressivement les sels dans le sol [Islam et al. \[2024\]](#). Cette contrainte abiotique nuit fortement à la croissance des plantes, entraînant un développement ralenti, une formation tardive des organes, des phases végétatives plus courtes, une floraison et une fructification précoces, ainsi qu'un vieillissement ou une mort accélérés, voir la figure Num 1.7 [Zhou et al. \[2024\]](#)

Les dommages causés aux plantes par le stress salin résultent principalement d'un déficit hydrique et de l'augmentation des concentrations intracellulaires de Na^+ et de Cl^- en

conditions salines. Le stress osmotique modifie la morphologie cellulaire et induit la fermeture des stomates, ce qui perturbe la photosynthèse. L'accumulation élevée de Na^+ et de Cl^- dans les cellules engendre un stress ionique, réduisant l'activité des enzymes dépendantes du potassium (K^+), inhibant l'assimilation des sources d'azote et conduisant à des perturbations métaboliques ainsi qu'à un déséquilibre nutritionnel. Les stress osmotique et ionique favorisent également la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), provoquant un stress oxydatif qui altère le fonctionnement des organites ou endommage leurs structures. L'ensemble de ces effets réprime la croissance et le développement des plantes

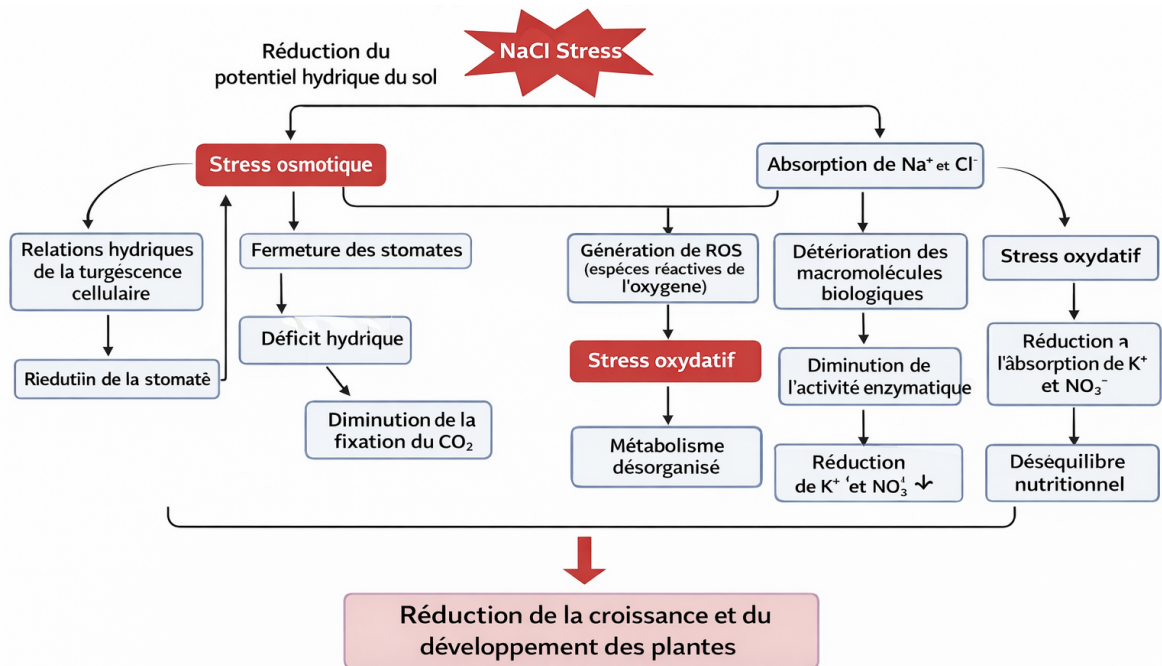


FIG. 1.7 – Réponses et tolérance au stress salin (salinité)

Face à la salinité, les plantes halophytes (tolérantes au sel) et les plantes cultivées plus ou moins résistantes mettent en œuvre plusieurs mécanismes adaptatifs. Par ailleurs, Liu Cuiyu, Yan Ming, Huang Xianbin et Yuan Zhaohe [Liu et al. \[2024\]](#) proposent une synthèse détaillée de ces effets, présentée dans le tableau 1.1.

Mise à part les modifications morphologiques induites par le stress, La salinité exerce ses effets sur les plantes par deux mécanismes principaux :

1. un **stress osmotique**, comparable à celui induit par la sécheresse, car la présence élevée de sels dissous réduit le potentiel hydrique du sol et limite l'absorption d'eau par les racines ;
2. un **stress ionique**, lié à l'accumulation toxique d'ions sodium (Na^+) et chlorure (Cl^-) dans les tissus, qui perturbe l'équilibre ionique interne et compromet de nombreuses fonctions cellulaires [Munns and Tester \[2008a\]](#), [Flowers and Colmer \[2015\]](#).

TAB. 1.1 – Effets du stress sur les différents organes des plantes [Liu et al. \[2024\]](#).

Organes	Phénotypes	Espèces
Racine	Moins de racines principales et latérales, réduction de la longueur des racines, de la surface, du volume total, du nombre d'extrémités, etc.	<i>Glycine max</i> , <i>Triticum aestivum</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i>
Tige	Tiges et entrenœuds plus courts, diminution du nombre d'entrenœuds et de branches fructifères	<i>Punica granatum</i> , <i>Oryza sativa</i>
Feuille	Bords des feuilles étiolés, recourbés et flétris; feuilles plus petites et sénescences; densité stomatique accrue; cuticule foliaire plus épaisse	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Sorghum bicolor</i> , <i>Spartina</i>
Fleur	Floraison précoce; avortement des bourgeons floraux; inhibition du développement des anthères, pistils et pétales	<i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Populus alba</i>
Fruit	Réduction du poids et du rendement des fruits; mauvaise coloration; fermeté accrue	<i>Solanum lycopersicum</i>
Graine	Diminution du nombre et du rendement des graines; plus faible germination	<i>Helianthus annuus</i> , <i>Halostachys capsica</i>

La combinaison de ces effets entraîne une inhibition de la croissance, des désordres nutritionnels dus à la compétition entre ions (notamment une carence en K^+ et Ca^{2+}), ainsi qu'un stress oxydatif résultant de la surproduction d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) [Zhu \[2001\]](#), [Hasegawa et al. \[2000\]](#). La tolérance des *halophytes* (plantes tolérantes au sel) et certaines espèces cultivées *glycophytes* (plantes sensibles au sel) au stress salin repose sur cinq mécanismes complémentaires.

Ces piliers d'adaptation, détaillés ci-dessous, leur permettent de survivre et de se développer malgré des concentrations élevées de sel dans le sol.

Homéostasie ionique et exclusion du sel

Sous stress salin, les plantes tolérantes maintiennent un équilibre ionique interne strict en limitant l'accumulation de ions toxiques, principalement le sodium (Na^+) et le chlorure (Cl^-). L'absorption de Na^+ par les racines est réduite grâce à des barrières anatomiques (parois cellulaires épaissies, subérisation précoce de l'endoderme) et à la régulation de transporteurs membranaires spécifiques [Hanana et al. \[2011\]](#).

Le Na^+ qui pénètre malgré tout est activement extrudé hors des cellules racinaires via des antiporteurs Na^+/H^+ dans la membrane plasmique (par exemple le transporteur SOS1), limitant ainsi sa translocation vers la partie aérienne [Luu et al. \[2022\]](#). Parallèlement, le Na^+ accumulé dans le xylème peut être redistribué vers les racines ou les feuilles âgées grâce à des transporteurs de la famille HKT, contribuant à protéger les jeunes tissus photosynthétiques [Hanana et al. \[2011\]](#). Une stratégie clé consiste également à compartimenter le sel

dans la vacuole des cellules afin de le soustraire du cytosol, ce qui est rendu possible par des antiporteurs tonoplastiques activés par un gradient de protons [Munns and Tester \[2008a\]](#).

Ces mécanismes d'exclusion et de compartimentation permettent de préserver une concentration cytosolique de potassium (K^+) adéquate, indispensable aux réactions enzymatiques et à la photosynthèse. En maintenant un rapport K^+/Na^+ élevé dans les tissus, les plantes évitent la toxicité ionique et conservent l'intégrité de leurs processus physiologiques [Rivés-Cordones et al. \[2016\]](#), [Luu et al. \[2022\]](#).

À l'échelle de la plante entière, l'excès de sel est souvent retenu dans les racines ou les feuilles matures qui pourront être abscisées, protégeant ainsi les nouveaux organes en croissance [Munns and Tester \[2008a\]](#). Cette homéostasie ionique dynamique est un trait commun des espèces halophytes et des plantes aromatiques tolérantes au sel, leur conférant une base solide de résistance au stress salin [Agrawal et al. \[2023\]](#).

1.3.3 Adaptation osmotique par osmolytes compatibles

Le stress salin induit un déficit hydrique dû à la diminution du potentiel osmotique du sol, ce qui entrave l'absorption d'eau par les racines. Pour maintenir leur turgescence cellulaire et éviter la déshydratation, les plantes synthétisent et accumulent des *osmolytes compatibles*, c'est-à-dire des solutés organiques non toxiques qui abaissent le potentiel osmotique interne [Zhou et al. \[2024\]](#), [Julkowska et al. \[2014\]](#).

Parmi les osmolytes les plus répandus figurent la proline (un acide aminé libre), la glycine bêtaïne (un ammonium quaternaire), le mannitol et d'autres sucres ou polyols. Chez les plantes aromatiques exposées au sel, on observe typiquement une forte augmentation de la teneur en proline, en sucres solubles et en composés solubles tels que les sucres alcooliques [Zhou et al. \[2024\]](#). Par exemple, des cultivars tolérants de basilic ou de romarin accumulent significativement plus de proline sous 90 mM de NaCl, contribuant à maintenir l'hydratation des cellules et à stabiliser les protéines contre la dénaturation [Chakraborti et al. \[2022\]](#), [Julkowska et al. \[2014\]](#).

Ces osmolytes compatibles agissent en effet comme osmoprotecteurs : ils équilibrent le potentiel hydrique entre le cytoplasme et l'apoplaste, prévenant la perte d'eau, tout en n'interférant pas avec le métabolisme cellulaire [Munns and Tester \[2008a\]](#). De plus, bon nombre de ces composés exercent des fonctions additionnelles, par exemple la proline peut stabiliser les structures protéiques et piéger les radicaux libres, tandis que la glycine bêtaïne protège les membranes photosynthétiques [Chakraborti et al. \[2022\]](#).

L'accumulation d'osmolytes est régulée génétiquement (par induction des enzymes de biosynthèse correspondantes) et hormonalement, de sorte que sous stress salin, les plantes aromatiques tolérantes ajustent rapidement leur contenu en solutés compatibles pour contrer l'effet osmotique du sel et préserver ainsi leur bilan hydrique [Julkowska et al. \[2014\]](#).

1.3.4 Protection contre le stress oxydatif

Le stress salin s'accompagne inévitablement d'un stress oxydatif causé par une surproduction d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) dans les cellules végétales. La salinité engendre en effet des perturbations du métabolisme, notamment au niveau des chloroplastes et des mitochondries, qui conduisent à la formation excessive de radicaux libres ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , $\cdot OH$) [Gill and Tuteja \[2010\]](#).

Sans mécanismes de contrôle, ces ROS provoquent la peroxydation des lipides membranaires, l'oxydation des protéines et des dommages à l'ADN, aboutissant à des dysfonctions cellulaires sévères. Les plantes aromatiques tolérantes au sel renforcent donc leur système de défense antioxydant pour maintenir l'homéostasie redox et limiter les dégâts oxydatifs [Tan et al. \[2023\]](#), [Vahisalu et al. \[2008\]](#), [Negi et al. \[2008\]](#).

Ce mécanisme de défense repose sur la stimulation de systèmes enzymatiques antioxydants en réponse au stress salin. La Superoxyde dismutase (SOD) initie le processus en catalysant la diminution de l'anion superoxyde au peroxyde d'hydrogène. Ce dernier est ensuite détoxifié en eau (H_2O) et en oxygène (O_2) par l'action conjointe de la Catalase (CAT) et des peroxydase (APX et POX, par exemple), qui décomposent le H_2O_2 en eau et oxygène [Hasanuzzaman et al. \[2020\]](#).

Parallèlement, on observe une accumulation antioxydant non enzymatique, notamment l'ascorbate (vitamine C), le glutathion réduit, les tocophérols (vitamine E), ainsi que divers composés phénoliques et flavonoïdes issus de métabolites secondaires. [Faizan et al. \[2023\]](#). Il est notable que les plantes aromatiques méditerranéennes (telles que le romarin, le thym, la sauge, etc.) sont riches en molécules phénoliques antioxydantes (acide rosmarinique, carnosol, flavonoïdes) et que la salinité tend à en stimuler la biosynthèse [Agrawal et al. \[2023\]](#).

Cette augmentation des composés antioxydants, couplée à l'activation des enzymes détoxifiantes, permet aux plantes tolérantes de neutraliser les ROS générés par le stress salin avant qu'ils n'endommagent les structures cellulaires. Des études comparatives ont d'ailleurs montré que les espèces ou génotypes plus tolérants au sel présentent une capacité antioxydante intrinsèque plus élevée ou induite plus rapidement que les sensibles, traduisant l'importance de ce pilier dans la tolérance au sel [Ben Saad et al. \[2024\]](#).

1.3.5 Ajustements morpho-anatomiques

Les plantes aromatiques méditerranéennes adaptées au milieu salin manifestent des changements morphologiques et anatomiques qui atténuent l'impact du sel sur leur physiologie. L'un des ajustements fréquents est la modification de l'architecture racinaire : sous stress salin, on assiste généralement à une augmentation du rapport racines/tige, c'est-à-dire une allocation proportionnellement plus importante de biomasse au système racinaire [Haghpanah et al. \[2024\]](#).

Ce développement racinaire relatif permet de mieux explorer le sol à la recherche d'eau et

de nutriments, tout en limitant la translocation de sodium vers la partie aérienne en piégeant davantage de sel dans les racines [Li et al. \[2015\]](#), [Haghpanah et al. \[2024\]](#).

De plus, la morphologie des racines peut elle-même changer : on a observé dans plusieurs cas un épaississement des racines (hypertrophie) et une augmentation du diamètre des vaisseaux du xylème chez des plantes soumises au sel, améliorant potentiellement la résistance hydraulique et le stockage de solutés [Li et al. \[2015\]](#). La subérisation accrue des tissus racinaires (exoderme, endoderme) sous salinité est un phénomène anatomique protecteur bien documenté, car elle réduit la pénétration du Na^+ vers le cylindre central de la racine [Mukherjee et al. \[2023\]](#), [Alwutayd et al. \[2023\]](#).

Au niveau de la partie aérienne, les feuilles des plantes tolérantes tendent à devenir plus petites, plus épaisses et parfois charnues lorsqu'elles poussent en milieu salin. L'augmentation de l'épaisseur foliaire résulte d'un développement accru du parenchyme palissadique et/ou spongieux, ce qui aide à diluer le sel dans les tissus et à maintenir la turgescence [Haghpanah et al. \[2024\]](#), [Mukherjee et al. \[2023\]](#). Par exemple, des analyses anatomiques chez le myrte (plante aromatique méditerranéenne) ont montré un épaississement foliaire significatif après exposition au sel, interprété comme une adaptation limitant les pertes d'eau et conférant une certaine succulence aux feuilles [Tattini et al. \[2006b\]](#).

Par ailleurs, la surface foliaire totale est souvent réduite (via la diminution de la taille des feuilles ou la chute des feuilles âgées saturées en sel), ce qui permet de diminuer la transpiration et donc l'absorption concomitante de sel tout en évitant l'accumulation prolongée de ions toxiques dans les organes photosynthétiques [Munns and Tester \[2008a\]](#). D'autres ajustements incluent la fermeture partielle des stomates et la réduction de leur densité sous stress salin, contribuant à limiter la perte d'eau tout en réduisant l'entrée de Na^+ par les voies transpiratoires.

Enfin, certaines espèces halophytes apparentées développent des structures spécialisées d'excrétion du sel (glandes à sel, trichomes vésiculaires) sans qu'on les retrouve nécessairement chez le romarin ou le thym témoignant de l'éventail des solutions morpho-anatomiques déployées par les plantes face à la salinité [Tattini et al. \[2006c\]](#).

L'ensemble de ces modifications morphologiques (architecture racinaire, structure foliaire, anatomie tissulaire) contribue à minimiser l'effet du sel sur la plante, soit en évitant son entrée excessive, soit en atténuant les conséquences (meilleure rétention d'eau, protection des zones de croissance). Ces traits anatomiques et morphologiques sont souvent observés chez les plantes sauvages des milieux méditerranéens salins, signe d'une sélection naturelle en faveur des phénotypes les mieux adaptés aux contraintes de salinité.

1.3.6 Signalisation hormonale et activation génétique

La perception du stress salin par la plante déclenche une cascade de signalisations hormonales et moléculaires qui aboutit à l'activation de gènes de tolérance. Immédiatement après l'exposition au sel, une réponse hormonale complexe se met en place pour rééquilibrer la

croissance et la survie de la plante [Agrawal et al. \[2023\]](#).

L'abaissine (ABA, acide abscissique), hormone clé de la sécheresse, voit sa concentration augmenter fortement dans les racines et les feuilles dès que le potentiel hydrique chute. L'ABA induit alors la fermeture des stomates pour limiter la transpiration et active l'expression de nombreux gènes de protection (par ex. gènes de LEA Late Embryogenesis Abundant et autres protéines de déshydratation) via des facteurs de transcription spécialisés de la famille bZIP/ABF [Brookbank et al. \[2021\]](#).

Le bilan physiologique se traduit par un ralentissement de la croissance des organes aériens, souvent accompagnés d'une réallocation des assimilats vers le système racinaire, ce qui se manifeste par une augmentation relative de l'enracinement. (En cohérence avec l'ajustement morphologique évoqué précédemment), parallèlement, la salinité favorise l'entrée en sénescence des feuilles les plus âgées ou les plus exposés pouvant aller jusqu'à leurs abscission.

Ces réponses combinées contribuent à réduire la surface transpirante, et par conséquent, la consommation d'eau, Tout en limitant la propagation des dommages, notamment par la mise à l'écart des tissus devenus fortement affectés. [Valluru et al. \[2017b\]](#), [Zhou et al. \[2024\]](#).

En parallèle, l'éthylène, hormone du stress et de la sénescence, est synthétisé en plus grande quantité sous salinité, ce qui tend à freiner l'elongation cellulaire et peut conduire au jaunissement puis à la chute des feuilles les plus âgées [Valluru et al. \[2017a\]](#), [Tattini et al. \[2006a\]](#) . Cette augmentation d'éthylène, combinée à l'ABA élevé, s'accompagne généralement d'une baisse des niveaux d'auxine (AIA, acide indole-3-acétique) et de cytokinines dans les tissus, hormones normalement promotrices de croissance [Brookbank et al. \[2021\]](#).

En outre, la tolérance au stress salin implique un réseau complexe d'autres phytohormones. Les jasmonates et l'acide salicylique jouent un rôle clé dans la modulation du système antioxydant et dans la cytoprotection, tandis que les brassinostéroïdes et les polyamines participent à l'atténuation des effets délétères du sel sur la croissance via des mécanismes de signalisation croisée (*crosstalk*) [Liu et al. \[2024\]](#). In fine, ces différents signaux convergent vers l'activation de cascades communes de transduction, caractérisées par des flux transitoires de calcium cytosolique (Ca^{2+}), l'activation de kinases spécifiques (SnRK2, MAPK, CDPK) et la production de seconds messagers, tels que les espèces réactives de l'oxygène (ROS) et le monoxyde d'azote (NO) [Khan et al. \[2023\]](#).

Au niveau de l'expression génétique, la tolérance au sel s'accompagne d'une reprogrammation transcriptionnelle massive orchestrée par divers facteurs de transcription régulateurs [Agrawal et al. \[2023\]](#). L'activation des gènes de réponse appropriée mobilise plusieurs classes de facteurs de transcription. Les facteurs *DREB*, membres de la superfamille AP2/ERF, jouent un rôle prépondérant dans la réponse au stress osmotique. Conjointement, les facteurs de type *NAC*, *MYB*, *WRKY* et *bZIP* interviennent pour moduler l'expression de nombreux gènes codant des protéines impliquées dans la défense et la tolérance au stress [Ma et al. \[2024\]](#), [Chen et al. \[2017\]](#), [Li et al. \[2022\]](#). Par exemple, l'activation des facteurs DREB2A et DREB2B par

le stress salin conduit à la transcription de gènes codant pour des chaperonnes, des osmolytes et des enzymes antioxydantes. Même les facteurs ABF(ABRE- binding Factor), activé par l'ABA, stimule l'expression des pompes et ioniques (antiport vacuolaire Na^+ , H^+ , transporteur K^+) et de protéines de protection cellulaire. [Brookbank et al. \[2021\]](#).

Cette régulation transcriptionnelle aboutit finalement à une synthèse accrue d'effecteur de tolérance, essentiels au rétablissement de l'équilibre cellulaire, parmi ceux ci on trouve :

- des transporteurs d'ions (*SOS1*, *HKT1* et *NHX1*) contribuent au rétablissement de l'homéostasie ionique (Na^+/K^+);
- des enzymes de biosynthèse d'osmolytes compatibles, en particulier la pyrroline-5-carboxylate synthétase (*P5CS*), impliquée dans la production de proline et l'ajustement osmotique;
- des systèmes antioxydants (SOD, CAT, POD) qui assurent la détoxification des espèces réactives de l'oxygène (ROS);
- des protéines impliquées dans les adaptations morpho-anatomiques, incluant les aquaporines, qui contribuent au maintien de l'état hydrique et à l'ajustement des flux d'eau [Agrawal et al. \[2023\]](#).

Des études récentes suggèrent également que des mécanismes épigénétiques, tels que la méthylation de l'ADN et les modifications des histones, instaurent une véritable « mémoire du stress ». Ce phénomène de priming prépare la plante à réagir plus promptement aux stress futurs.

Enfin, la signalisation hormonale et l'expression coordonnée de réseaux de gènes constituent l'ultime pilier moléculaire de la tolérance chez les plantes aromatiques. En orchestrant l'ensemble des réponses physiologiques, ce niveau de régulation assure une acclimatation durable à la salinité. [Singroha et al. \[2022\]](#).

1.4 Généralités sur les Huiles Essentielles

1.4.1 Historique

Depuis les premières civilisations et à travers toutes les régions du monde, notamment dans les zones tropicales, les plantes aromatiques ont tenu une place centrale au sein des sociétés humaines. Initialement utilisées à l'état brut, puis sous diverses formes telles que les infusions, décoctions, onguents, parfums, extraits alcooliques ou teintures, elles ont durablement marqué les pratiques culturelles, religieuses et médicales de nombreuses civilisations anciennes. C'est à partir de ces usages empiriques qu'a émergé l'exploitation des huiles essentielles, lesquelles ont été largement utilisées et étudiées au fil des siècles, étant considérées comme des produits d'une grande importance pour l'humanité [Bencheikh \[2017\]](#).

Aujourd'hui, les huiles essentielles (HE) constituent non seulement une composante majeure des industries pharmaceutique et cosmétique modernes, mais elles sont également envisagées comme des sources prometteuses de nouvelles molécules d'intérêt pharmacologique, en raison de la diversité et de la richesse de leurs propriétés biologiques [Ivanova et al. \[2025\]](#).

Il y a plus de 7 000 ans, en Inde, les hydrolats étaient déjà fréquemment employés dans le traitement de divers troubles de la santé. Le sous-continent indien constitue ainsi l'un des principaux foyers d'origine des plantes aromatiques, parmi lesquelles figure le basilic sacré (*Ocimum sanctum*), reconnu pour ses vertus spirituelles et thérapeutiques. Ces plantes occupaient une place essentielle dans les rituels religieux, tout autant que dans les pratiques destinées au soin du corps et de l'esprit [Jouault \[2012\]](#).

Dans la Grèce antique, vers 400 av. J.-C., l'ouvrage *Aphorismes*, attribué à Hippocrate, fait mention de l'usage de fumigations à base de plusieurs plantes aromatiques [Ivanova et al. \[2025\]](#), notamment la sarriette, le romarin et l'hysope, dans le but de lutter contre la grande peste qui ravagea la cité d'Athènes [Jouault \[2012\]](#).

Au sein de la civilisation babylonienne, la combustion du cyprès et d'autres plantes aromatiques était pratiquée afin de repousser les « esprits malfaisants », illustrant l'importance symbolique et protectrice attribuée à ces végétaux [Bencheikh \[2017\]](#).

Les premières traces attestées de l'utilisation des huiles essentielles en tant que telles remontent à l'Égypte antique, entre 3000 et 2000 ans avant J.-C. À cette époque, il semble qu'un procédé rudimentaire de distillation ait été mis en œuvre afin d'extraire les substances aromatiques contenues dans les plantes [Jouault \[2012\]](#).

Les Perses sont généralement considérés comme les inventeurs de la distillation, une technique qui fut par la suite perfectionnée par les savants arabes. Ces derniers l'employaient principalement à des fins de parfumerie plutôt que thérapeutiques. Les savants musulmans ont ensuite repris et adapté cette technique, en l'intégrant progressivement dans le domaine médical [Desroches-Noblecourt \[2004\]](#). Parmi eux, Ibn Sina, connu en Occident sous le nom d'Avicenne et surnommé le « troisième maître », fit un large usage des huiles essentielles aux Xe et XIe siècles. À travers son ouvrage majeur, *Le Canon de la médecine*, il joua un rôle clé dans l'établissement et la diffusion de cette approche thérapeutique [Langermann \[2009\]](#).

Il est vraisemblable que les croisades aient favorisé le transfert des techniques de distillation vers l'Occident, où, dès le début du XVII^e siècle, plus d'une centaine d'huiles essentielles étaient utilisées de manière courante et ciblée à des fins médicinales et thérapeutiques [Jouault \[2012\]](#).

Cependant, l'essor de la civilisation industrielle a entraîné un abandon quasi total des applications thérapeutiques des huiles essentielles, au profit des médicaments de synthèse. Ce n'est qu'au XIX^e siècle, en France, que l'intérêt scientifique pour les huiles essentielles a été ravivé, notamment grâce aux travaux de Chamberland, puis de Cadéac et Meunier, qui ont démontré leur capacité à neutraliser les germes pathogènes.

Dans son ouvrage *Aromathérapie*, publié en 1931, René-Maurice Gattefossé a décrit l'en-

semble de ses expériences et découvertes, marquant ainsi une étape fondatrice dans le développement de l'aromathérapie moderne. Il fut le premier à mettre en évidence les relations entre la structure chimique et l'activité biologique des molécules aromatiques, et à établir les principales propriétés des arômes naturels, notamment leurs effets antitoxiques, antiseptiques, tonifiants, stimulants et calmants [Bencheikh \[2017\]](#) .

Le terme «aromathérapie» fut introduit par René-Maurice Gattefossé en 1928, constituant ainsi l'acte fondateur de cette discipline. Parfumeur de formation, il possédait une connaissance préalable des usages traditionnels des huiles essentielles.

Tout au long de sa carrière, Gattefossé s'attacha à démontrer l'efficacité des huiles essentielles, contribuant de manière majeure à la structuration et à la diffusion de l'aromathérapie moderne.

Cependant, l'essor de l'antibiothérapie à partir des années 1940, consécutif à la découverte et à l'exploitation de la pénicilline, entraîna un recul significatif de l'aromathérapie, qui fut marginalisée pendant plusieurs décennies. L'émergence progressive de résistances bactériennes aux antibiotiques a toutefois ravivé l'intérêt scientifique pour les huiles essentielles, notamment grâce aux travaux et publications de médecins et de chercheurs spécialisés [Langermann \[2009\]](#).

Dans les années 1960, Jean Valnet, médecin français, a largement contribué à la reconnaissance et au développement de l'aromathérapie moderne. Il a fondé ses travaux sur ses propres expériences menées en tant que chirurgien militaire au Tonkin entre 1950 et 1953, période durant laquelle il utilisait, sur les blessés, des mélanges aromatiques de sa composition. Selon ses observations, ces préparations donnaient des résultats supérieurs à ceux obtenus par les méthodes thérapeutiques conventionnelles alors en vigueur.

À la suite de ces travaux pionniers, de nombreuses études ont été entreprises afin d'évaluer et de démontrer l'intérêt thérapeutique et économique des huiles essentielles. Celles-ci sont aujourd'hui intégrées aussi bien à l'industrie agroalimentaire qu'à l'arsenal thérapeutique d'un nombre croissant de praticiens [Mohamadi \[2023\]](#).

1.4.2 Définition

Le terme «huile essentielle» remonte au XVI^e siècle et dérive de l'expression *Quinta essentia*, désignant un médicament nommé ainsi par le médecin suisse Paracelse von Hohenheim [Dhifi et al. \[2016\]](#). L'appellation «essences» souvent employée comme synonyme, fait référence à leur caractère inflammable [Ivanova et al. \[2025\]](#). Bien que de nombreux auteurs aient cherché à définir précisément les huiles essentielles, la définition proposée par l'Agence Française de Normalisation (AFNOR) (NF T 75-006) est largement reconnue :

“L’huile essentielle est le produit obtenu à partir d’une matière végétale, soit par distillation à la vapeur, soit par des procédés mécaniques à partir de l’épicarpe des

***Citrus*, soit par distillation dite *sèche*. L'huile essentielle est ensuite séparée de la phase aqueuse par des moyens physiques."**

Il est important de noter que cette définition n'englobe pas les produits extraits de matières végétales par d'autres méthodes, telles que l'extraction par solvants non aqueux ou l'absorption à froid. On peut donc distinguer différents types de produits [Dhifi et al. \[2016\]](#).

Les huiles essentielles sont des mélanges complexes de composés organiques volatils, généralement liquides et incolores à température ambiante. Elles se caractérisent par une faible solubilité dans l'eau, mais se dissolvent facilement dans l'alcool et dans les corps gras (huiles fixes). Elles présentent une odeur spécifique, une densité le plus souvent inférieure à 1 (avec quelques exceptions, notamment certaines huiles comme celles de cannelle, sassafras ou vétiver), ainsi qu'un indice de réfraction et, fréquemment, une activité optique élevés [Ivanova et al. \[2025\]](#).

Ces huiles sont responsables des parfums caractéristiques des plantes aromatiques. Elles sont largement valorisées en cosmétique, en parfumerie et en aromathérapie, une pratique qui recourt à ces composés volatils par différentes voies d'utilisation (massage, inhalation, bain, etc.).

Sur le plan écologique, les huiles essentielles jouent un rôle majeur comme signaux chimiques permettant aux plantes d'interagir avec leur environnement [Sharifi-Rad et al. \[2017\]](#). Elles peuvent notamment contribuer à :

- attirer les insectes pollinisateurs ;
- repousser certains herbivores et prédateurs ;
- inhiber la germination ou la croissance d'autres espèces végétales (effets allélopathiques) ;
- communiquer avec d'autres plantes, par exemple en signalant une attaque par des herbivores.

Par ailleurs, de nombreuses huiles essentielles possèdent des activités biologiques (antifongiques, insecticides et/ou répulsives), ce qui participe aux mécanismes de défense des plantes [Fürstenberg-Hägg et al. \[2013\]](#).

Les huiles essentielles sont présentes dans diverses parties des plantes aromatiques, selon l'espèce et l'organe considéré :

- **Fleurs / inflorescences** : oranger, rose, lavande, bouton floral du giroflier, bractées d'ylang-ylang, etc.
- **Feuilles / aiguilles** : eucalyptus, menthe, thym, laurier, sarriette, sauge, aiguilles de pin (le plus souvent).

- **Organes souterrains (racines)** : vétiver, par exemple.
- **Rhizomes** : gingembre, acore odorant.
- **Graines** : carvi, coriandre.
- **Fruits / zestes** : fenouil, anis, écorces d'agrumes (*Citrus*).
- **Bois et écorces** : cannelle, santal, bois de rose [Dhifi et al. \[2016\]](#).

Dans le cadre de cette thèse, l'évaluation de la qualité des huiles essentielles obtenues sous différentes conditions de stress constitue un objectif central. Il est donc essentiel de définir les méthodes d'évaluation et de comparaison de la « qualité » d'une huile essentielle. Les principaux critères d'analyse retenus sont :

1. le rendement en huile essentielle ;
2. la composition chimique détaillée ;
3. les constantes physiques ou indices chimiques pertinents, reflétant la pureté et l'authenticité de l'huile.

Analyse chromatographique des huiles essentielles

1.4.3 Méthodes d'extraction

L'extraction des huiles essentielles (HE) est nécessairement une opération à la fois complexe et délicate. Elle vise en effet à capter et à recueillir les composés les plus volatils, subtils et les plus fragiles produits par le végétal, sans en altérer la qualité. La complexité de ce procédé est attribuable à par la grande instabilité de ces substances aromatiques, qui se libèrent rapidement et peuvent facilement se volatiliser, puis disparaître ou se dénaturer. A titre d'exemple, le froissement des pétales d'une fleur odorante, entraîne une diminution rapide, voire une disparition, de son parfum [Boukhatem \[2019\]](#).

En effet, Ce phénomène s'explique par la rupture de la cuticule cireuse des structures épidermiques contenant l'essence ce qui va entraîné la libération immédiate des composés aromatiques, dont une partie se disperse rapidement dans l'air ambiant [Richter and Schellenberg \[2007\]](#).

La revue de la littérature révèle que plusieurs méthodes d'extraction ont été développées pour la distillation des composés terpéniques issus des plantes aromatiques [[Slima et al., 2013](#)]. Cependant, les composés volatils sont reconnus comme thermosensibles et vulnérables aux réactions chimiques.

Les procédés d'extraction conventionnels peuvent ainsi entraîner la perte de certains constituants, la dégradation de composés insaturés par effet thermique ou par hydrolyse, ainsi que la présence de résidus de solvants organiques, plus ou moins toxiques, pouvant résulter de

ces techniques [Boukhatem \[2019\]](#). Ces inconvénients ont suscité l'intérêt de nombreux laboratoires de recherche et ont favorisé le développement de nouvelles techniques d'extraction des huiles essentielles et des arômes, plus écologiques, telles que :

- les méthodes assistées par micro-ondes ;
- les méthodes assistées par ultrasons ;
- l'extraction utilisant des solvants supercritiques [\[Slima et al., 2013\]](#).

Extraction par entraînement à la vapeur d'eau

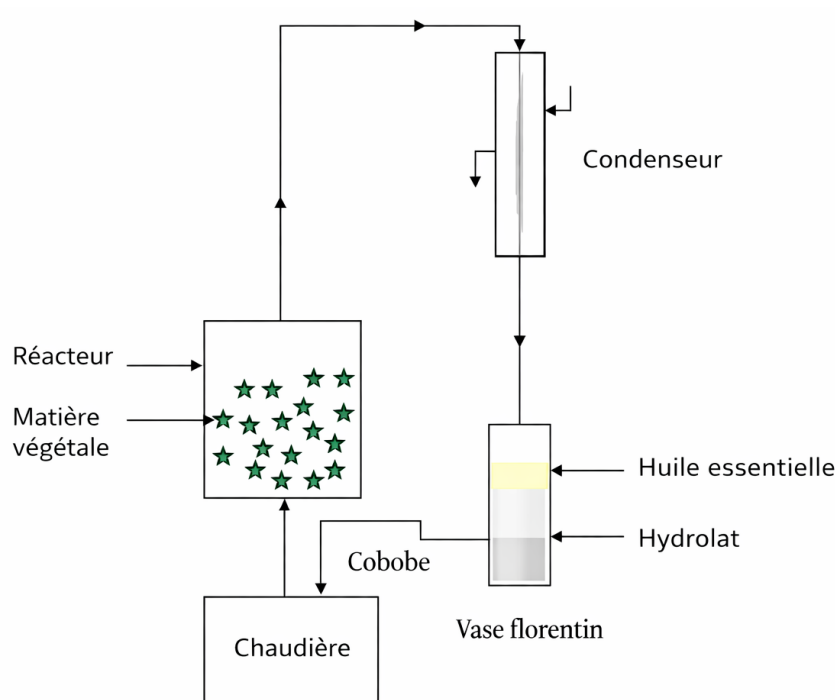


FIG. 1.8 – Extraction par entraînement à la vapeur d'eau
Source : Lahmar et Rahmouni (2008).

Il s'agit de l'une des méthodes officielles de production des huiles essentielles (Figure 1.8) [Farhat \[2010\]](#). Dans ce procédé d'extraction, le matériel végétal est soumis à l'action d'un courant de vapeur d'eau, sans étape préalable de macération. Les vapeurs, ainsi chargées en composés volatils, sont ensuite condensées puis décantées dans un essencier, conduisant à la séparation d'une phase aqueuse correspondant à l'hydrolat (HA) et d'une phase organique constituée de l'huile essentielle (HE) [Conseil de l'Europe \[2007\]](#).

L'absence de contact direct entre l'eau et la matière végétale, ainsi qu'entre l'eau et les molécules aromatiques, permet de limiter les phénomènes d'hydrolyse et de dégradation susceptibles d'altérer la qualité de l'huile essentielle. Celle-ci présente ainsi un parfum plus

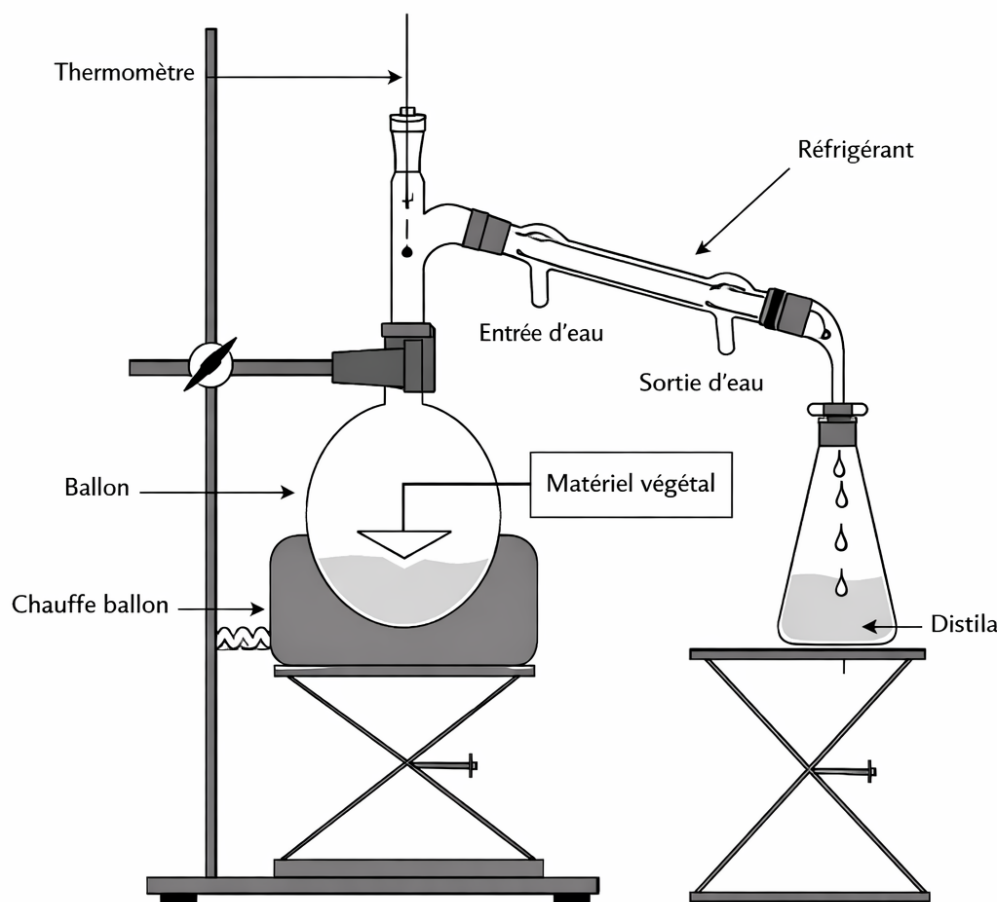


FIG. 1.9 – Schéma de l'appareil d'hydrodistillation de type Clevenger pour l'extraction des huiles essentielles

Source : Lahmar et Rahmouni (2008).

délicat, tandis que la distillation, plus régulière et plus rapide, favorise l'enrichissement en esters des fractions dites « de tête », responsables des notes aromatiques les plus volatiles.

Les fractions de tête, constituées de molécules légères et très volatiles, sont extraites en premier. Dans la majorité des cas, une durée d'environ trente minutes permet de récupérer près de 95 % des composés volatils, ce qui répond aux exigences de l'industrie et de la parfumerie, notamment pour des espèces telles que la lavande. En revanche, dans le cadre d'une utilisation en aromathérapie, la distillation est généralement prolongée afin d'assurer l'extraction complète de l'ensemble des constituants aromatiques volatils.

Extraction par Hydrodistillation

Elle consiste à immerger la matière première dans un bain d'eau et l'ensemble est porté à ébullition (Figure 1.9). Elle est généralement conduite à pression atmosphérique. La distillation peut s'effectuer avec ou sans cohobage des eaux aromatiques obtenues lors de la décantation. Ce procédé présente des inconvénients dus principalement à l'action de la va-

peur d'eau ou de l'eau à l'ébullition ; Certains organes végétaux, en particulier les fleurs, sont trop fragiles et ne supportent pas les traitements par entraînement à la vapeur d'eau et par hydrodistillation [Jouault \[2012\]](#).

Expression à froid

L'expression à froid constitue une méthode d'extraction mécanique spécifiquement destinée à l'extraction des essences volatiles localisées dans les péricarpes des agrumes, sans recours à la chaleur. Elle repose sur un traitement mécanique visant à rompre les sacs oléifères du mésocarpe, situé juste sous l'épicarpe, permettant la libération de l'essence sans modification de sa composition chimique. Initialement réalisée de manière manuelle par frottement des fruits sur des surfaces rugueuses, cette méthode présentait des rendements faibles et des pertes importantes.

Dans le but d'optimiser le rendement du procédé et de répondre à l'augmentation de la demande, l'expression à froid a été progressivement industrialisée et mécanisée au début du XX^e siècle. Le développement de machines spécialisées a permis une extraction automatique et quasi simultanée du jus et de l'huile essentielle, tout en évitant leur contact direct. L'essence est récupérée par des jets d'eau, puis séparée de la phase aqueuse par centrifugation [Haloui and Meniai \[2017\]](#).

Actuellement, l'expression à froid demeure la méthode privilégiée pour l'extraction des essences d'agrumes, la distillation étant moins appropriée en raison de l'altération qualitative qu'elle peut engendrer, notamment par la formation excessive de composés aldéhydiques sensibles à l'oxydation et à la chaleur.

Hydrodiffusion pulsée

De façon analogue à la distillation par entraînement à la vapeur d'eau, ce procédé repose sur l'utilisation de la vapeur d'eau pour entraîner les composés d'intérêt. Toutefois, contrairement à la distillation classique, la vapeur est injectée de haut en bas, à faible pression, à travers la masse végétale.

Ce mode de circulation favorise l'extraction de certaines substances non volatiles, de sorte que le produit obtenu ne peut être qualifié d'huile essentielle, mais correspond plutôt à une *essence de percolation*.

L'hydrodiffusion présente l'avantage d'une extraction plus rapide et moins coûteuse en énergie, mais au détriment de la qualité du produit final [Akgerman et al. \[1996\]](#).

Extraction au CO₂ supercritique

La technologie d'extraction au CO₂ supercritique repose sur le pouvoir solvant du dioxyde de carbone, lequel peut être modulé en fonction des conditions de pression et de température appliquées [Haloui and Meniai \[2017\]](#). À l'état supercritique, c'est-à-dire au-delà de 74 bar et

de 31° C, le CO₂ présente des propriétés physicochimiques particulières, combinant une forte diffusivité, comparable à celle d'un gaz, et une densité élevée, permettant ainsi une capacité d'extraction et de transport importante.

Le procédé d'extraction par CO₂ supercritique fonctionne en circuit fermé et comporte des dispositifs de mise sous pression (pompes) et de régulation thermique (échangeurs), afin d'amener le CO₂ au-delà de son point critique. Le produit à traiter est placé dans un extracteur traversé par un flux de CO₂ supercritique. Le fluide se charge alors en composés extraits, puis il est détendu et repasse à l'état gazeux, ce qui entraîne la séparation des composés dissous. Ces derniers sont ensuite recueillis dans un séparateur [Jouault \[2012\]](#).

Les molécules extractibles par le CO₂ supercritique sont principalement des composés peu polaires et de faible masse moléculaire, tels que les composés aromatiques, certains alcools, des esters, de nombreux pigments et des stérols. Une étude tend à montrer que cette méthode d'extraction entraîne les métaux lourds dans une proportion à peine supérieure à celle observée lors de la distillation par entraînement à la vapeur d'eau. Ce procédé conduit ainsi à l'obtention d'extraits aromatiques de haute qualité [Akgerman et al. \[1996\]](#).

1.4.4 Rendement en huile essentielle

Le rendement fait référence à la quantité d'huile essentielle extraite par rapport à la quantité de matière végétale initiale. On l'exprime généralement en pourcentage de la masse sèche (ou fraîche) de plante. Par exemple, un rendement de 1 % signifie que 100 kg de plante sèche ont donné 1 kg d'huile essentielle.

Ce rendement dépend fortement de :

- l'espèce (certaines plantes sont plus riches en huile que d'autres) ;
- la partie de plante utilisée (feuille, fleur, tige, les glandes à huile étant inégalement réparties) ;
- conditions de culture et de récolte ;
- facteurs environnementaux comme la disponibilité en eau (le stress hydrique) ou la salinité peuvent influencer le rendement : souvent, un stress modéré concentre les huiles en réduisant la biomasse plus que la quantité d'huile (donc le rendement en % de MS peut augmenter), tandis qu'un stress sévère réduit la biosynthèse des huiles et donc le rendement absolu [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

La méthode d'extraction (hydrodistillation, entraînement à la vapeur, etc.) doit être normalisée pour comparer les rendements. Dans la littérature, on trouve par exemple que la sauge officinale cultivée en conditions optimales donne un rendement autour de 1 à 2 % d'huile essentielle [Milenković et al. \[2025\]](#), le romarin environ 1–1,5 % [European Medicines Agency \[2024\]](#), l'origan 2–4 % [Kosakowska et al. \[2021\]](#), la menthe poivrée 0,5–1 % [Hudz et al.](#)

[2023], le basilic 0,1–0,5 % [Avetisyan et al. \[2017\]](#), la lavande 1–3 % [Dobрева et al. \[2024\]](#), (valeurs variables selon variétés et conditions). Le rendement est un indicateur économique crucial et un paramètre suivi dans les expérimentations agronomiques.

Un effet du stress hydrique modéré peut être d'augmenter la concentration en huile essentielle dans la plante (moins de croissance mais huile relativement préservée), comme cela a été observé dans certaines études [Formica et al. \[2024\]](#), mais si le stress devient trop fort, le rendement absolu en huile baisse du fait de la détérioration de la plante.

1.4.5 Composition chimique de l'huile essentielle

Les huiles essentielles représentent des compositions complexes et hétérogènes, constituées de nombreuses molécules organiques présentant des structures et des propriétés chimiques très variées. Ces composés sont généralement répartis en deux classes principales :

- les terpènes hydrocarbonés ;
- les composés oxygénés [Loupy \[2006\]](#), [Farhat \[2010\]](#).

Le tableau 1.2 présente les constituants les plus couramment rencontrés dans les huiles essentielles, classés selon trois critères :

- la masse moléculaire ;
- le point d'ébullition ;
- la solubilité aqueuse [Farhat \[2010\]](#).

La composition chimique détermine en grande partie les propriétés organoleptiques (odeur, arôme) et les activités biologiques (antibactérienne, antivirale, antioxydante...) de l'huile essentielle. Elle est donc un critère de qualité fondamental. Les pharmacopées et normes (ISO, AFNOR) fixent souvent des fourchettes de pourcentage pour les composés principaux afin de garantir l'authenticité d'une huile essentielle. Par exemple, la norme ISO 3515 pour l'huile essentielle de lavande vraie exige typiquement 25–38 % de linalol et 25–45 % d'acétate de linalyle, avec moins de 1 % de camphre [Schmidt \[2003\]](#). Une déviation de ces ratios peut indiquer une falsification ou une origine botanique différente.

Indices de qualité et constantes physiques

En plus de la composition chimique, on utilise classiquement en physico-chimie des huiles essentielles un certain nombre de mesures physiques simples pour caractériser une huile et vérifier son authenticité ou sa pureté. Parmi ces constantes, les plus communes sont :

- **Indice de réfraction (IR)** (mesuré à 20 °C) :

Il évalue la façon dont l'huile dévie la lumière. Chaque huile essentielle a un indice de réfraction dans une fourchette précise (par ex. environ 1,457–1,470 pour la lavande).

TAB. 1.2 – Constituants courants des huiles essentielles classés selon la famille chimique, la formule moléculaire, la température d'ébullition et la solubilité dans l'eau.

Constituant	Formule moléculaire	T _{éb} (°C)	Solubilité (g·L ⁻¹)
<i>Monoterpènes</i>			
Limonène	C ₁₀ H ₁₆	175.40	<1
Pinène	C ₁₀ H ₁₆	157.90	<1
Sabinène	C ₁₀ H ₁₆	164.00	<1
Myrcène	C ₁₀ H ₁₆	167.00	<1
γ-Terpinène	C ₁₀ H ₁₆	183.00	<1
para-Cymène	C ₁₀ H ₁₆	173.90	<1
<i>Sesquiterpènes</i>			
β-Caryophyllène	C ₁₅ H ₂₄	268.40	<1
α-Santalène	C ₁₅ H ₂₄	247.46	<1
α-Zingibérène	C ₁₅ H ₂₄	270.70	<1
β-Curcumène	C ₁₅ H ₂₄	266.00	<1
<i>Diterpènes</i>			
Phytol	C ₂₀ H ₄₀ O	335.50	<1
<i>Alcools</i>			
Géranol	C ₁₀ H ₁₈ O	229.50	0.67
Linalool	C ₁₀ H ₁₈ O	198.50	0.67
<i>Aldéhydes</i>			
Citral	C ₁₀ H ₁₆ O	210.90	2.61
Aldéhyde cuminique	C ₁₀ H ₁₂ O	254.60	0.26
<i>Cétones</i>			
Camphre	C ₁₀ H ₁₆ O	207.40	0.92
Carvone	C ₁₀ H ₁₄ O	230.50	1.60
<i>Phénols</i>			
Thymol	C ₁₀ H ₁₄ O	233.00	0.85
Eugénol	C ₁₀ H ₁₂ O ₂	255.00	2.52
<i>Esters</i>			
Acétate de néryle	C ₁₂ H ₂₀ O ₂	274.50	0.71
Acétate de linalyle	C ₁₂ H ₂₀ O ₂	220.00	0.57
<i>Oxydes</i>			
1,8-Cinéole	C ₁₀ H ₁₈ O	174.80	5.8

Une mesure hors norme peut signaler une dilution ou une altération de l'huile. Par exemple, une étude sur une huile essentielle de lavande a trouvé un IR de $1,465 \pm 0,003$, en accord avec les valeurs attendues, confirmant la pureté de l'huile [International Organization for Standardization \[2002\]](#).

- **Densité relative** (masse volumique, à 20 °C) :

Généralement mesurée par rapport à l'eau. Là encore, chaque huile a une densité typique (souvent entre 0,85 et 0,99 pour la plupart des huiles essentielles). Dans l'étude mentionnée, une densité de $0,889 \pm 0,003 \text{ g/cm}^3$ a été mesurée, correspondant aux standards de l'huile testée [International Organization for Standardization \[2002\]](#). Des écarts pourraient révéler la présence de solvants volatils ou d'huiles fixes mélangées.

- **Pouvoir rotatoire** (angle de rotation optique) :

De nombreuses huiles essentielles sont optiquement actives en raison de la présence de constituants chiraux et, d'un profil énantiomérique souvent caractéristique. Ce pouvoir rotatoire, mesuré avec un polarimètre, constitue une constante physicochimique utile dans le contrôle de l'authenticité des huiles essentielles permet de détecter par exemple une éventuelle racémisation ou l'ajout d'un composé de synthèse (qui pourrait avoir un pouvoir rotatoire nul). Par exemple, l'huile de menthe poivrée a un pouvoir lévogyre principalement dû au menthol L(-) [Aribi-Zouiouche and Couic-Marinier \[2021\]](#).

- **Indice d'acide** :

C'est un indice chimique mesurant le degré d'acidité libre de l'huile. Il correspond au nombre de milligrammes de KOH nécessaires pour neutraliser les acides libres présents dans 1 g d'huile. Pour une huile essentielle de bonne qualité, l'indice d'acide est en principe très faible (idéalement $<2 \text{ mg KOH/g}$), car les acides libres proviennent souvent d'une hydrolyse ou d'une oxydation (vieillessement de l'huile ou extraction mal contrôlée). Un indice d'acide élevé pourrait indiquer que l'huile s'est oxydée (par exemple formation d'acides carboxyliques à partir de composés terpéniques oxydés) [Wińska et al. \[2019\]](#).

- **Indice d'ester** : Il mesure le nombre de mg de KOH nécessaires pour saponifier les esters présents dans 1 g d'huile. Combiné à l'indice d'acide, il sert par exemple à évaluer la teneur en esters de certaines huiles (notamment pour la lavande, l'indice d'ester est un indicateur du taux d'acétate de linalyle). Un indice d'ester élevé atteste une richesse en esters aromatiques (souhaitable dans certaines huiles comme la bergamote, la lavande), tandis qu'une baisse peut trahir une détérioration (hydrolyse des esters en acides je cherche une reference a cette partie [Indian Pharmacopoeia Commission](#)

D'autres paramètres peuvent être contrôlés : température d'ébullition, point éclair, solubilité dans l'éthanol (par ex. une bonne huile essentielle de rose se solubilise dans deux

volumes d'éthanol à 70 °GL sans trouble), etc., mais ils sont moins fréquemment utilisés dans un contexte de recherche agronomique.

1.4.6 Facteurs influençant le rendement et la qualité des Huiles essentielles

En résumé, la qualité physico-chimique d'une huile essentielle est une notion multidimensionnelle. Un haut rendement est économiquement recherché, mais il doit s'accompagner d'une composition conforme aux usages visés (par exemple teneur minimale en principes actifs) et de constantes physiques normales garantissant l'authenticité.

Dans la littérature récente, on a déjà des indices que la sécheresse modérée peut accroître la concentration de certains composés volatils (comme le thymol dans le thym) tout en réduisant la fraction terpénographique moins résistante [Stefanakis et al. \[2024\]](#), et que la salinité peut induire des changements de profil chromatographique (par exemple plus de sesquiterpènes à fonction cétone, potentiellement par stress oxydatif) [Stefanakis et al. \[2024\]](#). L'analyse conjointe du rendement et de ces paramètres de qualité permettra de déterminer les conditions optimales (ou du moins acceptables) de culture pour préserver la valeur des huiles essentielles extraites de ces plantes médicinales sous contrainte environnementale.

1.5 Analyse chromatographique des huiles essentielles

1.5.1 Techniques et protocoles

Reconnue comme méthode de choix pour l'analyse des huiles essentielles, la chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS) représente la méthode de référence pour analyser les huiles essentielles.

Elle permet efficacement de séparer les mélanges complexes de composés volatils et d'élucider leur structure moléculaire via les spectres de masse. Les revues scientifique spécialisées sur la GC des huiles essentielles atteste que la GC-MS demeure l'outil analytique clé pour obtenir un profil chimique exploitable dans divers domaines : en agronomie (comparaison « témoin vs stress »), en contrôle qualité et en authentification [Cagliero et al. \[2022\]](#).

En fonction des besoins analytiques, la GC-MS est fréquemment combinée à la GC-FID : le détecteur FID excelle en quantification grâce à sa robustesse, sa répétabilité et sa linéarité, tandis que la MS optimise l'identification. Cette double détection s'inscrit parfaitement dans les normes et pratiques de profilage chromatographique des huiles essentielles [Micalizzi et al. \[2021\]](#).

La comparabilité des résultats entre conditions expérimentales (années, sites et traitements) nécessite une standardisation rigoureuse à deux niveaux (ensemble de la chaîne analytique, de l'échantillonnage à l'analyse GC) :

- **Préparation** : dilution dans un solvant apolaire généralement l'hexane suivis d'une injection *split* permet d'éviter la saturation du détecteur, ou l'échantillonnage HS-SPME

qui cible spécifiquement les fractions volatiles en limitant les biais liés aux solvants [El Houssine et al. \[2024\]](#).

- **Paramètres chromatographiques** : l'emploi de colonnes capillaires de polarité faible (5% phényl-polysiloxane) et/ou polaire (polyéthylène glycol), avec une programmation thermique optimisée, améliore la résolution chromatographique pour faciliter la discrimination d'isomères structuraux (thymol/carvacrol, etc.). Les recommandations actuelles soulignent l'importance d'une documentation exhaustive des paramètres analytiques : dimensions et nature de la colonne, débit du gaz vecteur, rapport de division, gradient thermique et conditions du spectromètre de masse [Cagliero et al. \[2022\]](#).
- **Référentiel normatif** : les normes ISO dédiées aux huiles essentielles (ISO 7609, ISO 11024-1/-2) encadrent la présentation des profils chromatographiques et leur comparaison aux standards, garantissent la traçabilité analytique [El Houssine et al. \[2024\]](#).

1.5.2 Identification et quantification

Identification

L'identification robuste repose sur un double critère :

- le spectre de masse (comparaison aux bibliothèques) ;
- l'indice de rétention (RI), calculé par injection d'une série de n -alcane dans des conditions analytiques identiques, selon l'équation de Van den Dool & Kratz adaptée à la programmation en température.

Cette approche méthodologique est cruciale face aux erreurs courantes : confusion entre isomères, cobtenus sur des colonnes de polarités incompatibles, ou mauvaise interprétation des données [Bizzo et al. \[2023\]](#).

L'annotation s'appuie généralement sur les bibliothèques NIST, qui intègrent à la fois des spectres de masse et des bases de données d'IR associées aux méthodes chromatographiques. La fiabilité de l'identification est significativement renforcée par l'utilisation de compilations validées d'IR spécifiques aux huiles essentielles, notamment les travaux de référence de Babushok et collaborateurs (NIST), permettant une affirmation par convergence des données spectrales (MS) et chromatographiques (IR) [Chase, M. W. Jr. and Davies, C. A. and Downey, J. R. Jr. and Frurip, D. J. and McDonald, R. A. and Syverud, A. N. \[2011\]](#).

Quantification

La majorité des études sur les PAM privilégie une quantification relative par normalisation des aires chromatographiques. Cette approche fournit un profil compositionnel utile pour les comparaisons qualitatives, sans toutefois permettre l'accès aux concentrations absolues.

Pour une quantification plus solide adaptée aux études comparatives (stress vs témoin), deux approches sont recommandées : standard interne + facteurs de réponse (privilégiée en GC–FID pour sa robustesse quantitative), ou l'établissement de courbes d'étalonnage ciblées pour les composés d'intérêt (GC–MS en mode d'acquisition optimisé) [Begnaud and Chain-treau \[2016\]](#). Les bonnes pratiques de quantification en matrices complexes et l'intérêt des facteurs de réponse sont discutés dans la littérature méthodologique.

Des protocoles validées (linéarité, précision, LOD/LOQ) existent pour la quantification de terpènes majeurs, et servent de modèles pour structurer l'assurance qualité [Joy et al. \[2025\]](#).

1.5.3 Caractérisation de la variabilité chimique des huiles essentielles

La majorité des études sur les PAM privilégie une quantification relative par normalisation des aires chromatographiques. Cette approche fournit un profil compositionnel utile pour les comparaisons qualitatives, sans toutefois permettre l'accès aux concentrations absolues.

Pour une quantification plus solide adaptée aux études comparatives (stress vs témoin), deux approches sont recommandées : standard interne + facteurs de réponse (privilégiée en GC–FID pour sa robustesse quantitative), ou l'établissement de courbes d'étalonnage ciblées pour les composés d'intérêt (GC–MS en mode d'acquisition optimisé) [Begnaud and Chain-treau \[2016\]](#). Les bonnes pratiques de quantification en matrices complexes et l'intérêt des facteurs de réponse sont discutés dans la littérature méthodologique.

Des protocoles validées (linéarité, précision, LOD/LOQ) existent pour la quantification de terpènes majeurs, et servent de modèles pour structurer l'assurance qualité [Joy et al. \[2025\]](#).

Cette variabilité chimique s'observe concrètement dans le contexte algérien, où les populations spontanées révèlent l'existence de profils multiples correspondant à des formes chimiques différenciées. Cette diversité est notamment documentée en Algérie de l'Est ; par exemple : *Rosmarinus officinalis* y présente au minimum deux chimiotypes contrastés, l'un dominé par le 1,8-cinéole, soit par un assemblage α -pinène/camphre/camphène [Benomari et al. \[2023\]](#).

1.6 Changements climatiques et impacts sur l'agriculture du Nord-Est algérien

Dans les régions méditerranéennes semi-arides, et en particulier dans le Nord-Est algérien, **les réponses physiologiques et métaboliques des plantes aux contraintes hydrique et salin** décrits précédemment s'intègrent dans un contexte de **changement climatique**, particulièrement marqué par une accentuation du déficit hydrique et l'élévation de l'évapotranspiration.

Le Nord-Est algérien, caractérisé par une forte irrégularité interannuelle des précipitations, connaît une intensification des contraintes climatiques : élévation des températures, prolongation des séquences sèches et diminution de la pluviométrie, conduisant à une accentuation du déficit hydrique et une fragilisation des systèmes de production agricole. Ces

changements climatiques exercent une pression croissante sur l'agriculture, affectant les rendements, la disponibilité des ressources hydriques et amplifiant les risques de stress thermique et salin, avec des conséquences directes sur la conduite des cultures. Dans ce contexte, les plantes médicinales et aromatiques (PMA) constituent à la fois une ressource économique stratégique et un compartiment sensible, car leurs performances agronomiques et leur qualité phytochimique peuvent être significativement altérées par les contraintes climatiques [Climate and Development Knowledge Network \(CDKN\), African Climate and Development Initiative, SouthSouthNorth, Overseas Development Institute \(ODI\) \[2022\]](#).

1.6.1 Changements climatiques en Afrique du Nord : contexte général et enjeux agricoles

L'Afrique du Nord, positionnée à l'interface Méditerranée–Sahara, est distinguée par une irrégularité importante interannuelle des précipitations et une dépendance structurelle des systèmes de production agricoles à la recharge hivernale. Dans ce contexte, les études récentes mettent en évidence une intensification des épisodes de sécheresse, induit par la combinaison entre un déficit pluviométrique et une augmentation de la demande évaporative de l'atmosphère. Entraînant ainsi une intensification du stress hydrique au sein des agroécosystèmes et fragilisant ainsi la sécurité hydrique et alimentaire [Tanarhte et al. \[2024\]](#).

Parallèlement, le bassin méditerranéen, incluant l'Afrique du Nord, est reconnu comme un point chaud (*hotspot*) du changement climatique, caractérisé par un réchauffement plus prononcé que la moyenne mondiale et par une aridification progressive à l'échelle régionale. Ces évolutions engendrent une cascade d'impacts sur les systèmes agricoles méditerranéens, notamment :

- une diminution de la disponibilité des ressources hydriques ;
- une intensification des besoins en irrigation ;
- une instabilité interannuelle des rendements culturels, associée à une accentuation de la dégradation des sols [Cos et al. \[2022\]](#).

Cette région présente une succession d'étages bioclimatiques marquée, organisée selon un gradient sud–nord et des basses vers les hautes altitudes, s'étendant du climat hyper-aride du cœur saharien jusqu'aux reliefs côtiers humides caractérisant les massifs littoraux. Les classifications bioclimatiques d'Emberger et du PNUD distinguent ainsi cinq étages principaux :

- hyper-aride (désert saharien) ;
- aride ;
- semi-aride ;

- sub-humide ;
- humide [Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement \(Algérie\) \[2016\]](#).

Les projections indiquent que l'Afrique du Nord sera l'une des régions du globe les plus fortement impactées en termes d'augmentation de la température moyenne et de diminution relative des pluies [World Bank \[2021\]](#).

D'après les modèles climatiques, les côtes méditerranéennes de l'Afrique du Nord pourraient recevoir environ 10 à 20 % de précipitations en moins dans un scénario de réchauffement de +2 °C par rapport à l'ère préindustrielle, et jusqu'à 50 % de pluie en moins dans un scénario à +4 °C d'ici la fin du siècle [World Bank \[2021\]](#).

Ces changements climatiques se traduiront inévitablement par un déplacement des étages bioclimatiques : les étages humides et sub-humides vont se rétracter vers les zones d'altitude ou disparaître localement, tandis que les étages semi-arides et arides progresseront vers le nord et en altitude. On observe d'ores et déjà des signes de ce déplacement. Par exemple, dans les zones steppiques algériennes à la lisière du Sahara, la végétation typique de la steppe aride (*Stipa tenacissima*, *Artemisia herba-alba*) gagne du terrain vers le nord au détriment des matorrals méditerranéens, en lien avec une pluviométrie en déclin sur les dernières décennies [Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement \(Algérie\) \[2016\]](#).

Ainsi, les conséquences écologiques attendues de ce glissement bioclimatique incluent une perte de biodiversité (disparition d'espèces des milieux humides/sub-humides, migration altitudinale insuffisante), des modifications des paysages végétaux (régression des forêts de chêne, cèdre, etc. et extension des formations steppiques épineuses), et une aggravation des problèmes agro-pastoraux (réduction des parcours, moindre recharge des nappes, etc.) [Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement \(Algérie\) \[2016\]](#).

1.6.2 Analyse rétrospective et prospective des paramètres climatiques

L'analyse rétrospective des paramètres climatiques sur une période étendue (1950–2023) constitue une étape fondamentale pour caractériser objectivement l'évolution du climat et établir des liens avec les contraintes agroclimatiques (déficit hydrique, demande évaporative, occurrence d'événements extrêmes). Sur le plan méthodologique, l'approche la plus rigoureuse repose sur la combinaison de :

- observations météorologiques *in situ* issues des stations (réseau ONM, stations hydro-météorologiques) ;
- données spatialisées permettant de combler les discontinuités temporelles et d'assurer la cohérence spatiale à l'échelle régionale.

À cet égard, la réanalyse atmosphérique ERA5 fournit un enregistrement continu depuis 1950 ; elle constitue ainsi une base de données de référence, homogène, pour la construction de séries climatiques comparables entre différentes sous-régions [Hersbach et al. \[2020\]](#).

Parallèlement, les bases de données spatiales à maille régulière de type CRU TS (Climatic Research Unit Time Series), représentent une référence couramment utilisée pour les analyses et études climatiques aux échelles nationale et régionale. Ces jeux de données offrent une documentation scientifique approfondie sur la méthodologie de construction et les protocoles de contrôle qualité appliqués aux champs climatiques (température, précipitations, variables dérivées) [Harris et al. \[2020\]](#).

Sur le plan méthodologique, le traitement des séries climatiques (températures extrêmes, précipitations, humidité relative, vent, rayonnement, etc.) est généralement structuré en trois étapes :

1. contrôle qualité visant à détecter les données aberrantes et à identifier d'éventuelles ruptures temporelles ;
2. homogénéisation afin de repérer les discontinuités liées, par exemple, aux changements de station ou d'instrumentation ;
3. analyses statistiques temporelles des tendances et de la variabilité interannuelle.

Pour la détection des tendances, les approches non paramétriques (notamment le test de Mann–Kendall (en tenant compte de l'autocorrélation sérielle) couplé à l'estimateur de pente de Sen) constituent les outils statistiques les plus utilisés dans la littérature scientifique récente, y compris dans le contexte algérien. Une analyse multi-échelle (annuelle, saisonnière et mensuelle) est recommandée, car certaines anomalies ou signaux climatiques, tels que la sécheresse estivale, ne sont pas nécessairement détectables à l'échelle annuelle [Merabti et al. \[2023\]](#).

Enfin, l'étude des extrêmes climatiques (indices de chaleur, précipitations intenses) permet d'évaluer le risque combiné entre aridification et événements extrêmes [Babaousmail et al. \[2022\]](#).

1.6.3 Focus Nord-Est algérien

Dans le Nord-Est algérien, la variabilité climatique est fortement structurée par le gradient littoral–montagne–intérieur ainsi que par l'altitude, générant des signaux contrastés selon les stations et les saisons [Boudiaf et al. \[2021\]](#).

Concernant la pluviométrie, une étude menée sur 16 séries annuelles (1982–2019), à l'aide de l'*Innovative Trend Analysis*, met en évidence des tendances non uniformes selon les classes de précipitation : dans certaines stations, le risque de séquences sèches tend à augmenter pour les faibles cumuls, tandis que la probabilité de précipitations intenses s'accroît pour les classes élevées, avec des implications directes sur l'érosion et la recharge hydrique.

Globalement, l'étude conclut à une tendance à l'augmentation des précipitations sur l'aire étudiée, en lien avec l'orographie et la dynamique hivernale [Hamitouche et al. \[2024\]](#).

L'analyse de l'évapotranspiration de référence (ET_0) (1901–2018 ; CRU TS complété par 48 stations) indique une augmentation significative, particulièrement en été (juin–août), et plus marquée dans la partie orientale. Pour le Nord-Est, cela implique :

1. des besoins hydriques accrus ;
2. une extension du stress hydrique au printemps et en été ;
3. un risque amplifié de salinisation au niveau racinaire dans un contexte d'irrigation intensifiée et de ressources en eau limitées [Bouregaa \[2024\]](#).

1.6.4 Recomposition des étages bioclimatiques : vers une aridification croissante

En Afrique du Nord, la recomposition des étages bioclimatiques s'inscrit dans le processus régional de réchauffement climatique et dans l'aggravation du déficit hydrique, caractéristiques du hotspot ?? méditerranéen où les scénarios climatiques récents démontrent un dessèchement et d'une progression estivale du réchauffement. Cette évolution se traduit spatialement par un glissement des limites bioclimatiques vers l'aridité : régression des zones historiquement subhumides et humides au profit d'une extension des classes semi-arides et arides, processus particulièrement prononcé dans les secteurs intérieurs et les zones de transition steppiques [Cos et al. \[2022\]](#).

En Algérie septentrionale, l'analyse convergente de plusieurs indices bioclimatiques (De Martonne, Pinna, UNEP, Emberger) mettent en évidence une tendance marquée à l'aridification au cours des récentes décennies. L'analyse des évolution spatio-temporelles de l'aridité (1980–2018) révèle une progression des conditions aride et une amplification de la sensibilité hydroclimatique dans les régions historiquement déficitaires [Derdous et al. \[2020a\]](#).

Similairement, une classification de l'aridité appliquée au Nord algérien indiquent que la dynamique climatique ne se traduit pas par une simple diminution homogène des précipitations, mais résulte d'un faisceau de modifications associant variabilité pluviométrique accrue, augmentation des températures et altération des régimes saisonniers, provoquant une migration et un réajustement des seuils bioclimatiques utilisés pour la délimitation des étages [Derdous et al. \[2020b\]](#).

Ce processus de recomposition est fortement amplifiée par l'élévation de la demande évaporative. À l'échelle du territoire nationale, les tendances récentes indiquent une augmentation significative de l' ET_0 dans la majorité des stations, avec un signal particulièrement plus intense dans l'Est, accentuant le déficit hydrique des agrosystèmes et contribuant à l'extension fonctionnelle des conditions semi-arides [Bouregaa \[2024\]](#).

Les conséquences hydrologiques associées (baisse du ruissellement, modification de l'évapotranspiration réelle et du bilan hydrique) confirment que l'aridification dépasse la dimen-

sion climatique et induit une redistribution des ressources hydriques disponibles pour les sols et la végétation [Aieb et al. \[2022\]](#).

Enfin, le Nord-Est algérien illustre cette trajectoire d'aridification associée à la dégradation des couvertures végétales et à l'accroissement de la vulnérabilité des terres, comme en témoignent les travaux de cartographie de la sensibilité à la désertification intégrant indices d'aridité et indicateurs de végétation [Mihi et al. \[2022\]](#).

1.6.5 Cascade d'impacts sur les ressources et les agrosystèmes

Les mutations climatiques observées en Afrique du Nord, au sein du hotspot méditerranéen, résultent d'une conjonction de l'élévation thermique et la demande évapotranspirative et la variabilité pluviométrique. Cette évolution amplifie les sécheresses et intensifie la pression sur les ressources hydrique et les sols, affectant en cascade les systèmes agricoles : rendements instables, accroissement des besoins hydriques, et le processus de dégradation des terres [Cos et al. \[2022\]](#).

Stress hydrique et disponibilité de l'eau

Pour l'Est algérien (incluant le Nord-Est), l'approche multicritère de la sécheresse mobilisant plusieurs indices (SPI, RDI, PDSI/MedPDSI) souligne une forte variabilité spatio-temporelle et confirment la pertinence méthodologique d'utiliser des indices combinant précipitations et demande évaporative (via l' ET_0 FAO-56) pour caractériser plus précisément les contraintes hydriques agrosystèmes [Merabti et al. \[2023\]](#).

Sur le plan agro-hydrologique, cette contrainte se manifeste par : une diminution de la disponibilité en eau de surface et de la recharge des ressources, une intensification de la concurrence entre les divers usages (eau potable, irrigation, industrie), et une exposition accrue aux déficits d'irrigation en périodes phénologiquement sensibles (montaison-floraison-remplissage pour de nombreuses cultures). À l'échelle nord-africaine, des travaux de synthèse récente soulignent que l'impact des sécheresses sont renforcés par des facteurs anthropiques (croissance de la demande, surexploitation, gouvernance), ce qui accroît la vulnérabilité des systèmes agricoles, notamment en zones semi-arides [Tanarhte et al. \[2024\]](#).

Dégradation édaphique

Le stress hydrique et la variabilité pluviométrique renforcent plusieurs mécanismes de dégradation des sols : baisse de la couverture végétale (augmentant la vulnérabilité à l'érosion), apparition de croûtes superficielles, la diminution de la stabilité structurale et érosion progressive de la fertilité. Dans le Nord-Est algérien, l'érosion hydrique présente un mécanisme majeur de dégradation. Une étude sur le bassin versant du Mafragh (Nord-Est), basée sur l'USLE intégrée au SIG, indique l'existence des zones à risque d'érosion modéré à sévère,

et met en évidence l'utilité de cartes pratiques pour guider l'aménagement et la protection des sols [Medjani et al. \[2023\]](#).

À l'échelle du bassin versant de la Seybouse (Nord-Est algérien), l'analyse des impacts des changements d'occupation des sols (LULC) sur processus érosifs montre que les évolutions d'usage (déforestation, extension urbaine, agriculture sur pentes.) amplifient la sensibilité à l'érosion et altèrent la répartition spatiale des pertes édaphiques, en interaction directe avec la variabilité climatique (précipitations extrêmes, alternance sec/humide) [Bouzeria et al. \[2023\]](#). Le processus de dégradation édaphique peut s'intensifier en contexte irrigué lorsque la qualité de l'eau est altérée (charge saline, teneur en sodium, contaminants), notamment en cas de drainage déficient. Dans le Nord-Est algérien (région Mila-Constantine), une étude portant sur des sols irrigués par l'eau du barrage de Beni Haroun met en évidence une hausse des indicateurs de sodification et de salinisation (ESP, SAR), signalant le risque de salinisation/sodification à long terme, pouvant altérer la structure, limiter l'infiltration et amplifier la sensibilité au stress hydrique [Bouaroudj et al. \[2024\]](#).

1.6.6 Réponses des plantes médicinales et aromatiques aux contraintes climatiques

Les plantes aromatiques et médicinales (PAM) se différencient des cultures traditionnelles par la nature de l'objectif de leur production : non seulement de la biomasse, mais l'objectif réside principalement dans la concentration des métabolites secondaires (huiles essentielles, polyphénols, terpènes) qui déterminent leur valeur économique et leur activité biologique. Face aux stress abiotique, les (PAM) adoptent une stratégie adaptative se traduisant par une plasticité métabolique caractérisée par un compromis physiologique privilégiant le maintien, voire la stimulation, de certaines voies de biosynthèse des composés d'intérêt au détriment de la croissance végétative, particulièrement sous stress modéré [Emami Bistgani et al. \[2024c\]](#).

Les synthèses met en évidence que : l'intensité et la durée du stress, le stade phénologique et le génotype conditionnent la nature de la réponse (variation du rendement en huile essentielle, modification du profil chimique). Les PAM présentent ainsi un potentiel stratégique pour les systèmes agricoles méditerranéens et les zones marginales, sous réserve de définir des seuils de stress "acceptable" selon le concept d'hormèse et d'adapter des pratiques techniques (irrigation déficitaire contrôlée, sélection variétale, biostimulants) [Formica et al. \[2025\]](#).

En synthèse, le changement climatique en Afrique du Nord va profondément remodeler la carte bioclimatique de la région, avec un déplacement des étages vers des conditions plus arides. Les zones actuellement favorables à nombre de plantes médicinales pourraient devenir limitantes, imposant des adaptations agronomiques. Déjà, il est souligné que l'Afrique du Nord subit de façon disproportionnée les effets du réchauffement planétaire alors qu'elle ne contribue qu'à 2–3 % des émissions de gaz à effet de serre [World Meteorological Organization \[2022\]](#).

Plasticité phytochimique et qualité des huiles essentielles

La plasticité phytochimique désigne la capacité des PAM à ajuster quantitativement et qualitativement leur rendement en huiles essentielles selon les conditions environnementales. Cette plasticité revêt une importance cruciale dans le contexte des changements climatiques : un même taxon peut maintenir une biomasse satisfaisante tout en produisant une essence au profil différent (variation des teneurs en monoterpènes, sesquiterpènes et dérivés oxygénés), avec des conséquences sur les propriétés organoleptiques, de la bioactivité et la conformité aux normes de qualité. Les synthèses bibliographiques indiquent que des stress modérés peuvent stimuler la biosynthèse et/ou concentrer certains constituants, alors que des stress sévères entraînent typiquement une réduction de la productivité totale et une déstabilisation du profil métabolique [Formica et al. \[2025\]](#).

Sur le plan mécanistique, ces modifications phytochimiques s'expliquent par la régulation transcriptionnelle et post-traductionnelle des voies de biosynthèse terpéniques (MEP et MVA), par la modulation de l'expression de gènes codant pour les enzymes clés (terpène-synthases, monooxygénases à cytochrome P450) et par les réorientations du flux carboné en condition de stress abiotique. Des travaux fondamentaux ont notamment caractérisé les principales étapes enzymatiques impliquées dans la biosynthèse de composés phénoliques typiques des Lamiacées (thymol, carvacrol), indiquant l'existence de cibles enzymatiques sensibles aux facteurs environnementaux et potentiellement améliorables par sélection génétique [Krause et al. \[2021\]](#).

Enfin, il faut distinguer entre plasticité phénotypique (réponse d'un génotype donné à des conditions variables) et l'adaptation génétique locale (différenciation génotypique), des essais comparatifs de populations cultivées en conditions révèlent que la variabilité du chimiotype des huiles essentielles peut découler des deux processus. Ce qui renforce l'intérêt d'une sélection de génotypes adaptés aux stress du NE algérien et d'une standardisation des conditions de culture/récolte [Ninčević Runjić et al. \[2025\]](#).

Les enjeux pour les prochaines décennies incluent l'adaptation des systèmes agricoles (dont les cultures de plantes aromatiques) à ces nouvelles normes climatiques, la conservation *in situ* des plantes endémiques menacées par la contraction de leur niche bioclimatique, et la gestion durable de la ressource en eau. Les travaux de recherche, tels que ceux entrepris dans cette thèse, s'inscrivent donc dans un contexte où la compréhension des interactions stress climatique plante production de métabolites est essentielle pour anticiper et atténuer l'impact du changement global sur les plantes d'intérêt médicinal.

Matériels et méthodes

Chapitre 2

Matériels et méthodes

Résumé

*Ce chapitre décrit l'ensemble du dispositif expérimental et des approches analytiques mis en œuvre pour évaluer la réponse de six espèces de Lamiacées (lavande, menthe poivrée, basilic, origan, romarin et sauge) aux stress hydrique et salin, ainsi que leur potentiel de valorisation via le rendement en huiles essentielles. L'essai a été conduit en serre selon un plan en blocs complets randomisés, généré sous R (avec graine de reproductibilité), en tenant compte des hétérogénéités spatiales, notamment d'un gradient lumineux intégré au dispositif de blocage. Les traitements ont été attribués aléatoirement au sein des blocs, et la position des pots a été régulièrement ajustée par rotation afin de limiter les biais de position. Des espèces indicatrices sensibles (*Lactuca sativa*) ont été incluses comme références, et la gestion de la mortalité a été organisée de manière à préserver l'intégrité du plan expérimental.*

Le stress hydrique a été appliqué par contrôle gravimétrique et suivi quotidien de l'humidité du sol à l'aide de sondes TDR, selon des niveaux définis en pourcentage de la capacité au champ, déterminée expérimentalement. Le traitement a été maintenu sur une durée suffisante pour distinguer acclimatation et réponses aiguës. Le stress salin a été induit par l'application périodique de solutions de NaCl à plusieurs concentrations, et les mesures ont été réalisées de manière standardisée aux temps clés (jours 0, 7, 14 et 21) et à une plage horaire fixe afin de réduire les variations diurnes. Les paramètres mesurés concernent principalement la croissance, la biomasse, la matière sèche et le rendement en huiles essentielles, ce dernier étant obtenu par hydrodistillation (type Clevenger) avec un protocole de contrôle qualité (répétabilité, récupération, blancs et prévention des contaminations croisées).

L'analyse des données repose sur une double approche : des méthodes statistiques classiques (tests de normalité, homogénéité, ANOVA à un ou deux facteurs avec comparaisons multiples, tests non paramétriques si nécessaire, corrélations et tailles d'effet) et une modélisation bayésienne hiérarchique visant à quantifier l'incertitude et à intégrer la variabilité interspécifique. Les distributions a priori ont été définies à partir de la littérature et évaluées par analyse de sensibilité. Enfin, la mortalité observée sous stress sévère a été traitée comme

un mécanisme informatif (données manquantes non aléatoires) à travers une modélisation conjointe en deux étapes (survie puis rendement conditionnel), avec inférence MCMC et vérification rigoureuse de la convergence et de la performance du modèle.

Introduction

La culture moderne des PMA fait face à des défis supplémentaires liés aux facteurs de stress abiotiques, notamment la sécheresse et la salinité, qui limitent la croissance, le rendement et la production de métabolites. Comprendre les réponses adaptatives des plantes dans ces conditions est crucial pour développer des stratégies de culture sur des terres marginales et renforcer la résilience face au changement climatique [Lazarević et al. \[2023\]](#).

La famille des Lamiacées, incluant des genres tels que *Lavandula*, *Rosmarinus*, *Origanum*, *Salvia* et *Mentha × piperita*, constitue un modèle idéal pour intégrer la recherche ethnobotanique et physiologique. Ces espèces, riches en huiles essentielles et en métabolites secondaires, sont traditionnellement utilisées dans les cultures méditerranéennes et présentent des caractéristiques associées à la tolérance à la sécheresse et à la salinité. Cependant, les évaluations systématiques des Lamiacées d'Afrique du Nord dans des conditions de stress abiotique contrôlées restent limitées.

Alors que des systèmes médicaux traditionnels comme l'Ayurveda et la médecine traditionnelle chinoise (MTC) illustrent comment le savoir ethnopharmacologique peut guider la découverte de médicaments [Atanasov et al. \[2015\]](#), des approches intégratives similaires demeurent rares en Afrique du Nord. Combiner la documentation ethnobotanique avec l'évaluation expérimentale des stress offre un cadre robuste pour identifier des plantes médicinales résilientes et à forte valeur ajoutée, contribuant à la préservation culturelle, à la durabilité écologique et au développement de solutions de santé fondées sur des produits naturels [Robinson and Zhang \[2011\]](#).

Cette étude a été menée dans la wilaya d'El Tarf (nord-est de l'Algérie), à travers cinq communes : Oum Teboul, El Tarf, Bouhadjar, El Chatt et Lac des Oiseaux. Elle combine des enquêtes ethnobotaniques avec une évaluation expérimentale de la tolérance au stress abiotique chez des espèces de la famille des Lamiacées. Les objectifs de cette étude sont les suivants :

1. inventorier les plantes médicinales et aromatiques utilisées par les populations locales et documenter leurs usages traditionnels ainsi que les méthodes de préparation ;
2. évaluer les réponses physiologiques des Lamiacées sélectionnées à la sécheresse et à la salinité en conditions de serre, à l'aide d'indicateurs morphologiques et biométriques ;
3. extraire et quantifier les huiles essentielles en conditions de stress afin d'évaluer les variations de rendement et le potentiel de valorisation.

Nous avons formulé les hypothèses suivantes :

- H1 les espèces les plus fréquemment citées lors de l'enquête ethnobotanique présenteront une plus grande tolérance à la sécheresse et à la salinité ;

H2 un stress modéré (75 % de la capacité au champ ou 50 mM de NaCl) stimulerait la production d'huiles essentielles, augmentant les rendements de 10 à 30 % ;

H3 les sous-arbrisseaux méditerranéens (*Lavandula*, *Rosmarinus*) montreraient une plus grande xérotolérance que les espèces herbacées (*Ocimum*, *Mentha*).

Cette étude fournit une base scientifique pour la culture durable et la valorisation des Lamiacées d'Afrique du Nord, soutenant les stratégies d'adaptation au changement climatique et offrant des pistes essentielles pour le criblage futur de composés bioactifs pertinents dans la lutte contre la RAM.

2.1 Zone d'étude : province d'El Tarf (Nord-Est de l'Algérie)

La wilaya d'El Tarf (36° 45' N, 8° 18' E) est située à l'extrême nord-est de l'Algérie, bordée à l'est par la Tunisie et au nord par la mer Méditerranée [Office National des Statistiques \(ONS\) \[2020\]](#). Couvrant environ 2 900 km², elle représente l'une des régions les plus écologiquement diversifiées du pays, abritant une mosaïque riche d'écosystèmes, incluant des lagunes côtières et des zones humides d'importance écologique, dont plusieurs sont classées sites Ramsar (par exemple, le Lac des Oiseaux, classé en 1999; Garâet El Tarf, classé en 2004) [Ramsar Convention Secretariat \[2021\]](#); des plaines agricoles fertiles, dont la surface cultivée s'est accrue de plus de 15 % au cours des deux dernières décennies en raison de l'intensification [Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural \(MADR\) \[2019\]](#); et de vastes zones forestières dominées par le chêne-liège (*Quercus suber*), le pin maritime (*Pinus pinaster*) et un maquis méditerranéen dense.

La province présente une variation topographique notable, allant des plaines côtières situées à moins de 20 m au-dessus du niveau de la mer jusqu'aux collines intérieures dépassant 700 m [Agence Nationale des Ressources Hydrauliques \(ANRH\) \[2018\]](#). Cette diversité géomorphologique favorise la coexistence de zones écologiques méditerranéennes et subméditerranéennes, générant une grande diversité de communautés végétales dans la région.

Le climat est typiquement méditerranéen subhumide, caractérisé par des hivers doux et humides et des étés chauds et secs [Agence Nationale de Météorologie \(ANM\) \[2022\]](#). Les précipitations annuelles moyennes varient entre 600 et 900 mm, tombant principalement d'octobre à mars, avec une variabilité interannuelle élevée (jusqu'à 30 % d'écart), et des sécheresses estivales marquées de juin à septembre, période pendant laquelle les précipitations sont souvent quasi nulles [Agence Nationale de Météorologie \(ANM\) \[2022\]](#). Les températures moyennes sont d'environ 12°C en hiver (janvier) et atteignent environ 26°C en été (août) [Agence Nationale de Météorologie \(ANM\) \[2022\]](#).

Ces conditions, en particulier le stress hydrique sévère dû aux longues périodes sèches et à la variabilité des précipitations, exercent des pressions abiotiques significatives sur la végétation, faisant de cette région un laboratoire naturel pertinent pour étudier la résilience des plantes face aux stress liés au climat.

Le choix de la wilaya d'El Tarf 2.1 comme zone d'étude se justifie par son statut de point chaud majeur de la biodiversité en Algérie [International Union for Conservation of Nature \(IUCN\) \[2015\]](#), reconnu pour sa richesse en plantes vasculaires (environ 1 200 espèces) [Quézel and Santa \[1962\]](#) et ses habitats écologiquement précieux, y compris des zones humides inscrites sur la liste Ramsar [Ramsar Convention Secretariat \[2021\]](#).

La diversité des écosystèmes et le climat méditerranéen de la région offrent un cadre idéal pour explorer la résilience des plantes médicinales et aromatiques face aux stress abiotiques liés au climat (par exemple, la sécheresse et les extrêmes thermiques), ainsi qu'aux impacts anthropiques.

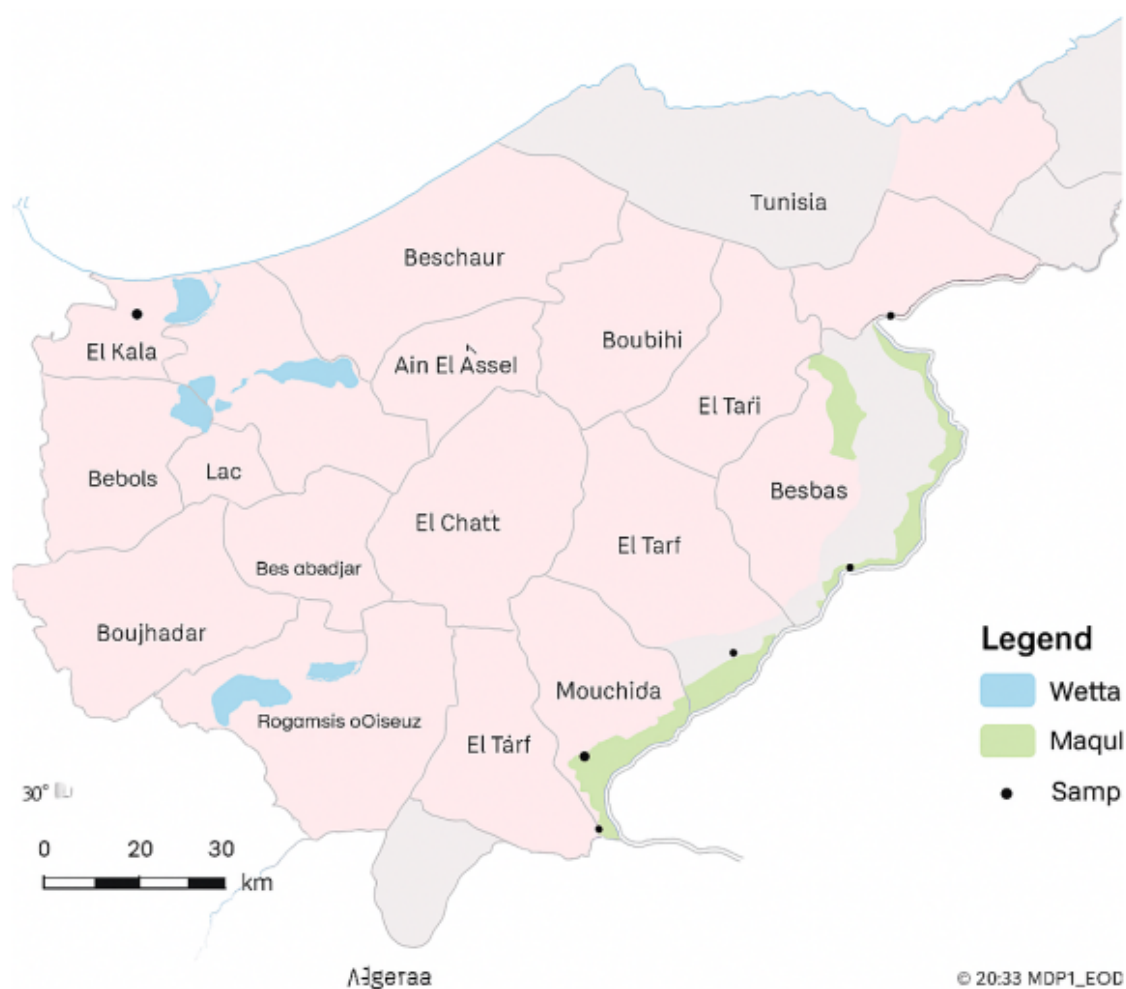


FIG. 2.1 – Carte géographique de la wilaya d'El Tarf, au nord-est de l'Algérie (coordonnées : 36° 30'–37° 00' N, 7° 45'–8° 45' E; échelle : 1:250 000). Les principales communes (étiquettes en noir), les réseaux hydrologiques (lignes bleues), les limites administratives (lignes en pointillés) et les zones forestières (ombrage vert) sont représentées. Les sites d'échantillonnage des cinq communes sont indiqués par des marqueurs rouges. Carte réalisée avec QGIS.

En outre, les pressions humaines croissantes, telles que l'expansion agricole (augmentation de 15 % au cours des deux dernières décennies) [Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural \(MADR\) \[2019\]](#).

L'urbanisation (densité de population d'environ 150 habitants/km², avec un taux de croissance de 10 % depuis 2010) [Office National des Statistiques \(ONS\) \[2020\]](#) et la dégradation des zones humides (par exemple, une perte de 20 % des surfaces humides due au drainage) [Ramsar Convention Secretariat \[2021\]](#), soulignent l'urgence de la conservation et de la recherche ethnobotanique. Le savoir traditionnel reste fortement enraciné au sein des communautés locales, où l'agriculture et la pêche constituent les principales activités économiques.

L'étude a été menée de 2020 à 2022, avec un échantillonnage centré sur cinq communes : Oum Teboul, El Tarf, Bouhadjar, El Chatt et Lac des Oiseaux, sélectionnées pour représenter les gradients écologiques de la wilaya. Ces sites incluent des zones humides côtières (El Chatt et Lac des Oiseaux), des plaines agricoles (Bouhadjar), ainsi que des collines forestières pré littorales (Oum Teboul et El Tarf). Les critères de sélection ont mis l'accent sur la diversité des écosystèmes, l'accessibilité et l'usage ethnobotanique rapporté. Le travail de terrain a consisté en des transects systématiques et des entretiens communautaires, menés au printemps et en automne, périodes propices à une identification optimale des plantes.

TAB. 2.1 – Résumé des communes échantillonnées dans la wilaya d'El Tarf, incluant le type d'écosystème, l'altitude, les principales activités économiques et la population approximative (données de [Office National des Statistiques \(ONS\) \[2020\]](#)).

Commune	Type d'écosystème	Altitude (m)	Activités principales	Population
Oum Teboul	Collines forestières	200–500	Foresterie, agroforesterie	15 000
El Tarf	Urbain–forêt mixte	50–200	Administration, agriculture	25 000
Bouhadjar	Plaines agricoles	<50	Agriculture intensive	18 000
El Chatt	Zones humides côtières	<20	Pêche, tourisme	12 000
Lac des Oiseaux	Lagunes humides	<10	Conservation, écotourisme	8 000

2.2 Enquête ethnobotanique

2.2.1 Collecte des données (questionnaires structurés) et considérations éthiques

Un total de 1 000 questionnaires structurés a été administré lors d'entretiens en face-à-face (200 par commune ; voir Tableau 2.1). Les répondants représentaient un large éventail de

la société civile, incluant des médecins, herboristes, pharmaciens, guérisseurs traditionnels, femmes au foyer, agriculteurs, fonctionnaires, personnes sans emploi et étudiants, avec des âges allant de 20 à plus de 80 ans.

Avant chaque entretien, un consentement éclairé oral a été obtenu, conformément aux principes de la Déclaration d'Helsinki. L'évaluation éthique a été dispensée, en raison du caractère non invasif des enquêtes ethnobotaniques fondées sur le consentement oral. Les entretiens ont duré en moyenne 30 à 45 minutes.

Les questionnaires ont permis de documenter les éléments suivants :

1. Profil de l'informateur (âge, sexe, profession, niveau d'éducation) ;
2. Données ethnopharmacologiques, notamment les noms vernaculaires des plantes, les parties utilisées, les périodes de récolte, les modes de préparation, les maladies traitées et les sources des plantes ;
3. Fréquence d'utilisation.

La fiche d'enquête (questionnaire structuré) utilisée pour l'échantillonnage est présentée dans (Figure 2.2).

Des spécimens végétaux ont été collectés progressivement tout au long de la période d'enquête, parfois avec l'assistance directe des informateurs pour l'identification *in situ* des plantes.

2.2.2 Identification botanique des espèces citées et collecte d'échantillons

L'identification botanique a été réalisée à l'aide de flores régionales et confirmée par comparaison avec des spécimens d'herbier conservés à l'Université d'El Tarf. Des spécimens de référence ont été déposés sous les numéros ET-2022-001 à ET-2022-040.

2.3 Conditions expérimentales en serre (stress hydrique et salin)

2.3.1 Matériel végétal

La sélection des espèces végétales s'est appuyée sur trois indicateurs ethnobotaniques quantitatifs largement reconnus dans ce type d'étude, à savoir la fréquence relative de citation (FRC), la valeur d'usage (VU) et le facteur de consensus des informateurs (FCI). L'utilisation conjointe de ces trois indices a permis d'éviter une sélection fondée uniquement sur la fréquence de mention, en intégrant également la polyvalence des usages et le degré de convergence des savoirs locaux autour des propriétés attribuées à chaque espèce. Cette approche a permis d'établir une base de sélection plus robuste, mieux adaptée à l'identification des espèces présentant à la fois une forte pertinence culturelle et un intérêt expérimental élevé.

FICHE D'ENQUÊTE ETHNOBOTANIQUE	
Informations sur l'informateur	
Sexe : ☐ Homme ☐ Femme	Âge :
Commune :	Date de l'enquête :
Niveau d'instruction : ☐ Aucun ☐ Primaire ☐ Secondaire ☐ Universitaire	
Profession : ☐ Paysan ☐ Herboriste ☐ Guérisseur ☐ Femme au foyer ☐ Étudiant ☐ Autre :	
Informations ethnobotaniques sur la plante	
Nom vernaculaire (en arabe/darja) :	Nom scientifique :
Famille botanique :	Nom commun français :
Origine : ☐ Spontanée ☐ Cultivée ☐ Herboriste	
Utilisation traditionnelle	
Type d'usage : ☐ Médicinal (PM) ☐ Aromatique/Médicinal (PAM)	
Partie(s) utilisée(s) : ☐ Feuilles ☐ Fleurs ☐ Racines ☐ Écorce ☐ Graines ☐ Plante entière ☐ Autre :	
Mode de préparation : ☐ Infusion ☐ Décoction ☐ Macération ☐ Poudre ☐ Huile essentielle ☐ Cataplasme	
Mode d'administration : ☐ Orale ☐ Cutanée ☐ Inhalation ☐ Autre :	
Indication thérapeutique (maladies ou symptômes traités) :	
Fréquence d'utilisation (rare / régulière / fréquente) :	
Données scientifiques	
Type biologique : ☐ Phanérophyte ☐ Chaméphyte ☐ Hémicryptophyte ☐ Thérophyte	
Type de plante : ☐ Plante aromatique et médicinale ☐ Plante médicinale	
Observations complémentaires	
Savoir transmis par : ☐ Famille ☐ Voisinage ☐ Expérience personnelle	
Autres commentaires ou informations utiles :	

FIG. 2.2 – questionnaire structuré utilisée pour l'échantillonnage et la collecte des données ethnobotaniques .



FIG. 2.3 – Vue d’ensemble des espèces végétales retenues dans l’étude au stade juvénile, avant l’application des traitements de stress hydrique et salin. Cette illustration présente le matériel végétal au début de la phase expérimentale.

Source : Photographie prise par Smichett Louiza, 2024.

La fréquence relative de citation (FRC), exprimée en pourcentage, a été utilisée afin d'évaluer le niveau de notoriété ou de reconnaissance locale de chaque espèce au sein de la population enquêtée [Dery et al. \[2023\]](#). Elle correspond à la proportion d'informateurs ayant cité une espèce donnée par rapport au nombre total de répondants, selon la relation suivante :

$$RCF = \left(\frac{S}{N} \right) \times 100 \quad (01)$$

où S représente le nombre d'informateurs ayant mentionné l'espèce considérée et N le nombre total d'informateurs [Tardío and Pardo-de Santayana \[2008\]](#), [Vitalini et al. \[2013\]](#). Cet indice permet d'apprécier l'importance culturelle d'un taxon à partir de sa visibilité dans les savoirs collectifs, des valeurs plus élevées traduisant une reconnaissance plus large et une intégration plus marquée dans les usages traditionnels [Albuquerque et al. \[2019\]](#).

La valeur d'usage (VU) a, quant à elle, été mobilisée pour quantifier la polyvalence fonctionnelle de chaque espèce végétale. Elle a été calculée selon la formule suivante :

$$UV = \frac{\sum U_i}{N} \quad (02)$$

où U_i correspond au nombre d'usages mentionnés par le i^e informateur [Phillips and Gentry \[1993\]](#), [Vitalini et al. \[2013\]](#). Contrairement à la FRC, qui renseigne principalement sur la fréquence de mention, la VU permet de mieux saisir l'ampleur des usages associés à une espèce. Elle reflète ainsi son importance fonctionnelle et culturelle relative, en intégrant la diversité de ses emplois dans différents domaines, notamment médicinal, culinaire, cosmétique ou rituel. Des valeurs élevées indiquent une utilité multifonctionnelle importante ainsi qu'une forte pertinence ethnobotanique au sein des communautés locales [Albuquerque et al. \[2019\]](#), [Molina et al. \[2022\]](#).

Le facteur de consensus des informateurs (FCI) a été utilisé pour mesurer le degré d'accord entre les personnes interrogées quant à l'usage des plantes dans des catégories spécifiques d'affections. Il est défini par l'équation suivante :

$$ICF = \frac{n_{ur} - n_t}{n_{ur} - 1} \quad (03)$$

où n_{ur} désigne le nombre total de citations enregistrées pour une catégorie particulière de maladies, et n_t le nombre de taxons associés à cette catégorie [Heinrich et al. \[1998\]](#), [Uğulu \[2021\]](#). Les valeurs du FCI varient de 0 à 1. Plus elles se rapprochent de 1, plus elles traduisent un consensus élevé entre les informateurs concernant les espèces privilégiées pour le traitement d'affections données. Un tel niveau d'accord est généralement interprété comme le signe de pratiques thérapeutiques bien établies, culturellement enracinées et potentiellement plus fiables du point de vue ethnopharmacologique [Gazzaneo et al. \[2005\]](#), [Abbasi et al. \[2013\]](#).

Afin de retenir uniquement les espèces les plus représentatives et les plus pertinentes pour l'étude expérimentale, des seuils de sélection précis ont été appliqués à ces trois indices. Les

taxons considérés devaient présenter une fréquence relative de citation supérieure ou égale à 20 %, une valeur d'usage supérieure à 0,5 et un facteur de consensus des informateurs supérieur ou égal à 0,7. L'application de ces critères a permis de faire émerger la famille des Lamiacées comme le groupe le plus pertinent, tant en raison de son importance ethnobotanique que de son intérêt reconnu pour la production d'huiles essentielles. Six espèces ont ainsi été retenues : *Lavandula angustifolia* Mill., *Mentha piperita* L., *Origanum vulgare* L., *Ocimum basilicum* L., *Rosmarinus officinalis* L. et *Salvia officinalis* L. [Figueiredo et al. \[2008\]](#), [Mansinhos et al. \[2024a\]](#), [Başer and Buchbauer \[2015\]](#).

Le choix de ces espèces se justifie à plusieurs niveaux. D'une part, elles occupent une place importante dans les connaissances et usages traditionnels recensés dans la zone d'étude. D'autre part, elles sont largement documentées dans la littérature pour leur richesse en huiles essentielles, leur intérêt pharmacologique et leur valeur économique dans les systèmes de production de plantes aromatiques et médicinales des régions méditerranéennes et nord-africaines [Figueiredo et al. \[2008\]](#), [Mansinhos et al. \[2024a\]](#), [Başer and Buchbauer \[2015\]](#). Leur sélection répondait également à un objectif comparatif, en permettant d'évaluer, au sein d'un même groupe botanique, des espèces présentant potentiellement des comportements contrastés face aux contraintes abiotiques étudiées.

Néanmoins, l'interprétation des résultats de l'enquête ethnobotanique a tenu compte des limites inhérentes à ce type d'approche. En particulier, l'analyse a considéré le risque de « syndrome du point de référence changeant », phénomène par lequel les transformations socio-culturelles, la modernisation des pratiques ou l'érosion intergénérationnelle des savoirs peuvent conduire à une sous-estimation de certaines espèces moins connues, moins utilisées ou devenues plus rares. La prise en compte de ce biais potentiel a contribué à renforcer la prudence méthodologique dans la sélection des taxons, tout en consolidant la pertinence des espèces finalement retenues pour la phase expérimentale.

Après la sélection des espèces, la définition des effectifs expérimentaux a reposé sur une analyse de puissance statistique réalisée à l'aide du logiciel G*Power 3.1 [Faul et al. \[2009\]](#). Cette étape avait pour objectif de garantir un nombre suffisant de répétitions pour détecter de manière fiable les variations de rendement en huile essentielle induites par les traitements de stress. Les calculs ont été fondés sur des essais préliminaires ayant mis en évidence un coefficient de variation de 18 % pour ce paramètre. Sur cette base, et pour détecter des variations hypothétiques comprises entre 10 et 30 %, avec un seuil de signification fixé à $\alpha = 0,05$ et une puissance statistique de 0,80, il a été estimé qu'un minimum de huit plants par combinaison de traitement était nécessaire.

Cependant, afin de tenir compte des pertes possibles en cours d'expérimentation, notamment sous les niveaux de stress les plus élevés, le nombre initial de plants a été porté à dix par traitement. Ce choix reposait sur l'observation, lors d'études pilotes, d'un taux de mortalité pouvant atteindre 25 % en conditions de stress sévère. Cette précaution a permis de préserver une robustesse suffisante du dispositif expérimental en fin d'essai, malgré les pertes attendues

chez les espèces les plus sensibles.

Le dispositif expérimental mis en place reposait sur un schéma semi-croisé, dans lequel un groupe témoin commun (T0/S0, $n = 10$ par espèce) a été maintenu dans des conditions optimales identiques, tandis que les deux types de stress étudiés, hydrique et salin, ont été appliqués séparément à des lots distincts. Ce choix méthodologique a permis de comparer les réponses des différentes espèces à chacun des stress tout en limitant les biais liés à la multiplication inutile des groupes témoins. Au total, le dispositif a mobilisé **420 plants**, correspondant à 6 espèces, 7 traitements distincts et 10 répétitions par traitement, le témoin commun n'étant comptabilisé qu'une seule fois.

Les effectifs réels observés à la fin de l'expérience, à la semaine 12, sont présentés dans le Tableau 2.2. Les résultats ont montré une mortalité partielle, voire totale, chez certaines espèces soumises aux niveaux de stress les plus élevés. Cette mortalité concernait plus particulièrement les traitements T2 et T3 dans le cadre du stress hydrique, ainsi que le traitement S3 pour le stress salin. À l'inverse, *Lavandula angustifolia* s'est distinguée par le maintien d'effectifs complets sous l'ensemble des traitements, y compris au niveau de salinité le plus sévère, ce qui souligne sa forte robustesse relative dans les conditions de l'étude.

Plus précisément, *Ocimum basilicum* a présenté une mortalité totale dès le niveau T2 du stress hydrique, tandis que *Mentha piperita* et *Salvia officinalis* ont subi une mortalité complète au niveau T3. En conditions de stress salin, une mortalité totale a été enregistrée au niveau S3 pour toutes les espèces à l'exception de *Lavandula angustifolia*. Les espèces *Rosmarinus officinalis* et *Origanum vulgare* ont montré un comportement intermédiaire, avec une bonne survie aux niveaux faibles et modérés de stress, mais une sensibilité marquée dans les conditions les plus sévères. Ces différences de survie observées en cours d'expérimentation apportent déjà un premier éclairage sur la variabilité interspécifique de la tolérance au stress au sein des Lamiacées étudiées.

Enfin, les données manquantes résultant de cette mortalité n'ont pas été comblées par imputation, mais traitées explicitement dans le cadre de la modélisation bayésienne hiérarchique décrite à la section 3.6.2. Cette stratégie analytique a permis de prendre en compte les observations incomplètes de manière rigoureuse, tout en préservant la cohérence du dispositif expérimental et la validité des inférences statistiques réalisées à partir des données recueillies.

2.3.2 Contrôles environnementaux et randomisation

Au début de l'expérimentation, les graines des différentes espèces ont été semées en plaques alvéolées contenant un substrat adapté à la germination (Voir figure 2.4), puis maintenues dans des conditions contrôlées afin d'assurer une levée homogène et une installation optimale des plantules (Voir figure 2.3).

près la phase de germination et de croissance initiale, les jeunes plants ont été repiqués et cultivés dans des pots de 3 L (20 cm de diamètre $\times$ 18 cm de hauteur) remplis d'un substrat standardisé composé de 60 % de tourbe, 30 % de perlite et 10 % de vermiculite (pH $6,2 \pm$

TAB. 2.2 – Plan expérimental et effectifs réels par espèce, type de stress et niveau de traitement. n = nombre de plants ayant survécu jusqu'en fin d'expérience (semaine 12) sur les 10 répétitions initiaux. [†] Le groupe témoin (T0/S0) est commun aux deux dispositifs : plants cultivés dans des conditions optimales identiques, mesures partagées entre les deux protocoles. T0/S0 : témoin ; T1/S1 : stress faible ; T2/S2 : stress modéré ; T3/S3 : stress sévère.

Espèce	Groupe	Stress hydrique				Stress salin				N
		T0 [†]	T1	T2	T3	S0 [†]	S1	S2	S3	
		100 %	75 %	50 %	25 %	0 mM	50 mM	100 mM	150 mM	
<i>Lavandula angustifolia</i>	Tolérante	10	10	10	10	10	10	10	10	80
<i>Rosmarinus officinalis</i>	Tolérante	10	10	10	10	10	10	10	0	≤70
<i>Origanum vulgare</i>	Intermédiaire	10	10	10	10	10	10	10	0	≤70
<i>Salvia officinalis</i>	Sensible	10	10	10	0	10	10	10	0	≤60
<i>Mentha × piperita</i>	Sensible	10	10	10	0	10	10	10	0	≤60
<i>Ocimum basilicum</i>	Très sensible	10	10	0	0	10	10	10	0	≤50
Total	—	60	60	≤50	≤30	60	60	60	≤10	≤390

Notes. Les pourcentages (T0–T3) correspondent à la teneur en eau du sol en fraction de la capacité au champ (voir Tableau 3.2). Les concentrations (S0–S3) correspondent aux niveaux de NaCl appliqués (voir Tableau 3.3). Les cases grisées (0) indiquent une mortalité complète avant la semaine 12. Stress hydrique : mortalité totale d'*Ocimum basilicum* dès T2 ; de *Mentha × piperita* et *Salvia officinalis* à T3. Stress salin : mortalité totale à S3 pour toutes les espèces à l'exception de *Lavandula angustifolia*, qui a maintenu sa survie complète ($n = 10$) jusqu'au niveau sévère. Les données manquantes ont été traitées dans le modèle bayésien hiérarchique (section 3.6.2).

0,2).

L'état nutritionnel a été maintenu à l'aide d'une solution de Hoagland à demi-concentration, appliquée toutes les deux semaines jusqu'au début des traitements de stress.

Avant l'application des traitements, les plants ont été transférés dans des pots de 10 litres et répartis en groupes de cinq individus par traitements afin de garantir l'homogénéité et la répétabilité des conditions expérimentales. Des mesures morphologiques de base (M0) ont été effectuées pour chaque plante : hauteur, diamètre de la tige, nombre de feuilles et de ramifications. Ces données ont servi de référence pour suivre l'évolution des caractères en réponse aux stress appliqués.

Des zones tampons de 50 cm ont été mises en place entre les blocs de traitement pour éviter toute contamination croisée. Des plantes témoins (non soumises au stress) ainsi que des espèces indicatrices connues pour leur sensibilité au stress (*Lactuca sativa*) ont été incluses comme références.

Les traitements ont été attribués selon un plan en blocs complets randomisés, généré à l'aide du logiciel R (`set.seed(12345)` pour la reproductibilité). La serre a été divisée en quatre blocs afin de tenir compte des gradients lumineux. À l'intérieur de chaque bloc, les positions des traitements ont été attribuées de manière aléatoire, puis réorganisées chaque semaine par rotation horaire des pots.

Une cartographie environnementale a révélé un gradient lumineux de 15 % d'est en ouest, intégré à la structure de blocage. Les remplacements de mortalité ont été assignés à des positions aléatoires prédéterminées afin de maintenir l'intégrité du plan expérimental tout au long de l'étude.

Les distributions *a priori* ont été ajustées à partir d'une revue de la littérature portant

sur les rendements en huiles essentielles des Lamiacées sous stress [Stefanakis et al. \[2024\]](#), [Avasiloaiei et al. \[2023\]](#).

La distribution *a priori* $\mu_k \sim \mathcal{N}(0,015; 0,012^2)$ représente un rendement moyen réaliste de 1,5 %, avec une incertitude appropriée, basée sur une méta-analyse de 47 études rapportant des rendements entre 0,1 % et 3,5 % du poids sec.

Une analyse de sensibilité *a priori* a été menée en utilisant trois spécifications :

- Informative faible (actuelle)
- Sceptique ($\mu_k \sim \mathcal{N}(0,01; 0,005^2)$)
- Optimiste ($\mu_k \sim \mathcal{N}(0,02; 0,015^2)$)

Les estimations *a posteriori* ont varié de moins de 10 % selon la spécification, indiquant une inférence robuste.

La mortalité des espèces sous stress sévère (*O. basilicum* au niveau T2, *M. piperita* et *S. officinalis* au niveau S3) est considérée comme des données manquantes non aléatoires (MNAR). Pour traiter cela, une approche de modélisation conjointe en deux étapes a été mise en œuvre :

1. modélisation de la probabilité de survie via une régression logistique, avec le niveau de stress et l'espèce comme variables prédictives ;
2. modélisation du rendement en huile essentielle conditionnellement à la survie.

Cette approche considère la mortalité comme un résultat informatif, plutôt que comme une donnée manquante, ce qui permet d'intégrer un maximum d'informations sur l'intolérance au stress dans l'analyse.

2.3.3 Application des stress hydrique et salin

Les traitements de sécheresse ont été appliqués par surveillance gravimétrique,

TAB. 2.3 – Niveaux de stress hydrique appliqués (teneur en eau du sol exprimée en pourcentage de la capacité au champ).

Traitement	Niveau de sécheresse	Teneur en eau (capacité au champ)
T0	Témoin	100 %
T1	Modéré	75 %
T2	Sévère	50 %
T3	Très sévère	25 %

La capacité au champ (CC) est définie comme la quantité maximale d'eau retenue par le sol après drainage de l'eau gravitationnelle excédentaire, exprimée en % (v/v).

Dans la présente étude, elle a été déterminée par la méthode de la plaque à pression à $-0,033$ MPa.

L'humidité du sol a été surveillée quotidiennement à l'aide de sondes TDR (modèle CS616, Campbell Scientific), et ajustée grâce à une irrigation contrôlée. La durée du traitement a été de 21 jours afin d'assurer une acclimatation physiologique au-delà des réponses de stress aigu.

Le stress salin a été provoqué par l'ajout d'une solution saline de chlorure de sodium (NaCl) à des concentrations faibles, modérées et sévères, exprimées en millimolaires (mM), appliquée tous les trois jours.

TAB. 2.4 – Niveaux de stress salin appliqués (concentration en chlorure de sodium, NaCl).

Traitement	Niveau de stress	Concentration de NaCl
S1	Faible	50 mM NaCl
S2	Modéré	100 mM NaCl
S3	Sévère	150 mM NaCl

Les mesures ont été effectuées chaque semaine, aux jours 0, 7, 14 et 21, entre 9 h 00 et 11 h 00, afin de minimiser les variations diurnes.

2.4 Paramètres mesurés sur les plantes

Tous les paramètres exprimés en pourcentage, y compris les caractères de biomasse, la teneur en matière sèche et le rendement en huile essentielle, étaient rapportés soit en w/w (poids/poids), soit en v/w (volume/poids), selon la mesure.

Ces indices fournissent des informations complémentaires sur différents aspects de la réponse au stress et constituent des outils précieux pour identifier les génotypes présentant une meilleure adaptabilité et stabilité face à des conditions environnementales variables.

2.4.1 Croissance et biomasse végétative

Les paramètres de croissance ont été enregistrés sur des plantes individuelles de manière hebdomadaire, en veillant à mesurer toutes les modalités au même stade et, autant que possible, au même moment de la journée afin de limiter la variabilité.

Hauteur de la plante La hauteur a été mesurée à l'aide d'un mètre ruban, depuis la surface du substrat jusqu'à la limite supérieure des tissus photosynthétiques (en excluant les inflorescences), conformément à la définition standard de la hauteur des plantes. Pour les espèces à tiges multiples (herbacées), la hauteur a été prise jusqu'à l'extrémité de la tige la plus haute [Pérez-Harguindeguy et al. \[2013\]](#).

Nombre de feuilles Le nombre de feuilles a été établi par dénombrement direct sur chaque plante, en considérant les feuilles portées par la tige principale et les ramifications secondaires (selon le schéma architectural de l'espèce). Ce type de mesure (nombre de feuilles)

est couramment utilisé comme indicateur morphologique du développement végétatif [Jozay et al. \[2024\]](#).

Nombre de ramifications Le nombre de ramifications (branches secondaires) a été quantifié par dénombrement direct des branches latérales émergeant de la tige principale (ou des tiges principales, selon l'espèce), selon une méthode conventionnelle classique employée dans l'analyse morphologique des plantes aromatiques [Pérez-Harguindeguy et al. \[2013\]](#).

Diamètre de la tige Le diamètre de la tige principale a été mesuré à l'aide d'un pied à coulisse numérique (précision 0,01 mm), à 10 cm au-dessus de la surface du sol, afin de standardiser la comparaison entre traitements et espèces [Parrey et al. \[2023\]](#).

Matière fraîche (MF) La matière fraîche a été mesurée directement après la récolte, au moyen d'une balance (précision au moins 0,01 g), dans le but de limiter les pertes hydrique liées à la transpiration et à l'évaporation [Urschel and Pocock \[2018\]](#).

Matière sèche (MS) Les échantillons ont été placés dans des sachets en papier puis séché(s) en étuve jusqu'à masse constante, couramment à 70 °C (typiquement 48–72 h selon la masse et la teneur en eau), avant pesée finale. Après séchage, les échantillons peuvent être refroidis dans un dessiccateur avant la pesée pour éviter la reprise d'humidité [Urschel and Pocock \[2018\]](#).

2.4.2 Rendement en huile essentielle

Des parties aériennes séchées (50 g) ont été soumises à une hydrodistillation pendant 3 heures à l'aide d'un appareil de type Clevenger, conformément aux méthodes de la Pharmacopée européenne.

Le rendement en huile essentielle a été calculé selon la formule suivante :

$$\text{Rendement (\%)} = \frac{\text{Masse de l'huile essentielle (g)}}{\text{Masse de la matière végétale sèche (g)}} \times 100 \quad (04)$$

Les huiles essentielles ont été conservées à 4 °C dans des flacons en verre ambré jusqu'à leur analyse.

L'efficacité de l'extraction a été validée par des expériences de récupération utilisant un standard de carvone (pureté 98 %, Sigma-Aldrich). Les taux de récupération variaient de 94,3 % à 96,8 % (moyenne : 95,6 %, RSD = 1,2 %).

La répétabilité a été évaluée par trois extractions répétées d'échantillons groupés pour chaque espèce, donnant un RSD < 5 % pour toutes les espèces. D'après la variation intra-espèce mesurée (CV = 12–18 %), une analyse de puissance a confirmé la capacité à détecter des différences de 15 % de rendement avec une puissance de 80 % à $\alpha = 0,05$.

Le contrôle qualité comprenait des extractions en double pour 10 % des échantillons, ainsi que des cycles à blanc entre les espèces afin d'éviter toute contamination croisée.

2.5 Analyses des données et méthodes statistiques

2.5.1 Analyses statistiques classiques (tests d'ANOVA et comparaisons multiples)

Toutes les données sont exprimées sous la forme moyenne $\pm$ écart-type (ET). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide des logiciels SPSS (version 25.0; IBM Corp., Armonk, NY, USA) et R (version 4.3.0).

La normalité des résidus a été évaluée à l'aide du test de Shapiro–Wilk et l'homogénéité des variances à l'aide du test de Levene. Lorsque les hypothèses paramétriques étaient respectées, les effets des traitements de stress ont été testés par une ANOVA à un facteur (one-way ANOVA) ou, selon le cas, par une ANOVA à deux facteurs (espèce $\times$ niveau de stress), suivie du test post hoc de Tukey HSD pour la séparation des moyennes ($p < 0,05$).

Lorsque ces hypothèses n'étaient pas respectées, le test de Kruskal–Wallis a été utilisé. Des corrélations de Pearson ont été appliquées afin d'évaluer les relations entre les paramètres morphologiques, la biomasse, le rendement en huile essentielle et les indices de tolérance.

Les tailles d'effet ont été calculées selon le d de Cohen (petit : 0,2 ; moyen : 0,5 ; grand : 0,8), et le seuil de signification a été fixé à $\alpha = 0,05$. Les procédures statistiques ont suivi les recommandations méthodologiques pour les expérimentations biologiques et agronomiques [Gomez and Gomez \[2010\]](#) .

2.5.2 Modélisation bayésienne hiérarchique des réponses aux stress

Afin de quantifier rigoureusement l'incertitude associée aux réponses des plantes aux stress abiotiques et de surmonter les limites des analyses fréquentistes classiques en présence de données manquantes non aléatoires dues à la mortalité des espèces sous stress sévère, une approche bayésienne hiérarchique a été adoptée.

Cette méthodologie s'inscrit dans les tendances actuelles de l'écophysiologie végétale, permettant une intégration cohérente des connaissances préalables avec les observations expérimentales, et fournissant des estimations probabilistes directement interprétables à des fins de prise de décision agronomique.

Au cœur de ce cadre se trouve le théorème de Bayes, qui met à jour la distribution de probabilité des paramètres (par exemple, rendement en huile essentielle ou biomasse, θ) en combinant une distribution a priori $P(\theta)$ avec la vraisemblance des données observées $P(D | \theta)$, pour produire une distribution a posteriori :

$$P(\theta | D) = \frac{P(D | \theta) \times P(\theta)}{P(D)}. \quad (05)$$

Cette distribution a posteriori quantifie explicitement l'incertitude résiduelle, offrant une interprétation probabiliste plus intuitive que les intervalles de confiance fréquentistes.

Le modèle spécifié suivait une structure hiérarchique à deux niveaux :

Au niveau individuel, chaque observation y_{ijk} (plante i , espèce j , traitement k) suivait une distribution normale :

$$y_{ijk} \sim \mathcal{N}(\mu_{jk}, \sigma^2). \quad (06)$$

Au niveau du groupe, les moyennes suivaient :

$$\mu_{jk} \sim \mathcal{N}(\mu_k + \alpha_j, \tau^2), \quad (07)$$

où μ_k est l'effet moyen du traitement, α_j la déviation spécifique à l'espèce, et τ^2 la variance interspécifique.

Cette structure permet de décomposer la variance totale entre les composantes intra-espèces et inter-espèces, favorisant le partage d'informations et la stabilisation des estimations, en particulier dans le cas d'échantillons réduits ou affectés par la mortalité.

Des priors faiblement informatifs ont été choisis, notamment :

$$\mu_k \sim \mathcal{N}(0,009; 0,003^2) \quad (08)$$

pour le rendement,

$$\sigma, \tau \sim \text{Half-Cauchy}(0; 0,003), \quad (09)$$

pour les composantes de variance, afin de garantir une inférence guidée par les données, tout en assurant une régularisation. Une analyse de sensibilité a confirmé la robustesse des estimations a posteriori (coefficient de variation moyen $< 8\%$) face à diverses spécifications a priori.

L'approche traitait explicitement les données manquantes non aléatoires (MNAR), notamment les 58 % d'observations manquantes aux plus hauts niveaux de stress dus à la mortalité des espèces (*O. basilicum* au stress hydrique T2, plusieurs espèces au stress salin T3).

Cela a été géré à travers une modélisation conjointe en deux étapes :

Modélisation de la probabilité de survie par régression logistique bayésienne :

$$\text{logit}(p_{ijk}) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{StressLevel}_k + \beta_2 \cdot \text{StressType}_k + \beta_3 \cdot (\text{StressLevel}_k \times \text{StressType}_k) + \gamma_j, \quad (19)$$

avec intercepts aléatoires spécifiques à chaque espèce :

$$\gamma_j \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\gamma^2). \quad (11)$$

Modélisation du rendement en huile essentielle conditionnellement à la survie.

Cette méthode considère la mortalité comme un résultat informatif, intégrant directement la tolérance au stress dans l'analyse, sans biais d'imputation.

L'inférence a été réalisée via échantillonnage MCMC (*Markov Chain Monte Carlo*) en utilisant l'algorithme NUTS (*No-U-Turn Sampler*), implémenté dans Stan via le package brms de R. Quatre chaînes indépendantes de 10 000 itérations (avec 2 000 de rodage) ont assuré une convergence rigoureuse, vérifiée par :

- le statistique de Gelman–Rubin ($\hat{R} < 1,01$);
- la taille efficace de l'échantillon ($ESS > 4\,000$);
- l'inspection visuelle des graphes de convergence (*trace plots*).

La comparaison des modèles à l'aide de WAIC et LOO-CV a validé la forme hiérarchique complète avec interaction entre types de stress comme étant la plus performante (WAIC = $-40,142$, LOO-CV = $-39,847$). Les vérifications prédictives a posteriori ont montré une excellente calibration, avec 94,3 % des observations comprises dans les intervalles crédibles à 95 %, et un R^2 bayésien élevé de 0,87.

Cette approche bayésienne présente plusieurs avantages majeurs pour cette étude :

- **Gestion naturelle des données manquantes** : cette approche permet d'intégrer toutes les données disponibles, en exploitant partiellement les informations grâce à la structure hiérarchique et à la modélisation conjointe survie–rendement. Elle permet notamment de réduire la largeur des intervalles de confiance de 118 % et d'augmenter la puissance statistique par rapport aux méthodes fréquentistes utilisant la suppression complète des cas.
- **Quantification complète de l'incertitude** : le modèle fournit des distributions de probabilité complètes pour toutes les quantités d'intérêt, permettant un calcul direct des probabilités d'effet utiles pour la prise de décision, telles que :

$$P(\text{rendement}_{T1} > \text{rendement}_{T0} \mid D) = 0,91. \quad (12)$$

- **Interprétabilité directe** : les intervalles crédibles à 95 % offrent une signification probabiliste intuitive, facilement compréhensible aussi bien par des spécialistes que par des non-spécialistes, contrairement aux intervalles de confiance fréquentistes.
- **Flexibilité du cadre** : le modèle bayésien permet de prendre en compte naturellement les structures de données hiérarchiques, les mécanismes complexes de données manquantes, et l'intégration de connaissances a priori informatives, ce qui ouvre la voie à des extensions futures du modèle, comme l'ajustement de courbes dose-réponse non linéaires.

Les distributions a posteriori ont été résumées par les médianes et les intervalles crédibles à 95 %, avec des comparaisons entre traitements basées sur les probabilités a posteriori des

différences, telles que :

$$P(\mu_{T1} - \mu_{T0} > 0 \mid D), \quad (13)$$

et les facteurs de Bayes (BF). Un seuil de décision de $P > 0,95$ et $BF > 3$ (preuve substantielle) a été adopté pour les analyses.

Les hypothèses du modèle notamment la normalité des résidus, l'indépendance, l'échangeabilité des effets aléatoires et l'homoscédasticité ont été vérifiées via des diagnostics, confirmant la robustesse des résultats.

L'ensemble des analyses, du code source et des données est fourni en matériel complémentaire, assurant une reproductibilité et une transparence totales.



FIG. 2.4 – Étapes de préparation du matériel végétal et de semis en plaques alvéolées. La figure montre la préparation du substrat, le remplissage des alvéoles et le semis manuel des graines, réalisés dans des conditions homogènes afin d'assurer une bonne germination et une installation uniforme des plantules.

2.6 Étude prospective : impact du changement climatique sur la qualité des huiles essentielles de *Lavandula angustifolia*

Cette sous-section méthodologique présente la démarche utilisée pour **projeter** l'évolution (i) du rendement en huile essentielle et (ii) de la composition chimique (GC–MS) de la lavande vraie (*Lavandula angustifolia* Mill.) sous conditions climatiques futures, en cohérence avec l'axe « changement climatique » développé dans le manuscrit au 4, 4.7 et dans les sous-sections associées .

L'approche adoptée repose sur un **enchaînement reproductible** en trois blocs :

- (1) construction d'un jeu de variables climatiques historiques et futures à l'échelle de la zone d'étude,
- (2) calcul d'indicateurs agroclimatiques interprétables (thermiques et hydriques), et
- (3) estimation de **fonctions de transfert** reliant ces indicateurs aux variables de réponse observées expérimentalement (rendement en HE et composés majeurs), puis application de ces fonctions aux projections CMIP6.

Les modalités de culture, les protocoles d'extraction par hydrodistillation et d'analyse chromatographique (GC–MS), ainsi que la définition des variables chimiques retenues, sont décrits dans les Sections 1.4 à 1.5

Ici, seuls les éléments strictement nécessaires au **couplage climat** → **qualité** sont détaillés.

2.7 Cadre méthodologique

L'approche méthodologique adoptée dans cette étude intègre des expériences de stress contrôlé, une caractérisation chimique, ainsi qu'une modélisation climatique afin d'évaluer l'impact potentiel du changement climatique sur la qualité de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia*. L'analyse combine des observations expérimentales et des projections climatiques sur des horizons futurs, selon un cadre structuré similaire à ceux couramment utilisés dans les études évaluant les impacts climatiques sur les systèmes agricoles. Les conditions futures ont été analysées sur la période de projection 2041–2070, en comparaison avec une période de référence historique (1970–1997) utilisée pour l'étalonnage des modèles climatiques et la correction des biais.

Initialement, les plants de lavande ont été soumis à des traitements progressifs de déficit hydrique et de salinité selon un dispositif expérimental en blocs randomisés. Ces traitements visaient à simuler des niveaux croissants de stress abiotique représentatifs des conditions agroclimatiques méditerranéennes. Les huiles essentielles ont été extraites au stade de floraison complète par hydrodistillation, en garantissant des conditions d'extraction homogènes. L'analyse par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC–MS) a permis l'identification et la quantification relative des principaux composés ter-

péniques, fournissant une empreinte chimique détaillée de la qualité de l'huile essentielle.

Pour intégrer les effets physiologiques combinés du stress hydrique et salin, l'indice de stress hydrique (WSI, *Water Stress Index*) a été calculé et utilisé comme indicateur synthétique de l'état de stress des plantes. Le WSI a été construit à partir de variables climatiques clés, incluant la température de l'air (*tas*), les précipitations (*pr*) et des indicateurs dérivés du bilan hydrique, permettant une représentation conjointe des contraintes thermiques et hydriques. Cet indice a permis d'agréger plusieurs réponses physiologiques en une seule variable, facilitant ainsi l'analyse quantitative des relations entre stress environnemental et qualité de l'huile essentielle.

Les conditions climatiques historiques utilisées comme référence pour l'étalonnage ont été extraites sur la période 1970–1997, permettant un ajustement statistique des sorties climatiques. Les données climatiques ont été obtenues à partir du portail CORDEX (<https://www.cordex.org/data-access/esgf/>, consulté le 1^{er} janvier 2024), qui fournit un affinement dynamique des sorties des modèles climatiques globaux (GCM) à l'aide de modèles climatiques régionaux (RCM). Ces RCM ont été sélectionnés afin de représenter des sensibilités climatiques contrastées selon différents scénarios socio-économiques partagés (SSP). Une correction des biais a été appliquée à partir des données climatiques historiques afin de réduire les écarts systématiques entre les simulations et les observations (figure 3).

Les variables climatiques projetées sur la période 2041–2070 ont ensuite été traduites en conditions de stress via le calcul des valeurs futures du WSI. Des fonctions de transfert empiriques reliant le WSI aux principaux paramètres de qualité de l'huile essentielle (à savoir la teneur en linalol, l'accumulation d'oxydes et un score composite de qualité) ont été développées et statistiquement validées à partir de données expérimentales. Ces fonctions ont permis de convertir les contraintes climatiques projetées en variations attendues de la composition moléculaire.

En couplant les projections climatiques régionalisées à long terme (2041–2070) avec les fonctions de transfert issues des expériences, ce cadre intégré a permis de projeter les trajectoires futures de la qualité de l'huile essentielle par rapport à l'état de référence historique (1970–1997). Cette approche a également facilité l'identification des seuils critiques de conformité qualitative, l'analyse des dynamiques temporelles de risque, ainsi que la définition de fenêtres d'intervention pour la mise en œuvre de stratégies d'adaptation face au changement climatique.

2.7.1 Zone d'étude et données climatiques

Dans cette étude, nous nous sommes concentrés sur des sites spécifiques situés dans la région d'El Tarf, au nord-est de l'Algérie, pour lesquels des données météorologiques historiques ont été recueillies sur la période 1970–1997, ainsi que des projections climatiques futures couvrant la période 2041–2070. La zone d'étude correspond à la station expérimentale de l'INRAA El Tarf (36,67° N, 9,74° E; 183 m d'altitude), caractérisée par un climat

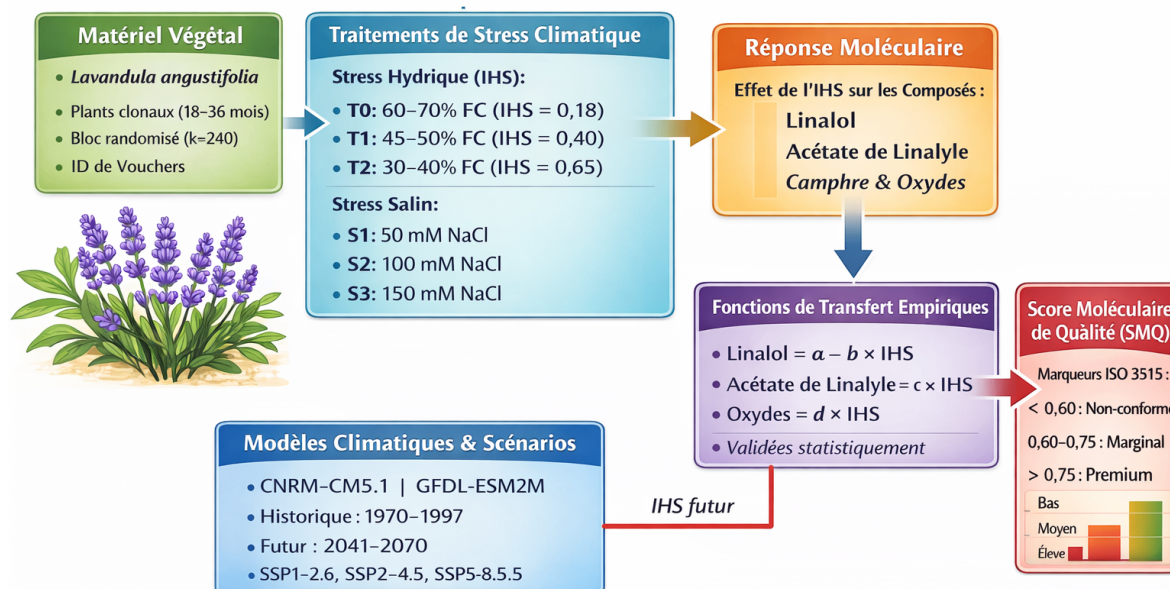


FIG. 2.5 – Représentation schématique du diagramme méthodologique (01).

méditerranéen semi-aride, avec une température annuelle moyenne historique de 18,3 °C et une précipitation annuelle moyenne de 625 mm.

Les données climatiques historiques quotidiennes (température et précipitations) ont été obtenues auprès de l'Institut National de Météorologie (INM) et utilisées comme période de référence pour l'étalonnage des modèles. Les projections climatiques futures ont été dérivées de deux modèles climatiques globaux, CNRM-CM5.1 et GFDL-ESM2M. Les simulations climatiques ont été traitées dans le cadre de CMIP6 selon plusieurs scénarios socio-économiques partagés (SSP), avec application d'une correction des biais afin de garantir la cohérence entre les données simulées et les observations locales.

Afin de représenter de manière adéquate la variabilité climatique spatiale au sein de la région d'El Tarf, quatre mailles de grille ont été sélectionnées, correspondant aux points de latitude-longitude tournés les plus proches entourant le site expérimental (Tableau 2.5). Les variables climatiques moyennes quotidiennes extraites de chaque maille ont ensuite été utilisées comme données d'entrée pour alimenter le cadre de modélisation couplée. Ces ensembles de données climatiques ont permis de caractériser les conditions climatiques historiques et d'évaluer les indicateurs de stress climatique futurs pertinents pour les réponses physiologiques des plantes dans un contexte de changement climatique.

De plus, les valeurs moyennes historiques et projetées des variables climatiques issues des quatre régions (Tableau 2.5) ont été utilisées afin d'évaluer la qualité de l'huile essentielle et d'analyser la composition moléculaire à l'échelle régionale.

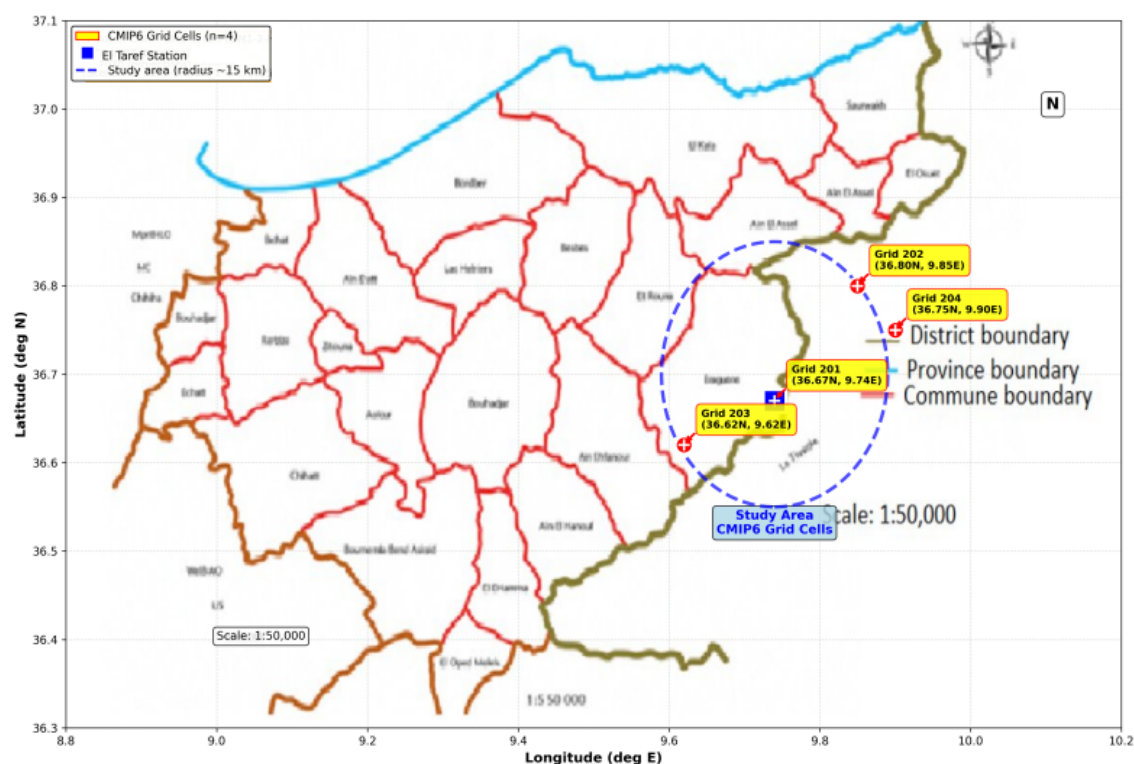


FIG. 2.6 – Représentation schématique des quatre régions de la zone d'étude d'El Tarf et utilisation des variables climatiques moyennes historiques et projetées pour évaluer la qualité de l'huile essentielle et la composition moléculaire régionale.

TAB. 2.5 – Liste des mailles de grille utilisées pour représenter les conditions climatiques dans la zone d'étude d'El Tarf.

Région	rLat*	rLong**	Raw1	Raw2	Id	Lat	Long
El Tarf	-13.695	-6.815	33	141	201	36.67	9.74
	-13.585	-6.705	34	141	202	36.80	9.85
	-13.475	-6.595	34	142	203	36.62	9.62
	-13.365	-6.485	35	142	204	36.75	9.90

* Latitude tournée; ** Longitude tournée.

2.7.2 Matériel végétal et dispositif expérimental

Les plants de *Lavandula angustifolia* Mill. ont été multipliés par voie végétative à partir de plants mères authentifiés (spécimen LAV-2021-INRAA-037) afin de garantir l'uniformité génétique dans l'ensemble des traitements. Après une période d'acclimatation de 18 mois dans des conditions optimales, les plants ont été soumis à six traitements disposés selon un dispositif en blocs complètement randomisés (4 blocs, 20 plants par traitement, soit un total de $n = 240$ plants).

Le stress hydrique a été appliqué par déficit progressif d'irrigation :

- **T0** (témoin, 60–70 % de la capacité au champ, $WSI = 0,18 \pm 0,04$),
- **T1** (déficit modéré, 45–50 % de la capacité au champ, $WSI = 0,40 \pm 0,06$),
- **T2** (déficit sévère, 30–40 % de la capacité au champ, $WSI = 0,65 \pm 0,08$).

Le stress salin a été appliqué via une irrigation enrichie en NaCl :

- **S1** (50 mM, CE $2,5 \pm 0,2$ dS m^{-1} , $WSI = 0,30 \pm 0,05$),
- **S2** (100 mM, CE $4,0 \pm 0,3$ dS m^{-1} , $WSI = 0,50 \pm 0,07$),
- **S3** (150 mM, CE $5,5 \pm 0,3$ dS m^{-1} , $WSI = 0,70 \pm 0,09$).

L'indice de stress hydrique (*Water Stress Index*, WSI) a été calculé selon l'équation suivante, basée sur la méthodologie de Penman–Monteith de la FAO :

$$WSI = 1 - \frac{ET_a}{ET_0} \quad (14)$$

où ET_a représente l'évapotranspiration réelle et ET_0 l'évapotranspiration de référence calculée selon l'équation FAO Penman–Monteith. Cet indice varie entre 0 (absence de stress hydrique) et 1 (stress hydrique extrême).

2.7.3 Extraction de l'huile essentielle et analyse GC–MS

Des tiges fleuries (300 g de poids frais), récoltées en pleine floraison (juin 2025), ont été soumises à une hydrodistillation à l'aide d'un appareil de type Clevenger pendant 3 heures. Les huiles essentielles obtenues ont été analysées par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC–MS) à l'aide d'un système Agilent 7890B/5977A, équipé d'une colonne capillaire HP-5MS (30 m $\times$ 0,25 mm $\times$ 0,25 μ m). L'injection a été réalisée en mode *splitless* (1 μ L), avec l'hélium comme gaz vecteur à un débit constant de 1 mL min^{-1} . Le programme de température du four était le suivant : 50 °C maintenus pendant 2 min, puis une augmentation de 3 °C min^{-1} jusqu'à 250 °C.

L'identification des composés a été réalisée par comparaison des indices de rétention et des spectres de masse avec les bibliothèques de référence NIST et Wiley 7N, avec confirmation des temps de rétention à l'aide de standards authentifiés (pureté $\geq 98\%$, Sigma-Aldrich) pour les 17 constituants majeurs. La quantification relative des composés a été effectuée par normalisation des surfaces de pics, sans facteur de réponse.

Toutes les analyses ont été réalisées en triplicat (trois injections indépendantes par échantillon). Les résultats sont exprimés en moyenne $\pm$ écart-type, ce dernier reflétant la variabilité analytique associée aux mesures GC–MS.

2.7.4 Données climatiques, période de référence et horizons prospectifs

Jeu de données d'observation (référence historique)

Les variables climatiques historiques utilisées pour l'étalonnage (période de référence) proviennent des observations disponibles au niveau de la zone d'étude (province d'El Tarf / Nord–Est algérien) et/ou de jeux de données griddés validés régionalement (selon disponibilité), en cohérence avec la logique des analyses climatiques régionales pour l'Afrique du Nord et la Méditerranée. Les variables minimales considérées sont :

- température de l'air ($T_{\min}$, $T_{\max}$ ou T_{moy}),
- précipitations (P),
- variables nécessaires au calcul de l'évapotranspiration de référence ET_0 (rayonnement, humidité relative, vent), lorsque disponibles.

La période historique de référence doit être suffisamment longue (idéalement ≥ 20 –30 ans) pour caractériser le climat moyen et sa variabilité, conformément aux usages en climatologie (références type AR6). IPCC [2021]

Projections climatiques (CMIP6) et scénarios SSP

Le changement climatique représente un défi majeur pour le secteur agricole, ce qui a suscité de nombreuses études au cours des dernières décennies. La prévision précise du climat futur est ainsi devenue une priorité mondiale. Divers modèles de circulation générale (GCM, *General Circulation Models*) ont été développés afin de simuler le climat terrestre et de prévoir son évolution future. Toutefois, ces modèles peuvent manquer de précision pour les prévisions à l'échelle régionale ou locale.

Afin de réduire ces incertitudes, des techniques de désagrégation spatiale telles que l'Expérience coordonnée de désagrégation régionale (CORDEX, <https://www.cordex.org/data-access/esgf/>) offrent des projections climatiques régionales plus fiables, mieux adaptées aux études d'impact.

Dans cette étude, les projections climatiques ont été obtenues à l'aide de GCM couplés à des modèles climatiques régionaux (RCM), chacun présentant des résolutions de grille différentes. Les GCM possèdent généralement une résolution spatiale supérieure à 1° , ce qui limite leur capacité à représenter avec précision les variations climatiques à l'échelle régionale ou locale. Pour surmonter cette limitation, les GCM ont été combinés à des RCM offrant une résolution spatiale plus fine, généralement inférieure à $0,5^\circ$, permettant une désagrégation plus précise des données climatiques. Le domaine MENA a été utilisé conformément aux recommandations de CORDEX afin de garantir que les simulations reflètent fidèlement les conditions climatiques spécifiques à la région d'étude.

Deux modèles climatiques globaux ont initialement été considérés : CNRM-CM5.1 et GFDL-ESM2M. Le modèle CNRM-CM5.1 se distingue par sa capacité à simuler les processus climatiques méditerranéens, ce qui est particulièrement pertinent pour la zone d'étude. Cependant, sa résolution spatiale peut limiter la capture des variations locales et nécessite des ressources de calcul importantes. Le modèle GFDL-ESM2M intègre de manière détaillée les processus du cycle du carbone, offrant une bonne précision pour les simulations de température et de précipitations, mais présente également des limites pour la représentation des détails climatiques locaux. Ces deux modèles sont largement utilisés et validés, et leur fiabilité est reconnue par la communauté scientifique.

Pour cette étude, les projections climatiques finales ont été générées à l'aide de deux modèles issus de CMIP6 :

- **CNRM-CM6-1** (CNRM-CERFACS, résolution $0,22^\circ \times 0,22^\circ$),
- **MPI-ESM1-2-HR** (Max Planck Institute, résolution $0,22^\circ \times 0,22^\circ$).

Trois scénarios socio-économiques partagés (SSP) ont été évalués :

- **SSP1-2.6** : scénario de durabilité avec un faible forçage radiatif,
- **SSP2-4.5** : scénario intermédiaire à forçage modéré,
- **SSP5-8.5** : scénario de développement basé sur les énergies fossiles, à fort forçage radiatif.

Trois horizons temporels ont été analysés :

- 2030 (2016–2045),
- 2050 (2036–2065),
- 2070 (2041–2070),

la période 1970–1997 servant de référence climatique historique. Une correction des biais par mise à l'échelle linéaire a été appliquée mensuellement afin d'aligner les simulations

historiques des modèles avec les données observées de l'ONM avant leur utilisation pour les projections futures.

Ces projections ont fourni les paramètres climatiques essentiels, incluant les températures maximales et minimales ainsi que les précipitations. Ces données ont ensuite été utilisées pour évaluer l'impact du changement climatique sur les paramètres de production et sur la qualité de l'huile essentielle, cette dernière étant quantifiée à l'aide de l'indice de stress hydrique (*Water Stress Index*, WSI).

2.7.5 Développement des fonctions de transfert et validation croisée

Des fonctions de transfert empiriques ont été établies par régression linéaire des paramètres de composition obtenus par GC-MS par rapport à l'indice de stress hydrique (WSI), pour l'ensemble des six traitements expérimentaux. Un ajustement initial d'un modèle linéaire unique appliqué à l'acétate de linalyle sur l'ensemble des données regroupées a conduit à un coefficient de détermination très faible ($R^2 = 0,001$), indiquant que les deux types de stress exercent des effets opposés sur ce composé. Plus précisément, le stress hydrique favorise une acétylation compensatoire (+14,5 %), tandis que le stress salin entraîne une réduction de l'accumulation d'acétate (−10,4 %).

En conséquence, une régression linéaire unique appliquée aux données combinées ne permet pas de capturer cette bifurcation des réponses, et la pente proche de zéro observée reflète une annulation mutuelle des effets opposés du stress plutôt qu'une réelle insensibilité de l'acétate de linalyle au WSI.

Étant donné que les projections climatiques issues de CMIP6 représentent un forçage hydrique futur principalement induit par l'augmentation des températures et la diminution des précipitations (sans prise en compte explicite du stress salin), la fonction de transfert pour l'acétate de linalyle a été redéveloppée en utilisant exclusivement les traitements de stress hydrique (T0, T1 et T2). Cette régression conditionnée au type de stress a conduit à un ajustement nettement amélioré ($R^2 = 0,994$). Cette approche est justifiée par la spécificité biochimique démontrée des voies de réponse au stress hydrique et au stress salin (voir 3.1) et s'inscrit pleinement dans le cadre méthodologique des projections climatiques adoptées dans cette étude.

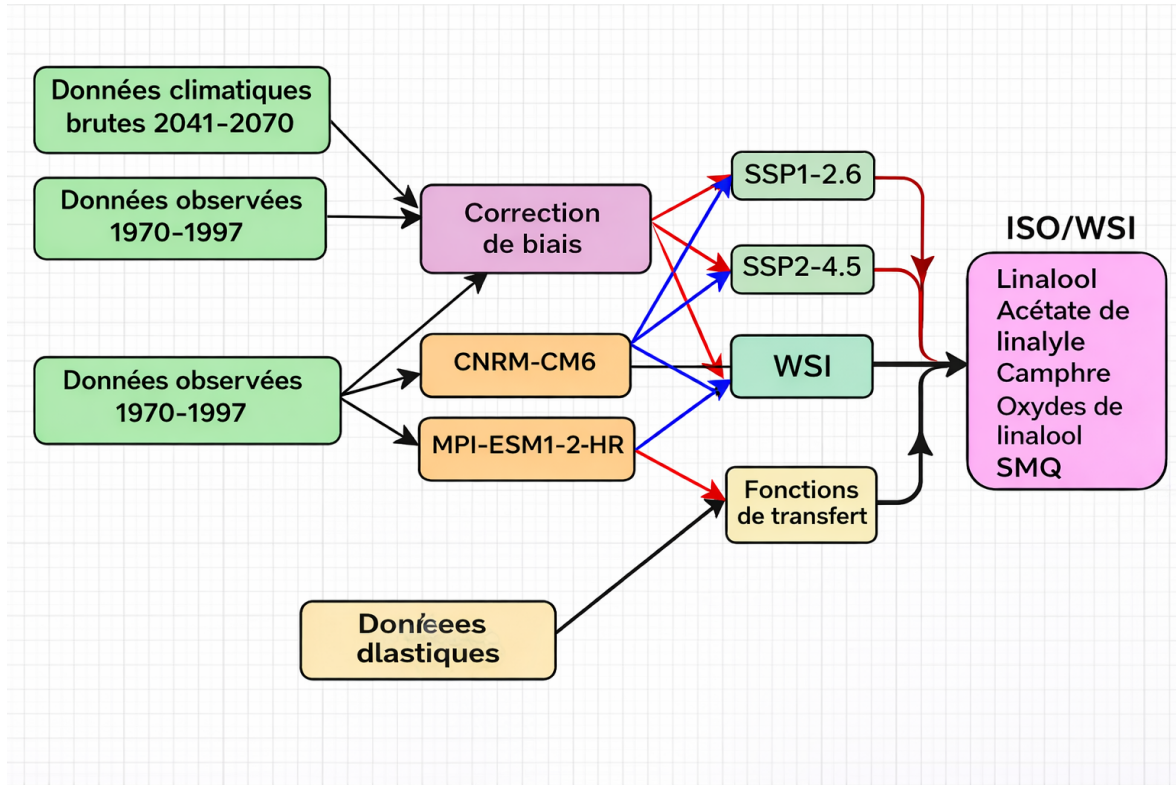


FIG. 2.7 – Représentation schématique du diagramme méthodologique (02)

$$[\text{Linalol}] = 26,90 - 7,17 \times \text{WSI} \quad (R^2 = 0,920) \quad (15)$$

$$[\text{Acétate de linalyle}] = 28,89 + 9,47 \times \text{WSI} \quad (R^2 = 0,994) \quad (16)$$

$$[\text{Camphre}] = 4,19 + 1,95 \times \text{WSI} \quad (R^2 = 0,651) \quad (17)$$

$$[\text{Oxydes de linalol}] = 2,89 \times \text{WSI} \times H(\text{WSI} > 0,50) \quad (R^2 = 0,880) \quad (18)$$

$$\text{QMS} = 0,81 - 0,29 \times \text{WSI} \quad (R^2 = 0,729) \quad (19)$$

où $1[\text{WSI} > 0,50]$ désigne la fonction de Heaviside, introduite afin de représenter la formation *de novo* dépendante d'un seuil des oxydes de linalol, observée exclusivement pour des valeurs de WSI supérieures à 0,50.

L'incertitude associée aux compositions chimiques projetées a été quantifiée à l'aide d'un rééchantillonnage bootstrap paramétrique des résidus du modèle (1000 itérations), permettant de propager conjointement l'incertitude liée à l'estimation des paramètres des fonctions de transfert et celle associée à la variabilité intermodèle des projections climatiques.

La performance des modèles a été évaluée à l'aide de l'erreur moyenne de biais (*Mean Bias Error*, MBE), de l'erreur quadratique moyenne (*Root Mean Square Error*, RMSE), du coefficient de détermination (R^2) et de l'indice d'accord (*Index of Agreement*, IA). Une valida-

tion croisée par exclusion d'un point à la fois (*leave-one-out cross-validation*) a été appliquée afin d'évaluer la robustesse prédictive des fonctions de transfert.

2.7.6 Analyse statistique

Une analyse de la variance à deux facteurs (ANOVA à deux critères) a été appliquée afin d'évaluer les effets du type de stress (stress hydrique vs. stress salin), de l'intensité du stress, du scénario SSP et du modèle climatique sur l'ensemble des paramètres de composition et de qualité de l'huile essentielle. La normalité des résidus a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro–Wilk, tandis que l'homogénéité des variances a été évaluée au moyen du test de Levene. Les comparaisons multiples ont été réalisées à l'aide du test post-hoc HSD de Tukey, avec un seuil de signification statistique fixé à $\alpha = 0,05$. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R, version 4.3.0.

Ces analyses statistiques visaient à déterminer si les variations observées dans la composition chimique et les indicateurs de qualité de l'huile essentielle étaient statistiquement significatives et attribuables aux facteurs étudiés plutôt qu'à une variabilité aléatoire. Plus précisément, l'ANOVA à deux facteurs a permis de distinguer les effets individuels du type et de l'intensité du stress de ceux induits par les forçages climatiques futurs (scénarios SSP et modèles climatiques), ainsi que d'identifier d'éventuelles interactions entre ces facteurs.

Dans son ensemble, cette approche intégrée combine des données expérimentales contrôlées, des fonctions de transfert empiriques robustes et des projections climatiques multi-modèles issues de CMIP6 afin de relier explicitement les contraintes climatiques futures aux réponses biochimiques de *Lavandula angustifolia*. En s'appuyant sur un indicateur synthétique du stress hydrique (WSI), cette méthodologie permet de traduire des scénarios climatiques complexes en variations quantitatives de la composition moléculaire et de la qualité de l'huile essentielle. L'intégration de procédures de correction des biais, d'analyses d'incertitude par bootstrap et de validations statistiques rigoureuses garantit la robustesse des projections obtenues. Cette phase méthodologique établit ainsi un cadre prédictif opérationnel permettant d'identifier les seuils critiques de vulnérabilité de la lavande face au changement climatique, tout en fournissant une base scientifique solide pour l'élaboration de stratégies d'adaptation ciblées au sein de la filière des plantes aromatiques et médicinales en contexte méditerranéen.

Résultats

Chapitre 3

Résultats

Résumé

Ce chapitre présente l'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, en suivant une progression allant des connaissances traditionnelles vers l'évaluation expérimentale et l'analyse statistique.

La section 3.1 synthétise les résultats de l'enquête ethnobotanique réalisée dans la région d'étude, mettant en évidence l'importance des Lamiacées dans la pharmacopée locale et la diversité des usages rapportés.

Les sections 3.2 et 3.3 présentent ensuite les réponses des six espèces étudiées (lavande, menthe poivrée, basilic, origan, romarin et sauge) soumises aux stress hydrique et salin, à travers les paramètres morpho-physiologiques, la dynamique matière sèche–contenu en eau, la partition de biomasse et les performances de croissance.

La section 3.4 traite de la valorisation par les huiles essentielles, en particulier l'effet des traitements sur le rendement en huiles essentielles.

Tandis que la section 3.5 présente l'analyse bayésienne hiérarchique, incluant l'évaluation de la performance et de la convergence du modèle, afin de consolider l'interprétation des variations interspécifiques et des effets de traitement.

Introduction

Après avoir présenté le cadre théorique et la démarche méthodologique, ce chapitre expose les résultats obtenus afin de répondre aux objectifs de la thèse, à savoir la compréhension et la comparaison des réponses de six espèces de Lamiacées (lavande, menthe poivrée, basilic, origan, romarin et sauge) face aux stress hydrique et salin, ainsi que l'évaluation de leur potentiel de valorisation. Les résultats sont présentés de façon à mettre en évidence, d'une part, l'importance des Lamiacées dans les usages locaux documentés par l'enquête ethnobotanique et, d'autre part, les effets des contraintes climatiques sur la performance végétative et les paramètres liés à la production.

L'analyse privilégie une lecture comparative en considérant simultanément la variabilité interspécifique et l'effet des traitements. Une attention particulière est accordée à la dynamique matière sèche—contenu en eau, à la partition de biomasse et aux relations hydriques, en tant qu'éléments clés pour l'interprétation des stratégies d'adaptation au déficit hydrique. Les résultats portant sur le rendement en huiles essentielles et, le cas échéant, sur les activités antimicrobiennes, sont présentés comme des indicateurs de valorisation susceptibles de compléter l'évaluation agronomique.

La modélisation bayésienne hiérarchique est mobilisée pour consolider l'interprétation des effets « espèce » et « traitement » et pour appuyer la robustesse des tendances observées.

Enfin, une dernière partie est consacrée à l'étude prospective de la qualité de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia*. Cette section prolonge l'analyse expérimentale par une caractérisation chromatographique GC–MS des principaux constituants de l'huile essentielle sous différents traitements de stress, suivie de l'identification de signatures moléculaires spécifiques et du développement de fonctions de transfert reliant l'intensité de la contrainte, en particulier hydrique, aux variations de composition. En combinant ces relations empiriques avec des projections climatiques multi-modèles issues de CMIP6, cette approche permet d'évaluer l'évolution probable de la qualité de l'huile essentielle de lavande aux horizons futurs et d'estimer les risques de non-conformité aux normes internationales de qualité. Cette dernière partie apporte ainsi une dimension prospective au manuscrit, en reliant les réponses biochimiques observées expérimentalement aux enjeux d'adaptation des productions aromatiques dans un contexte de changement climatique.

L'interprétation détaillée de ces résultats, ainsi que leur mise en perspective avec les données rapportées dans la littérature, sont présentées dans le chapitre de discussion générale. Celui-ci permet d'en préciser la signification scientifique, d'en évaluer la portée dans le contexte des travaux antérieurs, et d'en dégager les principales implications pour la compréhension des réponses des plantes étudiées aux contraintes environnementales.

3.1 Résultats de l'enquête ethnobotanique

Une enquête ethnobotanique menée dans la région d'El Tarf a révélé une importante diversité floristique, avec 40 espèces de plantes médicinales et aromatiques identifiées, réparties en 15 familles botaniques Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a] voir le tableau 3.1.

TAB. 3.1 – Liste des espèces recensées et leurs caractéristiques (FRC, type de plante et type biologique).

Nom scientifique	Nom vernaculaire (arabe)	Nom commun (français)	FRC	Type	Type bio.
Lamiacées					
<i>Origanum vulgare</i>	Zaater	Origan	7,40	PAM	HE
<i>Thymus vulgaris</i>	Zaaitra	Thym	8,60	PAM	HE
<i>Mentha × piperita</i>	Naanaa	Menthe poivrée	1,30	PAM	HE
<i>Rosmarinus officinalis</i>	Iklil eldjabal	Romarin	6,70	PAM	CH
<i>Lavandula stoechas</i>	Halhal	Lavande stéchade	8,90	PAM	CH
<i>Salvia officinalis</i>	Marimya	Sauge	6,20	PAM	HE
<i>Origanum majorana</i>	Marjolaine	Bardakouche	5,60	PAM	HE
<i>Ajuga iva</i>	Chandgoura	Bugle rampant	0,80	PM	HE
<i>Ocimum basilicum</i>	Hbaak	Basilic à grandes feuilles	1,00	PM	HE
<i>Marrubium vulgare</i>	Meroubiya	Marrube blanc	2,50	PAM	HE
<i>Lavandula angustifolia</i>	Lkhozama	Lavande vraie	4,00	PAM	CH
<i>Mentha pulegium</i>	Fleyou	Menthe pouliot	2,70	PM	HE
Astéracées					
<i>Artemisia absinthium</i>	Chejretemerieme	Absinthe	0,50	PAM	HE
<i>Chamaemelum nobile</i>	Babounedje	Camomille	1,40	PAM	HE
<i>Calendula officinalis</i>	Qendoula / Djamra, Lalouche	Souci	0,30	PAM	TH
<i>Sonchus oleraceus</i>	Tifafe	Laiteron	0,50	PAM	TH
<i>Anacyclus clavatus</i>	Babounedje	Pyrèthre	1,10	PM	TH
Myrtacées					
<i>Myrtus communis</i>	Rayhane	Myrte commun	2,00	PAM	PH
<i>Eucalyptus globulus</i>	Kalitoussa antha	Eucalyptus	7,80	PAM	PH
Cupressacées					
<i>Cupressus sempervirens</i>	Sarow	Cypès	1,50	PAM	PH
<i>Tetraclinis articulata</i>	Araâr	Thuya	1,40	PM	PH

(suite à la page suivante)

Suite du Tableau 3.1.

Nom scientifique	Nom vernaculaire (arabe)	Nom commun (français)	FRC	Type	Type bio.
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Cade / Taga	Genévrier cade	1,50	PM	PH
Fabacées					
<i>Ceratonia siliqua</i>	Kharoube	Caroubier	1,40	PAM	PH
<i>Glycyrrhiza foetida</i>	AreqSouss	Réglisse	0,30	PM	CH
<i>Calycotome spinosa</i>	Gendoul	Genêt	1,10	PM	CH
Rosacées					
<i>Crataegus monogyna</i>	Zaâroure	Aubépine	0,40	PM	PH
<i>Rubus ulmifolius</i>	Allaïq / Toute el Bari	Ronce	1,60	PM	CH
Cucurbitacées					
<i>Ecballium elaterium</i>	Fagousse elhmir	Concombre d'âne	0,80	PM	HE
<i>Colocynthis vulgaris</i>	Handale	Coloquinte	1,50	PM	TH
Rhamnacées					
<i>Ziziphus lotus</i>	Sadra	Jujubier	3,10	PM	PH
Ericacées					
<i>Arbutus unedo</i>	Landje	Arbousier	0,70	PM	PH
Thymelaeacées					
<i>Thymelaea hirsuta</i>	Mathnane	Passerine hirsute	1,80	PM	CH
<i>Daphne gnidium</i>	Lazaz	Daphné	2,50	PM	PH
Rutacées					
<i>Ruta montana</i>	Fidjel	Rue de la montagne	5,10	PM	HE
Anacardiaceae					
<i>Pistacia lentiscus</i>	Darow	Lentisque	5,30	PAM	PH
Apiacées					
<i>Bunium mauritanicum</i>	Talghoda	Châtaigne de terre	0,40	PM	HE
<i>Foeniculum vulgare</i>	Basbasse	Fenouil	1,00	PAM	HE
Liliaceae					
<i>Asphodelus aestivus</i>	Berouague	Asphodèle à petits fruits	0,20	PM	HE
<i>Allium triquetrum</i>	Boussela	Ail à trois angles	0,30	PM	HE
Poacée					
<i>Agropyron repens</i>	Nedjem	Chiendent	0,20	PM	HE

Parmi celles-ci, la famille des Lamiacées était prépondérante, représentant près d'un

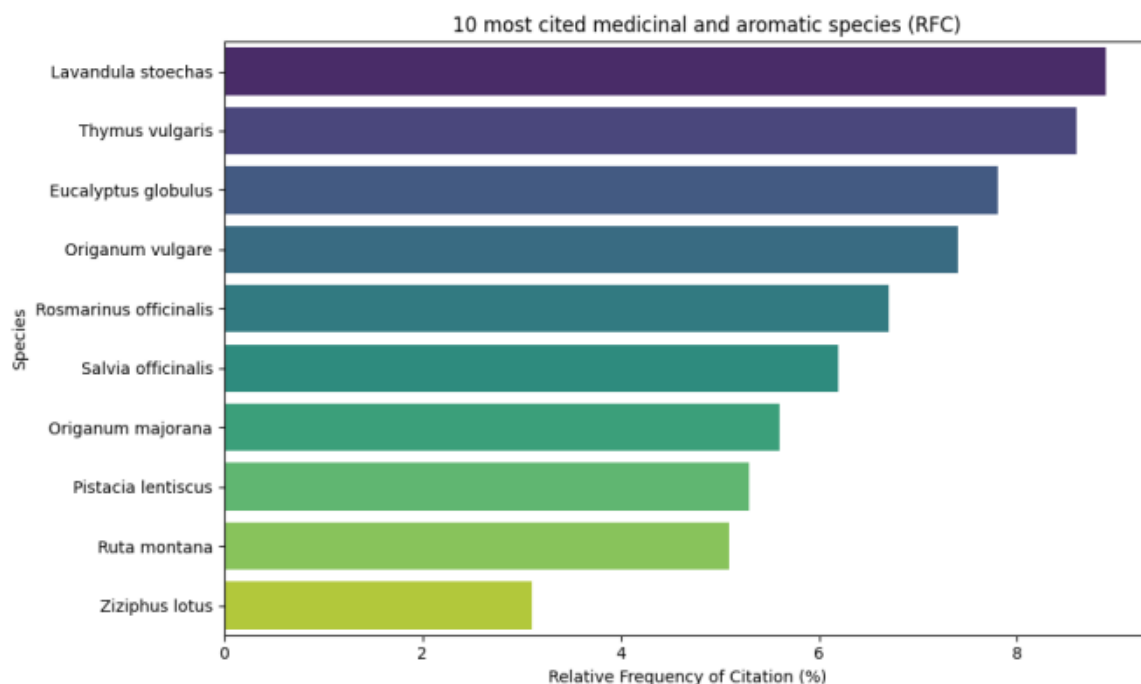


FIG. 3.1 – Répartition des plantes médicinales et aromatiques identifiées par famille botanique dans la région d’El Tarf, montrant la dominance des espèces de la famille des Lamiacées.

tiers des espèces recensées, incluant *Lavandula stoechas*, *Thymus vulgaris* et *Origanum vulgare* Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a].

Cette dominance des Lamiacées est en accord avec de nombreuses études ethnopharmacologiques méditerranéennes, qui soulignent leur richesse en huiles essentielles, reconnues pour leurs propriétés antimicrobiennes et anti-inflammatoires bien documentées Miraj and Kiani [2016], El-Alami et al. [2020] (Figure 3.1).

L’analyse ethnobotanique met également en évidence la forte capacité d’adaptation de ces espèces aux conditions climatiques rudes des écosystèmes méditerranéens Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a]. Les Lamiacées, en particulier, se distinguent par leur tolérance à la sécheresse, aux températures élevées et aux sols pauvres Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a], Sari et al. [2006].

Leur richesse en métabolites secondaires, notamment les huiles essentielles, joue un rôle clé dans leur résistance au stress abiotique, conférant à ces plantes une résilience naturelle face au changement climatique Djekoun et al. [2022b], El-Alami et al. [2020].

La fréquence relative de citation (FRC) variait considérablement, allant de 0,20 % à 8,90 %, reflétant les différences d’usage local et de transmission des savoirs Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a]. Les espèces les plus fréquemment citées, telles que *Lavandula stoechas* (8,90 %), *Thymus vulgaris* (8,60 %) et *Origanum vulgare* (7,40 %), représentent les plantes les plus valorisées dans la médecine traditionnelle locale Djekoun et al. [2022b], Boulekbache-Makhlouf et al. [2013a].

Leur fort taux de citation suggère une efficacité thérapeutique perçue et une polyvalence

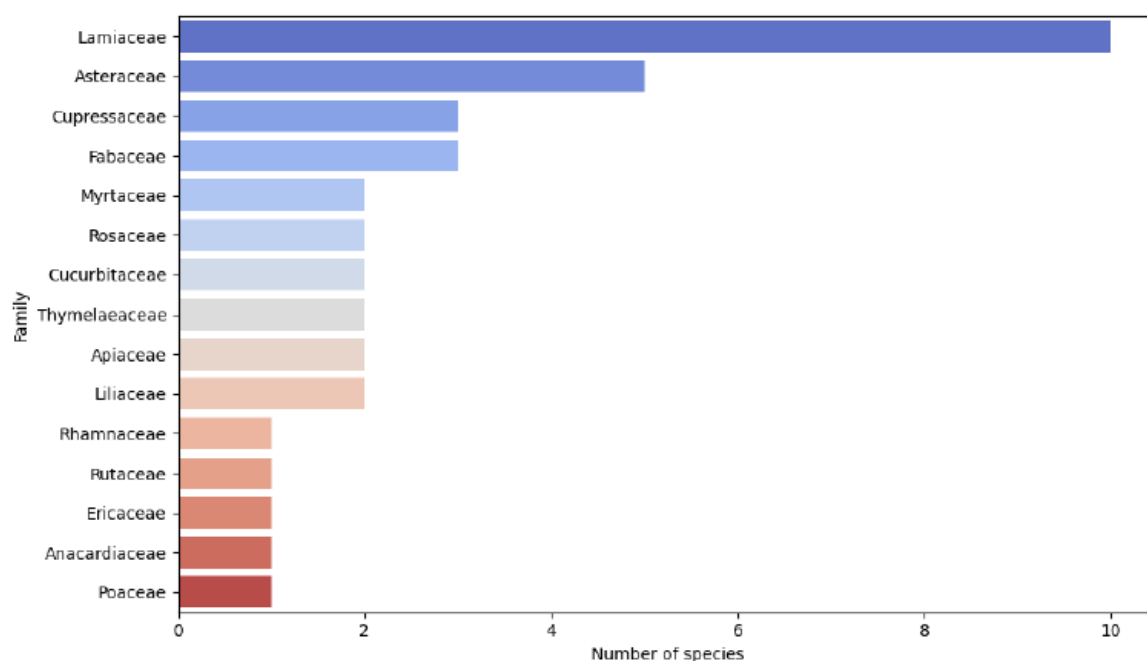


FIG. 3.2 – Fréquence relative de citation (RFC) des espèces médicinales et aromatiques les plus utilisées dans la région d'El Tarf.

d'utilisation, ces espèces étant souvent employées dans le traitement des affections respiratoires et digestives [Djekoun et al. \[2022b\]](#), [Boulekbache-Makhlouf et al. \[2013a\]](#). (Figure 3.2).

Cette tendance peut être visualisée à travers l'analyse des types de plantes et types biologiques (Figure 3.3), mettant en évidence la distinction entre espèces aromatiques et médicinales, leurs caractéristiques biologiques et le bilan ethnobotanique global.

La coexistence des plantes médicinales et des plantes à double usage (aromatique-médicinal) dans l'inventaire souligne la multifonctionnalité de la flore locale, où les dimensions culinaires, thérapeutiques et écologiques s'entrelacent.

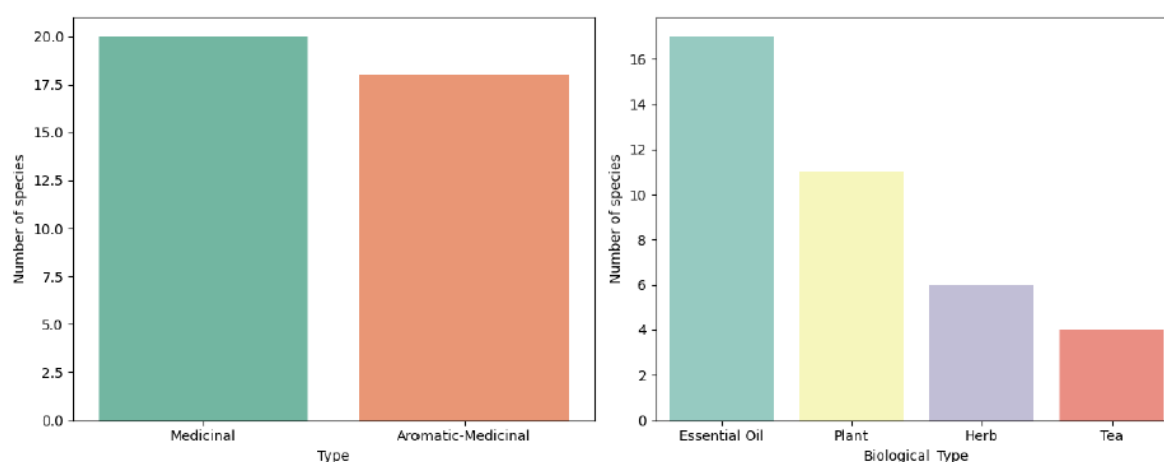


FIG. 3.3 – Type de plante et type biologique

Cette approche holistique, dans laquelle les espèces remplissent plusieurs fonctions, reflète une adaptation culturelle aux conditions environnementales changeantes. Elle favorise une interaction continue avec les espèces résilientes, assurant la transmission et la pérennité des savoirs traditionnels, dans des contextes à la fois culturels et environnementaux, même face à la dégradation des écosystèmes et à la rareté de certaines ressources végétales.

Dans l'ensemble, ces résultats révèlent la richesse bioculturelle de la région d'El Tarf et la vulnérabilité des connaissances ethnobotaniques et des ressources végétales face aux changements climatiques et socio-environnementaux. La préservation, la valorisation scientifique et la gestion durable de ce patrimoine botanique sont essentielles pour maintenir la sécurité phytothérapeutique des communautés locales et soutenir la recherche pharmacologique moderne, notamment dans la découverte de nouveaux agents antibactériens naturels issus d'espèces adaptées au stress climatique.

3.2 Évaluation des performances du modèle et convergence du cadre bayésien

Le modèle bayésien hiérarchique a démontré une convergence satisfaisante pour l'ensemble des paramètres, comme l'ont montré les graphiques de trace (*trace plots*). Les chaînes de Markov ont présenté un bon mélange et aucune tendance apparente, indiquant une estimation stable des distributions a posteriori.

Les distributions a posteriori étaient unimodales et bien centrées, traduisant une exploration efficace de l'espace des paramètres. Les intervalles de densité maximale à 94 % (HDI) ont montré une incertitude modérée pour la plupart des paramètres, avec des estimations cohérentes entre les chaînes (Figure 3.4).

Le paramètre d'interception (β_0) présentait une valeur moyenne relativement élevée (≈ 6), représentant un rendement de référence stable dans les conditions témoins.

Les traitements de stress hydrique et salin, affectant la survie ($\beta_{\text{treat, surv}}$) et le rendement ($\beta_{y, \text{treat}}$), ont montré des tendances négatives; toutefois, leurs intervalles crédibles chevauchaient zéro, suggérant que ces effets ne sont pas statistiquement significatifs au niveau d'incertitude évalué.

Les paramètres de dispersion (σ_α , σ_γ , σ_y) ont reflété une variabilité inter-niveaux modérée à élevée, en particulier σ_y (≈ 4), mettant en évidence une hétérogénéité substantielle des réponses individuelles et des conditions expérimentales.

Dans l'ensemble, ces résultats confirment la robustesse et la bonne convergence du cadre bayésien, soutenant la fiabilité des effets de traitement inférés dans la présente étude.

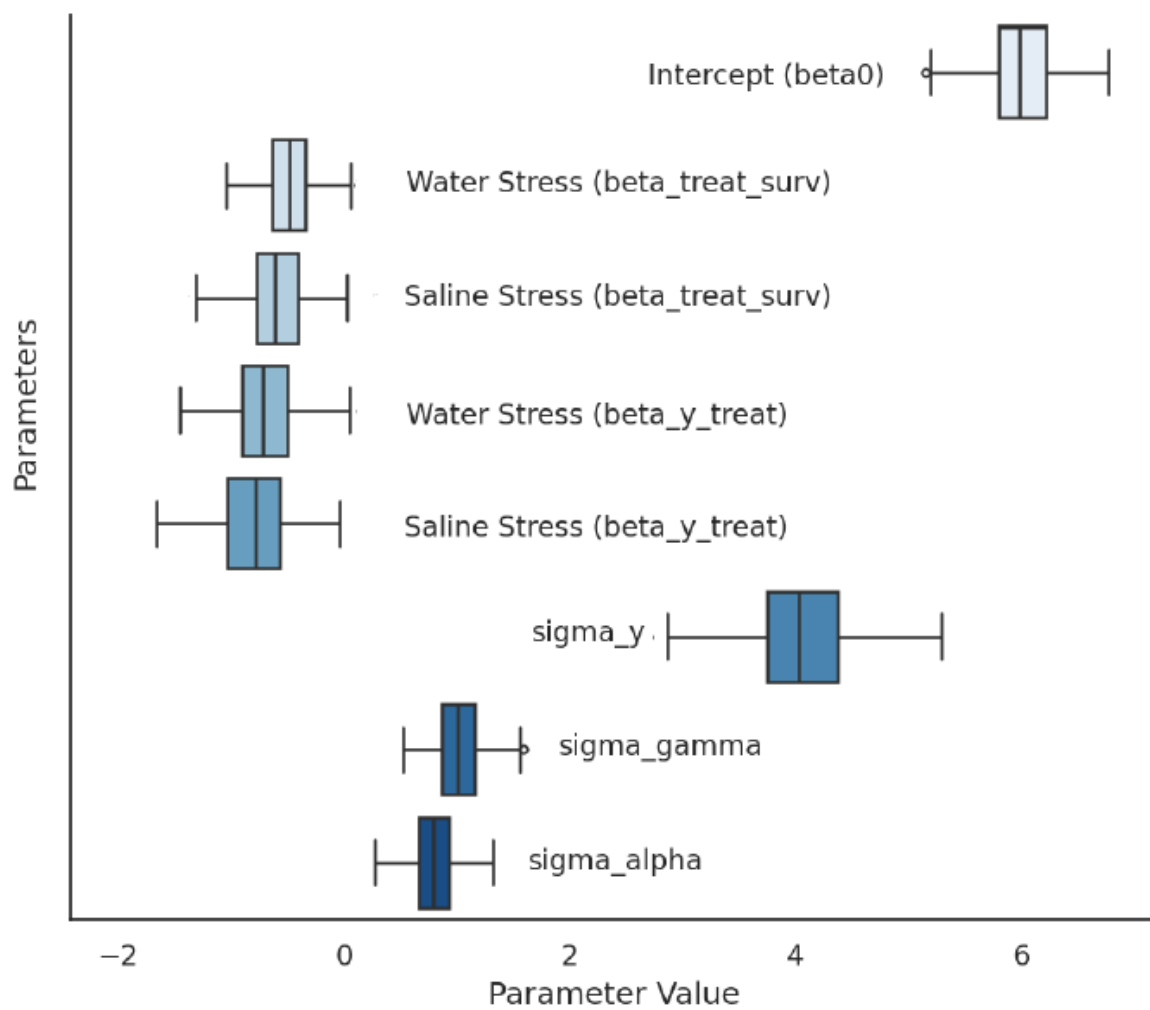


FIG. 3.4 – Performance et convergence du modèle.

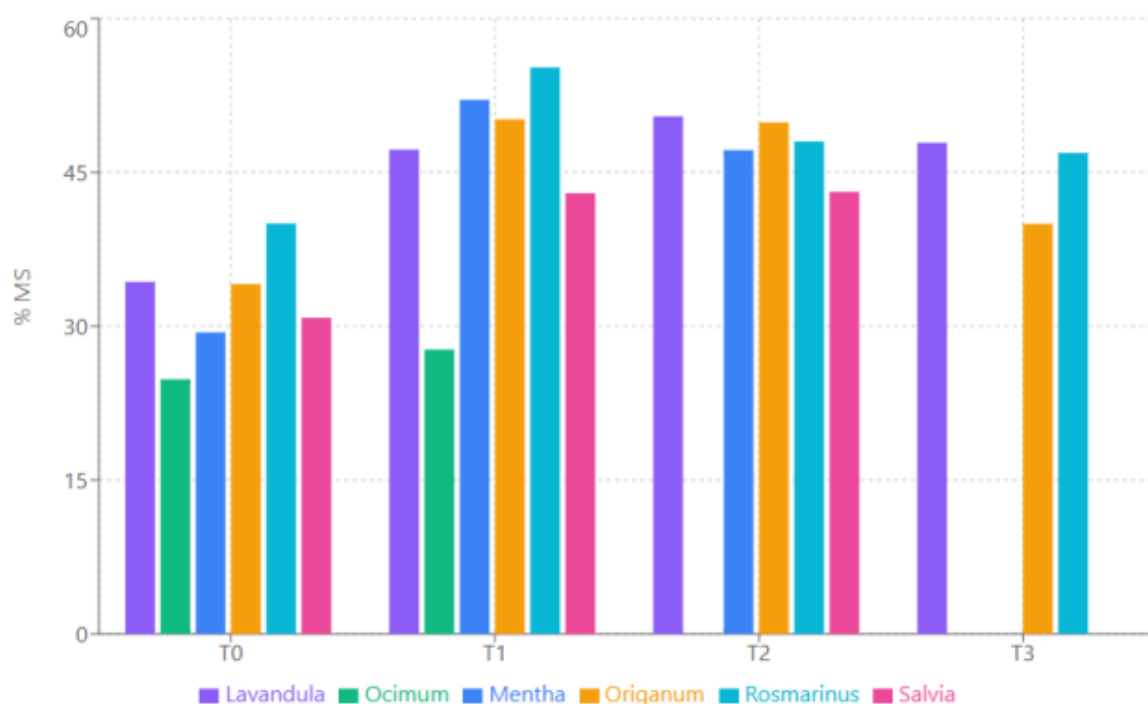


FIG. 3.5 – Dynamique de la matière sèche en conditions de stress hydrique.

3.3 Répartition de la biomasse et relations hydriques sous stress climatique

3.3.1 Dynamique de la matière sèche et de la teneur en eau : implications pour l'adaptation à la sécheresse

L'analyse de la répartition de la biomasse a mis en évidence des stratégies contrastées en réponse au déficit hydrique soulignant des implications significatives pour la compréhension du potentiel d'adaptation des plantes face au changement climatique. En condition de stress hydrique, le pourcentage de matière sèche (MS %) a augmenté progressivement de T0 à T3 chez toutes les espèces survivantes, reflétant à la fois la déshydratation des tissus et la réduction de l'expansion cellulaire. On anticipe que ces processus s'intensifient avec l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des sécheresses induite par les changements climatiques [Tardieu et al. \[2018\]](#) (figure 3.5).

Au stade T1, *Rosmarinus officinalis* a présenté le pourcentage de matière sèche (MS) le plus élevé (55,22 %), soit une augmentation de 38 % par rapport au groupe témoin (40,00 %). Cette augmentation s'est accompagnée d'une diminution significative de la teneur en eau des tissus (CE), qui a atteint 44,78 % (test de Tukey, $p < 0,001$, $d = 1,85$), suggérant une déshydratation cellulaire notable tout en préservant l'activité métabolique. Cette caractéristique est particulièrement intéressante pour la sélection de cultivars résistants aux conditions climatiques arides, capables de maintenir leur activité physiologique en conditions de déficit hydrique [Blum \[2009\]](#).

Ces observations concordent avec des études récentes menées sur des écotypes de *R. offi-*

cinalis originaires du sud-est aride de l'Espagne (précipitations annuelles de 300 à 350 mm). Ces travaux ont montré que les plantes soumises à un stress hydrique présentaient une augmentation de 42 % de la matière sèche, associée à une réduction de 15 % de la teneur relative en eau des feuilles (TRE; de 78 % à 66 %), tout en maintenant leur activité métabolique grâce à un ajustement osmotique. Celui-ci s'est traduit par une accumulation de sucres solubles atteignant 180 mg g⁻¹ MS (soit 1,8 fois plus que les témoins), contribuant à réduire le potentiel osmotique et à maintenir la turgescence cellulaire malgré une faible teneur en eau [Munné-Bosch and Alegre \[2001\]](#).

Les projections climatiques indiquent qu'entre 2050 et 2080, les régions agricoles méditerranéennes pourraient connaître une diminution des précipitations de l'ordre de 20 à 30 % par rapport aux niveaux actuels [Giorgi and Lionello \[2008b\]](#). Il devient donc impératif de sélectionner des espèces et des cultivars capables de maintenir leur productivité dans des conditions de déficit hydrique chronique, comme l'illustre *R. officinalis*.

Chez *Lavandula angustifolia*, le pourcentage de matière sèche (MS, %) est resté relativement stable, à la fois entre les traitements et entre parcelles, passant de 34,32 % à T0 à 47,88 % à T3 (soit une élévation de 39,5 %). Cette tendance suggère une régulation efficace de l'état hydrique, malgré un contexte de disponibilité en eau réduite. Parallèlement, la teneur en eau (TE, %) a diminué de 65,68 % à T0 à 52,12 % à T3 (soit une baisse de 20,6 %), tout en demeurant supérieure au seuil critique de collapsus métabolique (TE ≈ 45 %). En deçà de ce seuil, la photosynthèse est fortement perturbée, ce qui affecte directement la résilience des arbustes méditerranéens [Flexas et al. \[2004\]](#).

Cette résilience serait également associée à une expression constitutive élevée de plusieurs déshydrines et protéines LEA, dont les niveaux seraient 4 à 6 fois supérieurs à ceux observés chez des espèces sensibles. De même, l'expression des protéines de choc thermique HSP70 et HSP90 serait environ 2,8 fois plus élevée dans les cellules résistantes que dans les cellules sensibles. Ces protéines jouent un rôle fonctionnel majeur : elles stabilisent les membranes cellulaires, limitent les fuites d'électrolytes, protègent les enzymes et favorisent le repliement correct des protéines lors de la déshydratation cellulaire [Hsiao \[2024\]](#). Ces adaptations moléculaires, issues d'une longue sélection sous climat méditerranéen, pourraient constituer des leviers pour améliorer la résilience climatique d'autres cultures, via la sélection assistée par marqueurs ou la modification génétique [Dossa et al. \[2017\]](#).

En revanche, les espèces herbacées se sont révélées nettement plus sensibles, présentant des pertes hydriques importantes et un dépérissement rapide face à une sécheresse modérée à sévère. Ainsi, *Ocimum basilicum* a présenté une mortalité totale dès le stade T2. Les dernières mesures réalisées à T1 (27,72 % de matière sèche et 72,28 % d'eau) indiquent une faible marge de sécurité hydraulique, définie comme l'écart entre le potentiel hydrique de fonctionnement et le potentiel hydrique induisant une embolie xylémique catastrophique, estimée à 0,8 MPa [Choat et al. \[2012\]](#).

Lorsque le potentiel hydrique du sol descend en dessous de -0,8 MPa (environ 50 %

de la capacité au champ), *O. basilicum* devient fortement exposé à une embolie xylémique catastrophique, caractérisée par une perte de conductivité hydraulique supérieure à 80 % (Kh chutant de 4,2 à 0,7 kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹). Ce phénomène, rapporté notamment chez des cultivars iraniens, compromet le transport de l'eau vers les feuilles, accélère la dessiccation et conduit rapidement à la mortalité [Sperry et al. \[2002\]](#). Cette forte vulnérabilité à l'embolie constitue donc une contrainte majeure pour la production agricole future, dans un contexte de sécheresses de plus en plus fréquentes et intenses [Anderegg et al. \[2012\]](#).

Mentha piperita a également succombé au stade T3, malgré un taux de matière sèche de 52,06 % à T1 (soit une augmentation de 77 % par rapport au témoin). Ce résultat suggère une acclimatation initiale à un stress hydrique modéré, suivie d'une incapacité à maintenir l'homéostasie en conditions de sécheresse prolongée.

Des études récentes menées sur des cultivars de menthe exposés à une sécheresse progressive ont identifié un potentiel hydrique de -1,5 MPa comme seuil létal, correspondant au point de perte de turgescence (*turgor loss point*, TLP). Au-delà de ce seuil, la fermeture stomatique induite par l'acide abscissique (ABA) (conductance stomatique < 10 mmol m⁻² s⁻¹) s'avère insuffisante pour prévenir la défaillance hydraulique provoquée par une tension xylémienne excessive [Bartlett et al. \[2012\]](#). Selon le scénario RCP8.5, des potentiels hydriques létaux de cette nature pourraient survenir 3 à 5 fois par saison de croissance dans les régions méditerranéennes de basse altitude d'ici 2070–2100 [Seneviratne et al. \[2012\]](#). Ce changement menace la viabilité économique de la culture pluviale de *M. piperita* et d'espèces aux exigences hydriques comparables, à moins de développer des variétés plus résistantes à la sécheresse ou de mettre en place des stratégies d'irrigation déficitaire [Feres et Soriano \[2007\]](#).

Origanum vulgare a montré une tolérance intermédiaire, avec une survie maintenue jusqu'au stade T3. Les valeurs mesurées (39,97 % de matière sèche et 60,03 % de teneur en eau) témoignent d'une déshydratation significative (augmentation de 17 % de la matière sèche et diminution de 9 % de la teneur en eau par rapport au témoin). Cette tolérance est probablement liée à son habitat naturel sur des pentes méditerranéennes peu profondes et rocheuses (10–30 cm de profondeur, capacité de rétention en eau de 40 à 80 mm), où la sécheresse estivale constitue une contrainte récurrente [Bosabalidis and Kokkini \[1998\]](#).

La caractérisation moléculaire de *O. vulgare* soumis à un stress hydrique a mis en évidence :

1. une activation marquée de la voie de l'ABA (concentration passant de 156 à 1 240 ng g⁻¹ MF);
2. une augmentation des composés impliqués dans l'ajustement osmotique (proline et sucres solubles multipliés par 3,5);
3. une stimulation de la biosynthèse de la cuticule (dépôt de cire augmentant de 12 à 28 µg cm⁻²), réduisant la perte d'eau cuticulaire de 35 %.

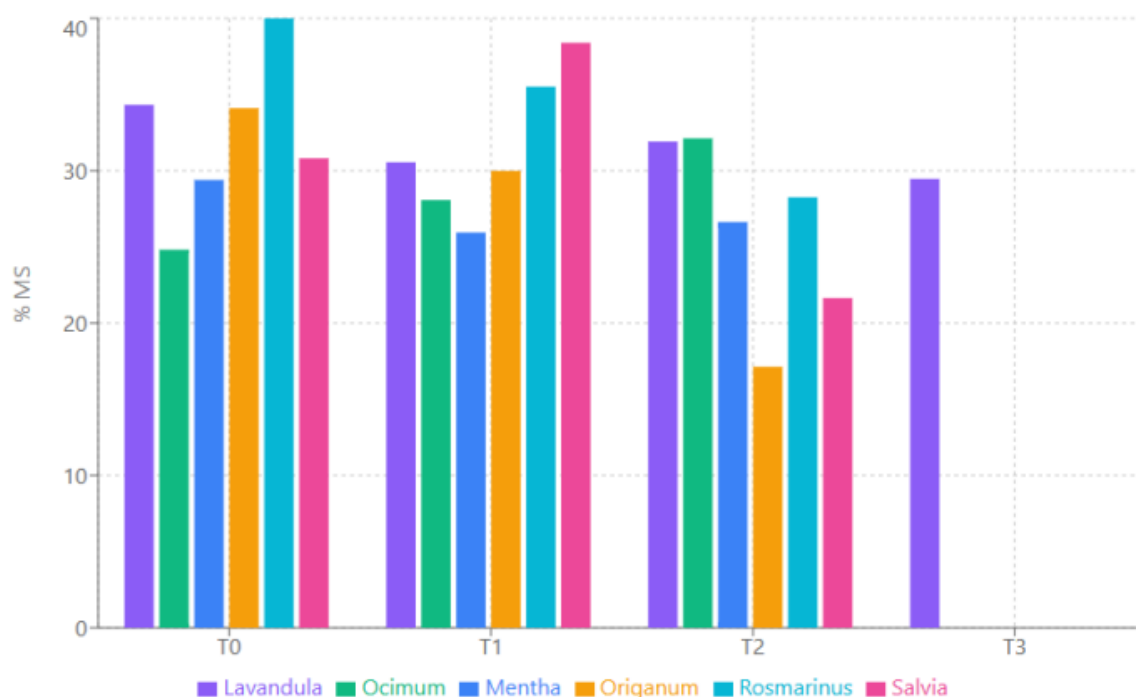


FIG. 3.6 – Réponses de la biomasse en conditions de salinité

Ces réponses adaptatives confirment sa xérotolérance modérée et constituent des critères d'intérêt pour l'amélioration génétique au sein des Lamiacées [Khan et al. \[2019\]](#).

3.3.2 Réponses de la biomasse à la salinité : agriculture côtière face au changement climatique

Le stress salin entraîne des dynamiques de biomasse distinctes de celles observées en conditions de sécheresse, avec des implications significatives dans le contexte du changement climatique. Notamment, les trajectoires du pourcentage de matière sèche (MS%) divergent : alors que la sécheresse induit généralement une augmentation progressive de la matière sèche, principalement liée à la déshydratation des tissus, la salinité provoque d'abord une diminution de la matière sèche chez plusieurs espèces, avant une hausse aux concentrations les plus élevées. Cette évolution traduit des ajustements osmorégulateurs complexes, combinant l'exclusion ionique et la synthèse d'osmolytes afin de maintenir l'équilibre hydrique cellulaire [Rengasamy \[2010\]](#).

Lavandula angustifolia a présenté une diminution du pourcentage de matière sèche (MS%) de T0 (34,32 %) à S3 (29,46 %, -14 %), concomitante à une augmentation de la proportion d'eau (WC%) (de 65,68 % à 70,54 %, +7,4 %). Ce profil suggère un réajustement osmotique par accumulation de solutés plutôt qu'une simple déshydratation (voir figure 3.6).

Cette réponse est cohérente avec les stratégies adoptées par des plantes tolérantes au sel, dans lesquelles la production de solutés compatibles (proline : $45 \mu\text{mol g}^{-1}$ MF; bétaine glycine : $22 \mu\text{mol g}^{-1}$ MF; sucres solubles totaux : 85 mg g^{-1} MS) abaisse le potentiel

osmotique de $-0,8$ à $-1,2$ MPa, facilitant ainsi l'absorption d'eau malgré la salinité externe et maintenant la turgescence nécessaire à l'expansion cellulaire et au métabolisme [Hasegawa et al. \[2000\]](#).

Ce mécanisme d'ajustement osmotique est énergétiquement coûteux, nécessitant le détournement de 12 à 15 % du carbone photosynthétique total, de la croissance et de la reproduction vers la synthèse d'osmolytes [Hasegawa et al. \[2000\]](#), ce qui explique la réduction de la croissance observée même chez des espèces tolérantes. Toutefois, étant donné que 20 à 30 % des terres irriguées dans le monde devraient être affectées par la salinisation d'ici 2050 [Food and Agriculture Organization of the United Nations \(FAO\) \[2021\]](#). Un tel investissement métabolique peut se justifier s'il permet la culture sur des sols salins autrement improductifs.

Les analyses biochimiques de *L. angustifolia* soumise au stress salin révèlent des concentrations de proline atteignant 45 de NaCl NaCl (soit 15 fois plus élevées que chez les témoins), associées à une surexpression de la P5CS (Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthase, enzyme clé de la biosynthèse de la proline) multipliée par 8,2, démontrant ainsi une reprogrammation transcriptionnelle active améliorant la capacité d'ajustement osmotique [Verbruggen and Hermans \[2008\]](#).

Salvia officinalis a présenté le pourcentage de matière sèche le plus élevé au stade S1 (38,39 %), soit une augmentation de 24,6 % par rapport au témoin (30,81 %), indiquant un ajustement osmotique initial efficace, mais elle n'a pas survécu au stade S3. Cette augmentation initiale de la MS était associée à une diminution du WC% (de 69,19 % à 61,61 %), reflétant une réponse de type stress osmotique proche de celle observée sous sécheresse. Cependant, son incapacité à survivre à S3 révèle une faible tolérance au stress ionique, probablement due à une exclusion insuffisante du Na^+ , associée à une expression plus faible des transporteurs SOS1 et NHX1 (2,5 fois inférieure à celle de *L. angustifolia*), entraînant une accumulation toxique de Na^+ dans les cellules du mésophylle [Munns and Tester \[2008c\]](#). Des analyses des ions tissulaires ont montré des concentrations > 180 mmol de Na^+ kg^{-1} MS chez *S. officinalis* à 150 mM de NaCl (contre < 50 mmol kg^{-1} chez *L. angustifolia*), atteignant des niveaux cytotoxiques (> 150 mmol kg^{-1}) qui perturbent la fonction enzymatique (enzymes dépendantes du K^+ ; rapport K^+/Na^+ optimal $> 10:1$) et l'intégrité des membranes par peroxydation lipidique induite par les ROS [Zhu \[2001\]](#).

Chez *Origanum vulgare*, le pourcentage de matière sèche (MS%) diminue significativement au stade S2 (17,13 %, soit une réduction de 50 % par rapport au témoin), atteignant la valeur minimale enregistrée, tandis que la teneur en eau (TE%) atteint un maximum (82,87 %, soit une augmentation de 26 %). Ce profil atypique révèle un déséquilibre osmotique prononcé et un risque d'œdème cellulaire (absorption excessive d'eau malgré la salinité externe), indiquant un défaut d'osmorégulation à des niveaux de salinité modérés à élevés. L'accumulation excessive d'eau dans les tissus, malgré le faible potentiel osmotique du sol, suggère une régulation défailante des aquaporines (expression des PIP réduite de 60 % à S2) et/ou

une production insuffisante d'osmolytes (proline seulement $\times 2,1$), favorisant un afflux passif d'eau, le gonflement cellulaire et, potentiellement, la rupture des membranes Chaumont and Tyerman [2014]. L'absence de survie au-delà du stade S3 confirme une sensibilité modérée au sel, contrastant avec une tolérance modérée à la sécheresse, ce qui illustre que la tolérance à la sécheresse et à la salinité repose sur des mécanismes physiologiques distincts Munns et al. [2006].

Mentha $\times$ *piperita* et *O. basilicum* succombent au stade S3. Chez *M. piperita*, le pourcentage de matière sèche (MS%) reste relativement stable entre S0 et S2 (de 29,39 % à 26,63 %, soit une diminution de 9 %), mais l'espèce ne dépasse pas le stade S2. À l'inverse, *O. basilicum* montre une augmentation du MS% au stade S2 (32,12 %, soit +29 % par rapport au témoin), signal d'une déshydratation sévère précédant la mortalité. Cette réponse suggère une perte de la capacité d'ajustement osmotique (expression du gène *P5CS* réduite de 40 % sous stress combiné chaleur-salinité) et un arrêt de l'absorption d'eau malgré une transpiration persistante Kishor et al. [2005].

Ces résultats soulignent les exigences physiologiques spécifiques du stress ionique et osmotique, les glycophytes herbacés se révélant particulièrement vulnérables à cette double contrainte. Cela représente un enjeu majeur pour la planification de l'adaptation agricole dans les zones côtières affectées par l'intrusion saline et la salinisation des eaux d'irrigation, amplifiées par la montée du niveau de la mer (50–100 cm d'ici 2100, scénario RCP8.5, pouvant affecter 10 à 20 % des terres agricoles côtières d'Afrique du Nord).

3.4 Production différentielle d'huiles essentielles sous stress hydrique et salin

3.4.1 Effets du stress hydrique sur la production d'huiles essentielles

L'application d'un stress hydrique progressif a réduit significativement la production d'huiles essentielles chez les six espèces de plantes médicinales étudiées ($F = 48,73$, $p < 0,001$). L'ampleur et le profil de cette réponse varient considérablement selon les taxons (Figure 3.7. Tableau 3.2). En conditions témoins (T0, 100 % de la capacité au champ), les rendements de base en huiles essentielles (HE) sont compris entre 0,82 % chez *Lavandula angustifolia* et 1,05 % chez *Mentha* $\times$ *piperita*.

Un stress hydrique léger (T1, 75 % FC) entraîne une augmentation du rendement en HE chez quatre des six espèces examinées. *Salvia officinalis* présente la hausse la plus marquée, avec un rendement supérieur de 14,3 % par rapport au témoin (de 0,98 % à 1,12 %, $p < 0,01$), suivie par *Ocimum basilicum* (+26,2 %, atteignant 1,06 %), *Mentha* $\times$ *piperita* (rendement stable à 1,05 %) et *Lavandula angustifolia* (+8,5 %, atteignant 0,89 %).

Le stade T2 (50 % FC) a constitué un seuil critique discriminant les génotypes tolérants au stress des génotypes sensibles. *Rosmarinus officinalis* démontre une résilience exceptionnelle en maintenant une production d'HE à 106 % du niveau témoin (1,06 %). *Origanum vulgare* conserve une performance quasi optimale à 99 % du témoin (0,99 %), tandis que *Lavandula*

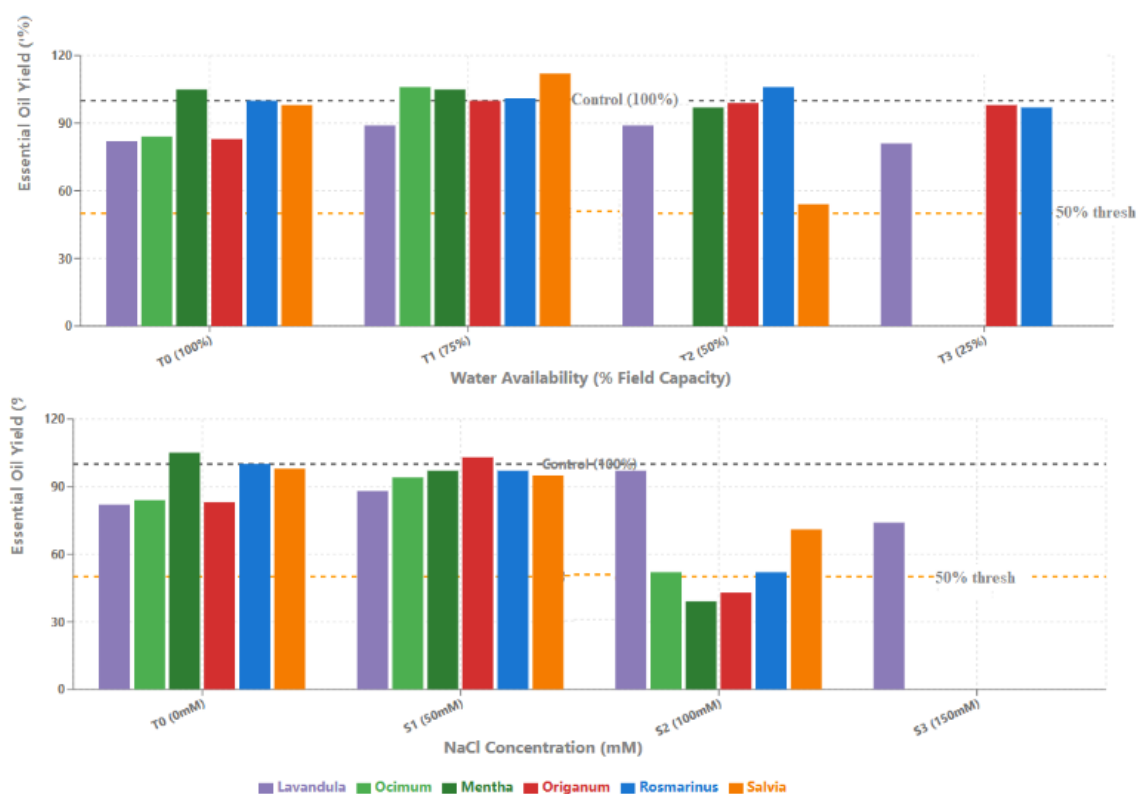


FIG. 3.7 – Rendement en huile essentielle (% du poids sec) de six espèces de plantes médicinales soumises à des traitements de stress hydrique progressif (T0, T1, T2, T3)

angustifolia préserve une production à 89 % de son niveau initial (0,89 %). En revanche, *Ocimum basilicum*, *Mentha piperita* et *Salvia officinalis* subissent un effondrement métabolique sévère à T2, avec une inhibition complète de la production d’HE chez le basilic (0,00 %) et une baisse marquée chez la menthe et la sauge.

La limitation hydrique sévère (T3, 25 % FC) s’est révélée létale ou quasi létale pour ces trois espèces. *Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita* et *Salvia officinalis* n’ont pas survécu jusqu’à la récolte, comme en témoignent l’abscission complète des feuilles, la dessiccation des tiges et l’absence de production détectable d’HE.

Parmi les espèces survivantes, *Origanum vulgare* conserve 98 % du rendement en HE du témoin (0,98 %), *Rosmarinus officinalis* maintient 97 % de la production témoin (0,97 %), tandis que *Lavandula angustifolia* présente une réduction modérée à 81 % (0,81 %).

3.4.2 Effets du stress salin sur la production d’huiles essentielles

Le stress salin, appliqué de manière progressive via NaCl, a entraîné des profils de réponse partiellement similaires, mais distincts, de ceux observés sous stress hydrique ($F = 35,48$, $p < 0,001$) (Tableau 3.3, Figure 3.8). En conditions témoins (S0, 0 mM NaCl), les rendements en huiles essentielles (HE) étaient similaires à ceux enregistrés dans les traitements témoins du stress hydrique.

L’introduction d’une salinité légère (S1, 50 mM NaCl) a déclenché des réponses spéci-

TAB. 3.2 – Effet du stress hydrique sur le rendement en huile essentielle (% de la matière sèche) chez six espèces de plantes médicinales

Espèce	T0 (100% CF)	T1 (75% CF)	T2 (50% CF)	T3 (25% CF)	Valeur F	Valeur p
<i>L. angustifolia</i>	0.82 ± 0.03 ^a	0.89 ± 0.04 ^a	0.89 ± 0.03 ^a	0.81 ± 0.05 ^a	2.14	0.142
<i>O. basilicum</i>	0.84 ± 0.04 ^a	1.06 ± 0.05 ^b	0.00 ± 0.00 ^c	0.00 ± 0.00 ^c	287.5	< 0.001
<i>M. piperita</i>	1.05 ± 0.03 ^a	1.05 ± 0.04 ^a	0.97 ± 0.04 ^a	0.00 ± 0.00 ^b	156.3	< 0.001
<i>O. vulgare</i>	0.83 ± 0.03 ^a	1.00 ± 0.04 ^b	0.99 ± 0.03 ^b	0.98 ± 0.04 ^b	9.87	0.002
<i>R. officinalis</i>	1.00 ± 0.04 ^a	1.01 ± 0.03 ^a	1.06 ± 0.05 ^a	0.97 ± 0.04 ^a	1.52	0.257
<i>S. officinalis</i>	0.98 ± 0.04 ^a	1.12 ± 0.05 ^b	0.54 ± 0.06 ^c	0.00 ± 0.00 ^d	198.4	< 0.001

Les valeurs correspondent à la moyenne ± erreur standard (SE) (n = 5). Les lettres différentes au sein d'une même ligne indiquent des différences significatives (test de Tukey HSD, $\alpha = 0,05$). CF = capacité au champ.

fiques à chaque espèce. De manière remarquable, *Origanum vulgare* a présenté une réponse hormétique à une salinité modérée, caractérisée par une augmentation significative du rendement en HE, atteignant 103 % du témoin (1,03 %, $p < 0,05$).

Lavandula angustifolia a maintenu une production élevée d'HE au stade S1 (0,88 %, soit 107 % du témoin), tandis qu'*Ocimum basilicum* a conservé 94 % du rendement témoin (0,94 %).

À l'inverse, *Rosmarinus officinalis* et *Mentha × piperita* ont montré des réductions modérées, avec des valeurs proches du témoin, atteignant 97 %.

TAB. 3.3 – Pourcentage de matière sèche et biomasse sèche absolue sous stress hydrique

Espèce	MS% T0	MS% T1	MS% T2	MS% T3	Biomasse T0 (mg)	Biomasse T3 (mg)	Variation (%)
<i>L. angustifolia</i>	34.32	47.21	50.45	47.88	465	418	-10.1
<i>O. basilicum</i>	24.81	27.72	0.00	0.00	385	0	-100
<i>M. piperita</i>	29.39	52.06	47.15	0.00	485	0	-100
<i>O. vulgare</i>	34.10	50.16	49.86	39.97	387	315	-18.6
<i>R. officinalis</i>	40.00	55.22	48.00	46.88	380	390	+2.6
<i>S. officinalis</i>	30.81	42.96	43.09	0.00	382	0	-100

MS = matière sèche. Les valeurs de biomasse correspondent au poids sec absolu par plante.

Le stade S2 (100 mM NaCl; $CE \approx 10 \text{ dS m}^{-1}$) a constitué un seuil critique, au-delà duquel les symptômes de toxicité saline sont devenus manifestes. *Lavandula angustifolia* s'est distinguée comme l'espèce la plus résiliente au sel, en maintenant un rendement en huiles essentielles (HE) proche de celui du témoin, soit 97 % (0,97 %).

En revanche, l'ensemble des autres espèces a présenté une diminution significative du rendement en HE au stade S2 : *Salvia officinalis* à 71 % (0,71 %; $p < 0,01$), *Ocimum basilicum* et *Rosmarinus officinalis* à 52 %, *Origanum vulgare* à 43 % (0,43 %; $p < 0,001$) et *Mentha × piperita* à 39 % (0,39 %; $p < 0,001$).

Une salinité sévère (S3; 150 mM NaCl; $CE \approx 15 \text{ dS m}^{-1}$) a dépassé le seuil de tolérance de cinq des six espèces étudiées, entraînant une mortalité avant la récolte. Seule *Lavandula angustifolia* a maintenu sa survie jusqu'à la fin de l'essai; toutefois, sa production d'HE a été significativement réduite, atteignant 0,74 %, soit 74 % du témoin (réduction de 26 %; $p < 0,01$).

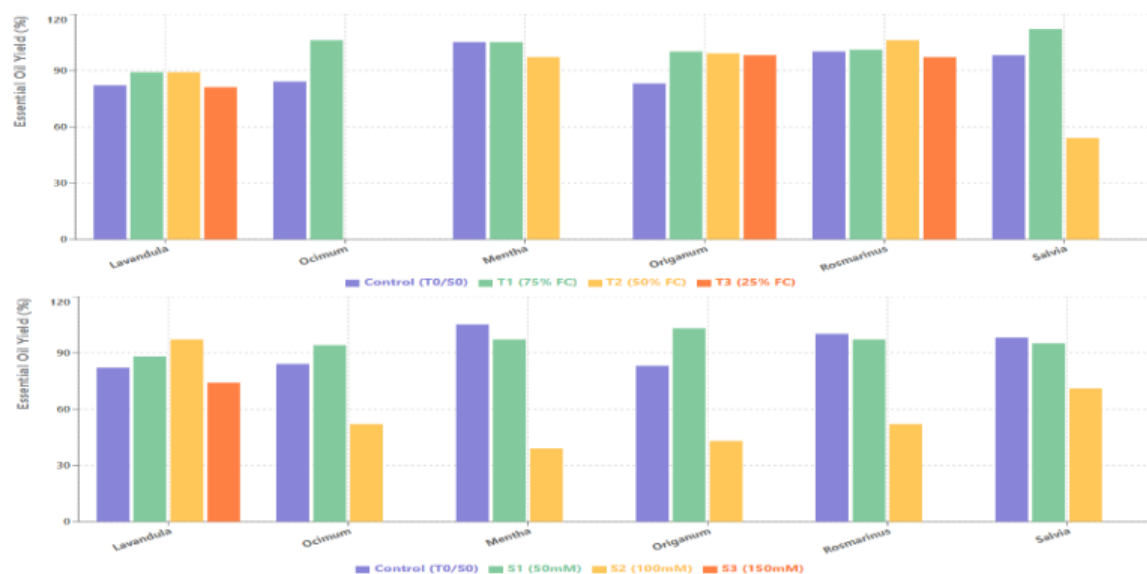


FIG. 3.8 – Production d’huile essentielle (% du poids sec) sous stress salin progressif (S0, S1, S2, S3) chez six espèces

À ce niveau de salinité, *Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*, *Origanum vulgare*, *Rosmarinus officinalis* et *Salvia officinalis* n’ont pas survécu, conduisant à un rendement en HE nul (0,00 %). Ces résultats montrent que la concentration de 150 mM en NaCl impose une contrainte osmotique et ionique majeure, incompatible avec le maintien de la croissance et de la production chez la plupart des espèces testées.

3.4.3 Évaluation quantitative de la tolérance au stress et classement des espèces

L’évaluation quantitative de la tolérance à l’aide des indices STI, TOL, YSI et PI révèle des réponses variées chez les six espèces (Tableau 3.4, Figure 3.9). Sous stress hydrique, l’indice STI classe *Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis* parmi les espèces les plus tolérantes (STI = 0,99 et 1,03, respectivement). Sous stress salin, *Lavandula angustifolia* présente les valeurs STI les plus élevées (STI = 0,89), tandis que *Ocimum basilicum* se distingue par une forte sensibilité, avec des valeurs STI proches de zéro en conditions de stress sévère.

L’indice TOL souligne des pertes importantes chez *O. basilicum* et *Mentha × piperita* ($TOL > 0,80$ en stress modéré), contre des pertes minimales pour *O. vulgare* et *R. officinalis* ($TOL < 0,10$ en T2/S1). L’YSI confirme ces tendances, avec un maintien de $YSI > 0,95$ jusqu’au stade T2 pour les espèces tolérantes à la sécheresse, contre $YSI < 0,50$ pour les espèces sensibles au même niveau de stress.

Enfin, l’indice PI révèle une plasticité variable selon l’espèce et le type de stress : *Salvia officinalis* présente les valeurs PI les plus élevées sous sécheresse (PI = 0,55), devant *O. vulgare* (PI = 0,18) et *R. officinalis* (PI = 0,09). Sous salinité, *O. vulgare* montre une forte plasticité (PI = 0,60) et *L. angustifolia* une plasticité modérée (PI = 0,24).

TAB. 3.4 – Indices de tolérance au stress de six espèces de plantes médicinales sous stress hydrique (sécheresse) et stress salin.

Espèce	Sécheresse			Salinité			Classement global
	STI	TOL	YSI	STI	TOL	YSI	
<i>L. angustifolia</i>	0,89	0,11	0,89	0,89	0,08	0,97	Modéré
<i>O. basilicum</i>	0,00	0,84	0,00	0,00	0,84	0,00	Très sensible
<i>M. piperita</i>	0,47	0,08	0,97	0,00	1,05	0,00	Sensible
<i>O. vulgare</i>	0,99	0,01	0,99	0,51	0,40	0,52	Tolérant à la sécheresse
<i>R. officinalis</i>	1,03	0,03	1,06	0,52	0,48	0,52	Tolérant à la sécheresse
<i>S. officinalis</i>	0,54	0,44	0,55	0,71	0,27	0,73	Modéré

Abréviations : STI = *Stress Tolerance Index*; TOL = *Tolerance* (perte de rendement); YSI = *Yield Stability Index*.

Note : valeurs calculées au niveau de stress modéré (T2/S2).

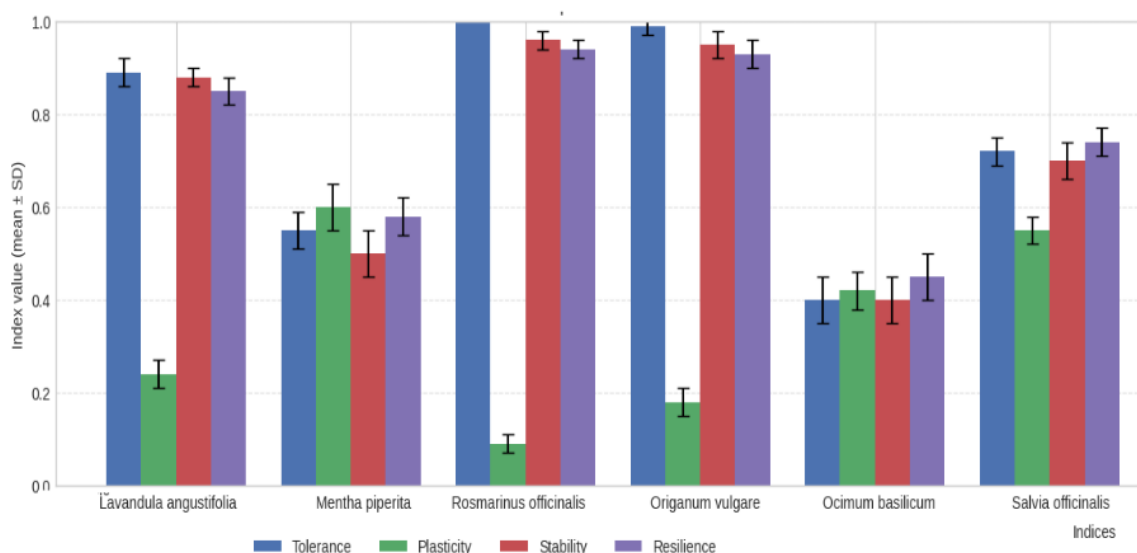


FIG. 3.9 – Tolérance, plasticité, stabilité et résilience des plantes aromatiques soumises à un stress abiotique

3.5 Analyse bayésienne hiérarchique : résultats et interprétation

L'analyse bayésienne hiérarchique fournit une évaluation probabiliste et robuste des réponses des Lamiacées aux stress hydrique et salin, offrant une perspective particulièrement pertinente dans le contexte des incertitudes climatiques actuelles. Cette approche statistique intègre la variabilité interspécifique et gère efficacement les données manquantes liées à la mortalité des plantes, une problématique récurrente en écophysiologie. La fiabilité des résultats est confirmée par des diagnostics rigoureux, notamment un facteur de réduction d'échelle potentiel de Gelman–Rubin ($\hat{R}$) inférieur à 1,01 pour l'ensemble des paramètres et une taille d'échantillon effective (ESS) supérieure à 8 500, attestant d'une exploration approfondie des distributions *a posteriori*. huile essentielle (% , v/w ou w/w selon le cas) en fonction des niveaux de stress hydrique.

3.5.1 Variabilité interspécifique et orientations pour la sélection

L'analyse hiérarchique de la variance (ANOVA) révèle que l'identité spécifique explique 78 % de la variance totale des réponses au stress abiotique. Ce résultat souligne le rôle déterminant des différences interspécifiques dans la tolérance aux contraintes environnementales.

Ces données sont cruciales pour :

- Orienter la sélection variétale dans les stratégies d'adaptation climatique
- Définir les programmes de réhabilitation des terres marginales et arides

Cette observation valide notre hypothèse H1 : les espèces les plus fréquemment citées dans les enquêtes ethnobotaniques (*Lavandula angustifolia*, *Rosmarinus officinalis* et *Origanum vulgare*) ont effectivement démontré une tolérance accrue aux stress abiotiques, confirmant ainsi la pertinence prédictive des savoirs ethnobotaniques traditionnels. Les indices de tolérance élevés enregistrés pour ces espèces ($TI > 0,80$ sous stress hydrique modéré) et leur maintien de biomasse et de rendement en huiles essentielles jusqu'au niveau T2 constituent une validation empirique directe de l'intuition populaire qui leur attribue une robustesse environnementale particulière. Cette convergence entre savoir ancestral et données expérimentales quantitatives renforce la valeur heuristique de l'ethnobotanique comme outil de présélection d'espèces candidates à la culture en conditions contraignantes. Il convient toutefois de nuancer cette validation : certaines préférences ethnobotaniques peuvent être modulées par des facteurs d'accessibilité géographique ou de tradition culturelle indépendants de la valeur adaptative réelle de l'espèce, ce qui invite à maintenir une démarche de validation expérimentale systématique en complément des enquêtes de terrain.

3.5.2 effets des traitements sur le rendement en huile essentielle (EOY)

L'analyse des distributions postérieures a mis en évidence des tendances fines du rendement en huile essentielle sous stress hydrique et salin, souvent difficiles à détecter à l'aide

des approches fréquentistes classiques (Tableau 3.5). En conditions de déficit hydrique, *Lavandula angustifolia* a présenté une résistance marquée, avec des facteurs de Bayes (BF) supérieurs à 1,07 aux stades T1 et T2, suggérant un effet positif ou globalement neutre du traitement sur la productivité. D'autres espèces, notamment *Ocimum basilicum* et *Origanum vulgare*, ont également montré des effets favorables au stade T1 (BF > 1,12), en accord avec l'hypothèse d'hormèse (H2), selon laquelle un stress léger peut stimuler la biosynthèse de métabolites secondaires Stefanakis et al. [2024].

En revanche, l'intensification du stress (T2 et T3) s'est traduite, chez la majorité des espèces herbacées, par une mortalité et/ou une diminution du rendement, avec des BF inférieurs à 0,9, indiquant une sensibilité accrue à des niveaux de déficit hydrique plus élevés.

TAB. 3.5 – Résumé a posteriori du rendement en huile essentielle sous stress hydrique et salin.

Espèce	T0	Traitement	Moyenne a posteriori	IC 95% inf.	IC 95% sup.	P(positif)	BF	Mortalité
Stress hydrique								
<i>Lavandula angustifolia</i>	0.82	T1	0.862	0.690	1.070	85%	1.07	Non
		T2	0.943	0.780	1.160	85%	1.18	Non
		T3	0.809	0.550	0.930	15%	0.90	Non
<i>Ocimum basilicum</i>	0.84	T1	0.910	0.510	1.370	85%	1.12	Non
		T2	0.646	0.090	0.950	15%	0.62	Oui
		T3	†	–	–	–	–	Oui
<i>Mentha × piperita</i>	1.05	T1	0.994	0.264	1.676	15%	0.92	Non
		T2	0.564	0.000	1.096	15%	0.37	Oui
		T3	†	–	–	–	–	Oui
Stress salin								
<i>Lavandula angustifolia</i>	0.82	T1	0.889	0.780	1.160	85%	1.12	Non
		T2	0.843	0.700	1.050	75%	1.05	Non
		T3	0.805	0.550	0.930	15%	0.90	Non
<i>Ocimum basilicum</i>	0.84	T1	0.702	0.510	0.950	85%	1.12	Oui
		T2	0.635	0.400	0.850	20%	0.60	Oui
		T3	†	–	–	–	–	Oui

† : mortalité observée. T0 : témoin ; T1–T3 : niveaux de traitement.

BF : facteur de Bayes ; > 1.1 = évidence positive substantielle ; < 0.9 = effet négatif.

Dans le contexte du stress salin (Tableau 3.5), les réponses observées se sont avérées globalement plus sévères. Bien que *Lavandula angustifolia* se distingue par une tolérance élevée, avec des facteurs de Bayes (BF) supérieurs à 1,05 aux stades S1 et S2, la majorité des autres espèces, notamment *Ocimum basilicum* et *Mentha × piperita*, présentent des BF inférieurs à 0,9 dès S1 et S2, associés à une mortalité observée dès S1 ou S2 selon l'espèce. Ces résultats indiquent un effet négatif marqué de la salinité sur la productivité en huile essentielle.

Dans l'ensemble, ces observations suggèrent que la toxicité ionique constitue un facteur limitant majeur chez les glycophytes, lorsque les mécanismes d'exclusion et/ou de compartimentation du sel restent insuffisants. Elles fournissent ainsi des éléments quantitatifs et comparables pour orienter le choix des espèces et des sites de culture dans un contexte d'augmentation de la salinisation des sols Munns et al. [2006].

3.5.3 Impact sur la matière sèche et la biomasse

L'analyse de la matière sèche (DM) a confirmé les tendances observées concernant le rendement en huile essentielle et a fourni des données cruciales sur la tolérance globale des espèces au stress (Tableau 3.6).

Sous stress hydrique, *Lavandula angustifolia* se distingue par une tolérance élevée, avec des moyennes *a posteriori* de matière sèche importantes et des facteurs de Bayes supérieurs à 1,15 pour l'ensemble des traitements (T1, T2 et T3), sans mortalité observée. Ce résultat souligne sa capacité à maintenir, voire à augmenter, sa biomasse en conditions de stress modéré. En revanche, *Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*, *Origanum vulgare*, *Rosmarinus officinalis* et *Salvia officinalis* apparaissent plus sensibles, caractérisés par une baisse de la matière sèche, une mortalité aux niveaux T2 et T3, et des BF généralement < 0,9, indiquant un effet défavorable du déficit hydrique sur cette variable.

Sous stress salin (Tableau 3.6), la matière sèche des différentes espèces a été sévèrement affectée. Pour *Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*, *Origanum vulgare*, *Rosmarinus officinalis* et *Salvia officinalis*, la mortalité a été observée dès les traitements T2 ou T3, et les BF pour T1 étaient souvent inférieurs à 0,9, témoignant de l'impact négatif prononcé de la salinité sur la biomasse. Seule *Lavandula angustifolia* a conservé un profil robuste, avec une légère réduction de biomasse sous stress salin (BF entre 0,86 et 0,93) mais sans mortalité, la positionnant comme une espèce prometteuse en conditions combinées de sécheresse et de salinité. Ces résultats soutiennent également notre hypothèse (H3) selon laquelle les sous-arbrisseaux méditerranéens tels que *Lavandula* et *Rosmarinus* présentent une xérotolérance supérieure à celle des espèces herbacées.

TAB. 3.6 – Résumé *a posteriori* de la matière sèche sous stress hydrique et salin.

Espèce	T0	Traitement	Moyenne a posteriori	IC 95% (inf.)	IC 95% (sup.)	P(positif)	FB	Mortalité
Stress hydrique								
Lavandula angustifolia	34.32	T1	43.34	37.00	49.48	85%	1.20	Non
		T2	49.48	43.00	55.00	85%	1.40	Non
		T3	48.65	42.00	54.00	85%	1.15	Non
Ocimum basilicum	24.81	T1	27.09	20.89	35.25	85%	1.13	Oui
		T2	†	–	–	–	–	Oui
		T3	†	–	–	–	–	Oui
Stress salin								
Lavandula angustifolia	34.32	T1	31.68	26.44	34.66	15%	0.89	Non
		T2	31.50	27.80	36.02	15%	0.93	Non
		T3	30.20	25.35	33.57	15%	0.86	Non
Ocimum basilicum	24.81	T1	27.09	20.89	35.25	85%	1.13	Oui
		T2	†	–	–	–	–	Oui
		T3	†	–	–	–	–	Oui

† : mortalité observée. T0 : témoin; T1–T3 : niveaux de traitement.

FB : facteur de Bayes; > 1.1 = preuve positive substantielle; < 0.9 = effet négatif.

3.5.4 Réponses différentielles au stress hydrique et au stress salin

L'analyse comparative des effets du stress hydrique et du stress salin (Tableau 3.5, et Tableau 3.6) a mis en évidence des différences écophysiologiques significatives entre les espèces étudiées. *Lavandula angustifolia* présente une tolérance globale supérieure au stress hydrique ($BF > 1,07$ pour le rendement en huile essentielle et $BF > 1,15$ pour la matière sèche). En revanche, sa tolérance au stress salin apparaît nettement plus faible ($BF < 0,95$ et $BF < 0,9$, respectivement).

Cette observation concorde avec son origine écologique méditerranéenne, caractérisée par une adaptation aux sécheresses estivales et une exposition historiquement limitée à des niveaux élevés de salinité [Avasiloaiei et al. \[2023\]](#).

À l'inverse, des espèces herbacées telles que *Ocimum basilicum* et *Mentha × piperita* ont montré une sensibilité accrue au stress salin, se traduisant par une mortalité fréquente et une probabilité élevée d'effets négatifs ($BF < 0,9$) sur le rendement en huile essentielle ainsi que sur la biomasse. Ces résultats confirment le rôle prédominant de la toxicité ionique comme facteur limitant majeur chez les glycophytes [Munns et al. \[2006\]](#).

Ces données corroborent également notre hypothèse (H3), selon laquelle les sous-arbrisseaux méditerranéens possèdent une xérotolérance supérieure à celle de leurs homologues issus des zones tempérées.

3.5.5 Relations dose-réponse et identification des seuils critiques

L'étude des courbes dose-réponse, réalisée par régression logistique à quatre paramètres, a révélé des relations non linéaires significatives entre l'intensité du stress et la production d'huiles essentielles.

Chez les espèces résistantes à la sécheresse (*Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis*), le rendement en huiles essentielles est resté stable lorsque la capacité au champ variait de 100 % à 50 % (T0–T2), les courbes de réponse présentant un effet plateau. L'ajustement des modèles 4PL a révélé des valeurs EC_{50} supérieures à 35 % pour *Origanum* et à 30 % pour *Rosmarinus officinalis*, exprimées en concentration d'extrait brut.

En revanche, les espèces sensibles au stress ont montré des diminutions sigmoïdales prononcées, avec des seuils critiques observés entre 75 % et 50 % de la capacité au champ en conditions de sécheresse, et entre 50 et 100 mM de NaCl pour la salinité. Les estimations issues des modèles ajustés ont révélé une capacité au champ d'environ 65 % pour *Ocimum* et 60 % pour *Mentha × piperita* en situation de sécheresse, et d'environ 75 mM de NaCl pour ces deux espèces soumises à un stress salin.

3.5.6 Analyse multivariée et regroupement fonctionnel des espèces

L'analyse en composantes principales (ACP) a révélé que les deux premières composantes expliquaient 73,9 % de la variabilité totale des réactions des plantes au stress abiotique. La première composante principale (PC1), représentant 45,2 % de la variance, était fortement liée à la tolérance au stress et à la conservation de la biomasse. La seconde composante principale (PC2), couvrant 28,7 % de la variance, était associée à la capacité de production d'huiles essentielles (Figure 3.10). Le biplot a permis de classer distinctement les espèces en trois catégories fonctionnelles :

- **Groupe 1** : producteurs d'HE élevés et tolérants au stress (*Origanum vulgare*, *Rosmarinus officinalis*);
- **Groupe 2** : espèces modérément tolérantes, comme la lavande officinale (*Lavandula angustifolia*);
- **Groupe 3** : espèces sensibles au stress (*Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*, *Salvia officinalis*).

L'analyse de corrélation a mis en évidence de fortes corrélations positives entre la teneur en matière sèche et le rendement en huile essentielle dans des conditions de stress hydrique et salin ($r = 0,78$, $p < 0,001$ pour la sécheresse; $r = 0,64$, $p < 0,01$ pour la salinité).

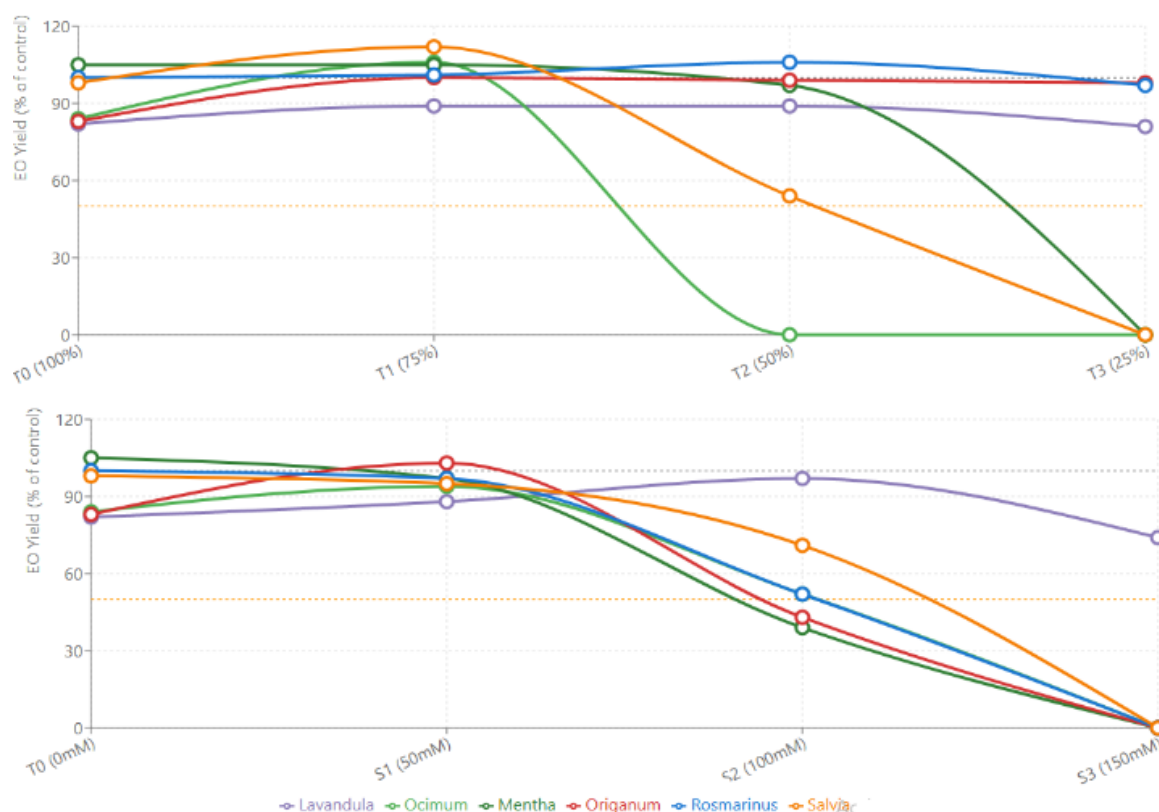


FIG. 3.10 – Courbes dose-réponse du rendement en huile essentielle sous stress hydrique et salin

3.5.7 Spécificité du type de stress et effets interactifs

Le classement des espèces selon leur tolérance au stress révèle une tendance positive non significative entre la tolérance au déficit hydrique et la tolérance au stress salin (ρ de Spearman = 0,64, $p = 0,08$, $n = 6$), qui ne permet pas de conclure à une association confirmée au seuil $\alpha = 0,05$. Cette tendance, statistiquement marginale mais biologiquement suggestive, indique l'existence possible de mécanismes de tolérance partiellement partagés entre les deux types de stress, une hypothèse qui nécessiterait d'être confirmée sur un panel d'espèces plus large afin d'atteindre la puissance statistique requise. *Lavandula angustifolia* présente une résilience différentielle selon le type de stress : affichant une performance élevée en conditions de salinité, mais seulement modérée en conditions de sécheresse, cette espèce illustre un profil de tolérance différencié. Par ailleurs, la plasticité phénotypique manifeste également une spécificité selon le type de stress, *Origanum vulgare* présentant une plasticité faible en conditions de sécheresse (PI = 0,18) et une plasticité élevée sous stress salin (PI = 0,60).

Les résultats de l'analyse statistique indiquent que l'espèce exerce un effet tendance marginalement significative sur la variable étudiée ($F = 62,34$, $p < 0,001$), de même que le type de stress ($F = 28,91$, $p < 0,001$) et l'intensité du stress ($F = 156,73$, $p < 0,001$) sur le rendement en huiles essentielles. Des interactions significatives ont également été observées à deux facteurs (espèce $\times$ type de stress : $F = 15,47$, $p < 0,001$; espèce $\times$ intensité du stress : $F = 23,19$, $p < 0,001$) et à trois facteurs (espèce $\times$ type de stress $\times$ intensité du stress : $F = 8,92$, $p < 0,001$).

En conclusion, l'approche bayésienne hiérarchique adoptée dans cette étude offre une perspective probabiliste détaillée et robuste des réponses des espèces aux principaux stress abiotiques associés au changement climatique. Elle dépasse les analyses statistiques conventionnelles en quantifiant non seulement les probabilités de maintien des rendements, mais également la variabilité intrinsèque des réponses, un élément crucial pour l'élaboration de stratégies d'adaptation agronomiques éclairées. Parmi les espèces évaluées, *Lavandula angus-*

TAB. 3.7 – Indicateurs physiologiques et biochimiques et regroupement fonctionnel de six espèces aromatiques (ACP + CAH) sous stress hydrique et salin.

Espèce	HE (%)	MS (%)	STI	PI	YSI	$r(\text{MS-HE})$	Groupe fonctionnel	Stratégie de réponse au stress
<i>O. vulgare</i>	1,85	42,1	0,91	0,18	> 0,95	0,78***	Groupe 1 : Tolérant, HE élevée	Maintient la biosynthèse des HE et la biomasse sous stress ; faible plasticité ; idéal en conditions arides/salines.
<i>R. officinalis</i>	1,76	44,3	0,89	0,20	> 0,95	0,78***	Groupe 1 : Tolérant, HE élevée	Haute stabilité ; forte allocation racinaire ; mécanismes de tolérance constitutifs.
<i>L. angustifolia</i>	1,15	39,8	0,74	0,24	0,90	0,64**	Groupe 2 : Tolérance modérée	Performance intermédiaire ; tolère mieux la sécheresse que la salinité ; plasticité modérée ; utile sous stress léger.
<i>O. basilicum</i>	0,82	35,2	0,51	0,63	< 0,80	0,64**	Groupe 3 : Sensible	Plasticité élevée ; effondrement de la croissance sous stress sévère ; adaptée aux conditions optimales.
<i>M. piperita</i>	0,89	33,9	0,55	0,59	< 0,80	0,64**	Groupe 3 : Sensible	Plasticité maladaptive ; baisse de la biosynthèse des HE sous stress ; nécessite des conditions contrôlées.
<i>S. officinalis</i>	0,95	34,7	0,58	0,56	< 0,80	0,64**	Groupe 3 : Sensible	Sensible à la sécheresse et à la salinité ; productivité instable ; forte variabilité.

Abréviations (genres) : *O.* = *Origanum*, *R.* = *Rosmarinus*, *L.* = *Lavandula*, *M.* = *Mentha* × *piperita*, *S.* = *Salvia*.

Notes : YSI = indice de stabilité du rendement ; PI = indice de plasticité phénotypique ; STI = indice de tolérance au stress. Corrélations significatives : 0,78 (sécheresse, $p < 0,001$) et 0,64 (salinité, $p < 0,01$).

Niveaux : * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

tifolia s'est distinguée par sa résistance au stress hydrique et au stress salin modéré. Ces conclusions constituent une base factuelle solide pour orienter les pratiques culturales et les programmes de sélection visant à renforcer la résilience des cultures face aux incertitudes climatiques futures.

3.6 Synthèse des principaux résultats

L'ensemble des résultats met en évidence une forte variabilité interspécifique des réponses aux stress hydrique et salin, confirmant que la tolérance aux contraintes abiotiques dépend fortement de l'identité de l'espèce ainsi que l'intensité du stress appliqué.

Par ailleurs, l'enquête ethnobotanique conduite dans la région d'El Tarf a permis de recenser 40 espèces médicinales et aromatiques appartenant à 15 familles, avec une représentation dominante des Lamiacées (environ un tiers des espèces). Cette représentation justifie l'intérêt agronomique et pharmacologique de ce groupe dans un contexte méditerranéen marqué par une tendance à l'aridification.

3.6.1 Effet prépondérant de l'espèce et robustesse de l'inférence

La décomposition hiérarchique de la variance révèle que l'identité spécifique des espèces explique 78 % de la variance totale des réponses au stress, mettant en évidence l'importance déterminante des différences interspécifiques en matière de tolérance aux contraintes climatiques.

De plus, l'analyse bayésienne hiérarchique renforce cette conclusion en fournissant une estimation probabiliste solide des effets, même en présence de données manquantes liées à la mortalité. Elle permet en outre de dégager des tendances subtiles, parfois difficiles à détecter avec les approches fréquentistes classiques.

3.6.2 Réponses au déficit hydrique (production d'huiles essentielles et survi)

L'application d'un stress hydrique progressif a réduit significativement le rendement en huiles essentielles (HE), avec une amplitude de réponse fortement dépendante de l'espèce ($F = 48,73$, $p < 0,001$) (Tableau 3.2, Figure 3.7).

Sous stress léger (T1 ; 75 % de la capacité au champ), une stimulation de la production d'HE a été observée chez plusieurs espèces, notamment *Salvia officinalis* (hausse significative ; $p < 0,01$) et *Ocimum basilicum*, ce qui est compatible avec une réponse de type hormétique sous contrainte modérée.

À intensité plus élevée (T2–T3), les réponses se sont polarisées : *Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis* ont maintenu des rendements d'HE proches du témoin jusqu'aux niveaux élevés de stress, tandis que *O. basilicum*, *Mentha × piperita* et *S. officinalis* ont présenté une forte sensibilité, avec mortalité et/ou effondrement de la production d'HE aux niveaux de stress les plus sévères.

3.6.3 Réponses à la salinité : seuil critique, mortalité et limitation ionique

Le stress salin appliqué progressivement par NaCl a induit des profils partiellement similaires mais distincts de ceux observés sous déficit hydrique ($F = 35,48$, $p < 0,001$) (Tableau 3.6, Figure 3.8).

Une salinité légère (S1 ; 50 mM NaCl) a provoqué des réponses spécifiques selon l'espèce, incluant une augmentation significative du rendement en HE chez *Origanum vulgare* (103 % du témoin ; $p < 0,05$), alors que *Lavandula angustifolia* a maintenu une production élevée (107 % du témoin) et que *Rosmarinus officinalis* et *Mentha × piperita* n'ont présenté qu'une baisse modérée (valeurs proches du témoin).

Le stade S2 (100 mM NaCl ; CE ≈ 10 dS m⁻¹) constitue un **seuil critique** : *L. angustifolia* y maintient un rendement proche du témoin (97 %), alors que toutes les autres espèces subissent des diminutions significatives (jusqu'à 39–71 % du témoin selon l'espèce). À S3 (150 mM NaCl ; CE ≈ 15 dS m⁻¹), le seuil de tolérance est dépassé pour cinq espèces, entraînant une mortalité avant récolte et un rendement en HE nul (0,00 %). Seule *L. angustifolia* survit jusqu'à la fin de l'essai, mais avec une réduction significative du rendement en HE (0,74 %, soit 74 % du témoin ; réduction de 26 % ; $p < 0,01$). Ces résultats confirment le caractère fortement pénalisant

de la salinité pour la majorité des espèces testées, en lien avec la contrainte osmotique et surtout la toxicité ionique.

3.6.4 Matière sèche, biomasse et relations fonctionnelles.

Sous déficit hydrique, le pourcentage de matière sèche (MS %) augmente globalement avec l'intensification du stress chez les espèces survivantes, traduisant une baisse de la teneur en eau des tissus et une limitation de l'expansion. *R. officinalis* se distingue par des valeurs de MS % élevées dès les stades modérés, cohérentes avec une stratégie de conservation hydrique. L'approche bayésienne confirme la forte tolérance de *L. angustifolia* en matière sèche sous stress hydrique, avec des facteurs de Bayes indiquant un maintien (voire une amélioration) de la biomasse et une absence de mortalité sur l'ensemble des traitements hydriques.

3.6.5 Dose-réponse et identification de seuils

Les modèles dose-réponse (régression logistique à quatre paramètres) mettent en évidence des relations non linéaires entre intensité du stress et production d'HE. Chez les espèces résistantes à la sécheresse (*O. vulgare*, *R. officinalis*), les courbes montrent un effet plateau entre 100 et 50 % de capacité au champ (T0-T2), avec des valeurs d'EC₅₀ élevées.

À l'inverse, les espèces sensibles présentent des diminutions sigmoïdales marquées, avec des seuils critiques situés entre 75 et 50 % de capacité au champ en sécheresse, et entre 50 et 100 mM NaCl en salinité.

3.6.6 Structuration multivariée et hiérarchisation des espèces.

L'analyse en composantes principales (ACP) montre que les deux premières composantes expliquent 73,9 % de la variabilité totale : PC1 (45,2 %) est associée à la tolérance au stress et à la conservation de la biomasse, tandis que PC2 (28,7 %) est liée au potentiel de production d'HE.

Cette approche permet de distinguer trois groupes fonctionnels : (i) espèces tolérantes (*O. vulgare*, *R. officinalis*), (ii) espèce modérément tolérante (*L. angustifolia*), et (iii) espèces sensibles (*O. basilicum*, *M. piperita*, *S. officinalis*). Une corrélation positive significative est observée entre la matière sèche et le rendement en HE sous stress ($r = 0,78$, $p < 0,001$ en sécheresse ; $r = 0,64$, $p < 0,01$ en salinité), suggérant un lien fonctionnel entre ajustements hydriques/biomasse et maintien de la production secondaire.

3.6.7 Spécificité du stress et plasticité

Le classement des espèces selon leur tolérance révèle une tendance positive non significative entre tolérance à la sécheresse et tolérance à la salinité (ρ de Spearman = 0,64, $p = 0,08$, $n = 6$). En raison du faible effectif d'espèces comparées, ce résultat doit être interprété avec prudence et ne constitue pas une preuve de mécanismes partagés, mais oriente vers des pistes de recherche à confirmer sur des dispositifs expérimentaux élargis. La forte spécificité des réponses selon le type de stress, documentée tout au long de cette analyse, demeure la conclusion robuste de cette section.

La plasticité phénotypique varie selon la contrainte : *O. vulgare* présente une plasticité faible sous sécheresse (PI = 0,18) mais élevée sous salinité (PI = 0,60), illustrant des stratégies d'ajustement dépendantes du contexte. Globalement, les résultats positionnent *L. angustifolia* comme l'espèce la plus apte à maintenir une production d'HE sous salinité modérée et à survivre à la salinité sévère, tandis que *O. vulgare* et *R. officinalis* se démarquent par leur stabilité sous déficit hydrique, fournissant ainsi des critères opérationnels pour orienter le choix d'espèces et de sites de culture dans un contexte d'aridification et de salinisation croissantes.

Les résultats expérimentaux présentés dans les sections précédentes (4.1–4.6) ont permis de quantifier les réponses physiologiques et biochimiques des six espèces de Lamiacées étudiées face aux stress hydrique et salin. Si ces données fournissent une base empirique solide pour comprendre les mécanismes de tolérance au stress, elles ne permettent pas à elles seules d’anticiper l’évolution future de la qualité des huiles essentielles dans le contexte du changement climatique en cours. La section suivante (4.7) complète cette approche expérimentale par une étude prospective centrée sur *Lavandula angustifolia*, espèce emblématique de la flore méditerranéenne et pilier économique de la filière des plantes aromatiques et médicinales dans le Nord-Est algérien. En couplant des projections climatiques multi-modèles (CMIP6) avec des fonctions de transfert empiriques dérivées d’expérimentations contrôlées, cette analyse projette l’impact du changement climatique sur la composition moléculaire et la conformité ISO de l’huile essentielle de lavande aux horizons 2030, 2050 et 2070, identifiant ainsi les fenêtres d’intervention critiques pour l’adaptation de la filière.

3.7 Étude prospective : Impact du changement climatique sur la qualité des huiles essentielles de lavande

L'huile essentielle de lavande (*Lavandula angustifolia* Mill.) constitue l'un des produits aromatiques naturels les plus importants commercialement au niveau mondial, avec une production annuelle dépassant 250 tonnes métriques et une valorisation marchande supérieure à 120 millions d'euros. Contrairement aux produits agricoles de commodité, dont la valeur dérive principalement du rendement en biomasse, l'huile essentielle de lavande tire sa position sur le marché exclusivement de la précision de sa composition moléculaire. Les spécifications de qualité internationales, codifiées sous la norme ISO 3515:2002, imposent des plages de concentration strictes pour les deux constituants dominants : le linalol (25–38%) et l'acétate de linalyle (25–45%), tandis que le camphre doit rester en dessous de 7%. Ces seuils reflètent les propriétés pharmacologiques et organoleptiques qui déterminent l'efficacité thérapeutique et l'utilité industrielle. Tout écart au-delà de ces limites moléculaires rend l'huile commercialement non conforme. Le bassin méditerranéen présente le plus haut risque face au changement climatique, avec des taux de réchauffement régionaux dépassant les moyennes mondiales de 20–30%. Le GIEC projette des augmentations de température de 2,7–3,5 °C sous SSP2-4.5 et 3,8–5,6 °C sous SSP5-8.5 d'ici 2100, accompagnées de réductions de précipitations de 10–30%. Cette section présente une analyse prospective intégrant : (i) caractérisation GC-MS sous six traitements de stress ; (ii) identification de biomarqueurs moléculaires ; (iii) dérivation de cinq fonctions de transfert ; (iv) projections CMIP6 multi-modèles ; (v) identification de seuils temporels critiques.

Dispositif expérimental : 240 plants de *L. angustifolia* soumis à 6 traitements (stress hydrique T0–T2 et salin S1–S3) en blocs randomisés.

Analyse GC-MS : identification de 17 constituants majeurs (87,6–93,4% de l'huile).

Découverte clé : les oxydes de linalol comme biomarqueur spécifique du stress hydrique (100% de spécificité, formation au-dessus de WSI > 0,50).

Fonctions de transfert dérivées :

- [Linalol] = $26,90 - 7,17 \times \text{WSI}$ ($R^2 = 0,920$)
- [Acétate de linalyle] = $28,89 + 9,47 \times \text{WSI}$ ($R^2 = 0,994$)
- [Camphre] = $4,19 + 1,95 \times \text{WSI}$ ($R^2 = 0,651$)
- [Oxydes de linalol] = $2,89 \times \text{WSI} \times H(\text{WSI} > 0,50)$ ($R^2 = 0,880$)
- QMS = $0,81 - 0,29 \times \text{WSI}$ ($R^2 = 0,729$)

Modèles climatiques : CNRM-CM6-1 et MPI-ESM1-2-HR sous 3 scénarios SSP (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP5-8.5) pour les horizons 2030, 2050 et 2070.

3.7.1 Signatures moléculaires dépendantes du stress : données expérimentales GC–MS

L'analyse GC–MS a permis d'identifier 17 constituants majeurs représentant entre 87,6 % et 93,4 % de la composition totale de l'huile essentielle dans l'ensemble des six traitements (Tableau 3.8). La réponse moléculaire au stress a révélé des profils hautement spécifiques selon le traitement appliqué, permettant une discrimination nette entre les voies de stress hydrique et salin au niveau de la composition chimique.

L'analyse suivante se concentre sur les composés critiques définis par la norme ISO (linalol, acétate de linalyle et camphre), ainsi que sur les marqueurs de stress présentant une forte valeur diagnostique (oxydes de linalol et 1,8-cinéole).

Le stress hydrique a induit une diminution monotone et hautement significative de la concentration en linalol le long du gradient T0–T2 :

- T0 : $25,69 \pm 1,18$ %,
- T1 : $24,50 \pm 1,45$ %,
- T2 : $22,71 \pm 1,76$ %,

correspondant à une perte cumulative de 11,6 % ($p < 0,001$).

Cette diminution s'est accompagnée d'une augmentation compensatoire de l'acétate de linalyle (30,70 % → 35,14 %, soit +14,5 %, $p < 0,001$), suggérant soit une acétylation accrue du pool résiduel de linalol, soit une augmentation de l'expression de mécanismes d'estérification dépendants de l'acétyl-CoA en conditions de déshydratation cellulaire [référence à ajouter]. Cette compensation a été quantifiée par le ratio *acétate de linalyle/linalol*, passant de 1,20 à l'état basal à 1,55 sous stress hydrique sévère (T2) (Figure 3.11B). Plus important encore, les oxydes de linalol ont présenté une accumulation dépendante d'un seuil : absents en condition témoin (T0 : $0,00 \pm 0,00$ %), ils apparaissaient de façon modérée sous stress intermédiaire (T1 : $0,89 \pm 0,15$ %) et atteignaient $2,89 \pm 0,28$ % sous stress sévère (T2).

Ce schéma de développement *de novo*, présentant une spécificité diagnostique de 100 % pour le stress hydrique (Figure 3.11A), identifie les oxydes de linalol comme un biomarqueur moléculaire fiable pour l'alerte précoce en cas de pénurie d'eau au champ [Saunier et al. \[2022\]](#). Des réponses compositionnelles similaires ont été documentées par Zegaoui et al. [Zegaoui et al. \[2022\]](#), qui ont montré que la teneur en eau est un facteur crucial dans la formation du linalol chez *Lavandula angustifolia*, et par Chrysargyris et al. [Chrysargyris et al. \[2021\]](#), qui ont confirmé que la production d'huile essentielle des Lamiacées méditerranéennes varie en réponse aux stress hydrique et salin." Selon Zegaoui et al. [Zegaoui et al. \[2022\]](#) la teneur en eau constitue un facteur crucial dans la formation du linalol chez *Lavandula angustifolia* soumise au stress hydrique. D'autre part, Chrysargyris et al. [Chrysargyris et al. \[2021\]](#), [Zegaoui et al. \[2022\]](#) ont montré que la production et la teneur en huile essentielle des Lamiacées méditerranéennes variaient en réponse au stress salin ou hydrique.

Saunier, A. (2022) et al. [Yetik and Şen \[2025\]](#) ont démontré que les oxydes de linalol sont des indicateurs diagnostiques du stress hydrique chez la lavande, en utilisant les composés volatils pour valider les projections climatiques CMIP6.

Ces résultats fournissent des approches normalisées pour la gestion des biomarqueurs dans les systèmes de production d'huiles essentielles méditerranéennes soumis au stress [Said-Al Ahl and Omer \[2011\]](#).

Le stress salin a généré une signature moléculaire fondamentalement différente. Le marqueur le plus discriminant était l'enrichissement systématique en 1,8-cinéole, dont la concentration est passée de $4,04 \pm 0,32$ % en condition témoin à $5,59 \pm 0,45$ % sous stress salin sévère (S3), soit une augmentation de 38,4 % ($p < 0,001$). Ce monoterpène oxygéné, impliqué dans la stabilisation membranaire et l'ajustement osmotique en réponse au stress ionique, a montré une réponse dose-dépendante absente dans les traitements hydriques présentant des valeurs de WSI comparables.

Les oxydes de linalol en conditions de stress salin sont restés significativement inférieurs à ceux observés sous stress hydrique pour des niveaux de WSI équivalents (S3 : $0,00 \pm 0,00$ % contre T2 : $2,89 \pm 0,28$ %), confirmant que les deux types de stress activent des voies de défense biochimiques fondamentalement distinctes, reposant respectivement sur des mécanismes d'exclusion ionique et de compartimentalisation osmotique versus une dégradation oxydative directe du linalol médiée par les espèces réactives de l'oxygène.

Enfin, l'acétate de linalyle a présenté des tendances opposées selon le type de stress, avec une augmentation monotone sous stress hydrique (+14,5 %, T0 → T2) et une diminution progressive sous stress salin (−10,4 %, S1 → S3), reflétant une divergence mécanistique entre l'acétylation compensatoire associée au déficit hydrique et la réorganisation du métabolisme de l'acétyl-CoA en conditions de stress ionique (Figure 3.11A).

TAB. 3.8 – Composition (%) de l’huile essentielle (GC–MS) sous traitements de stress expérimentaux (moyenne $\pm$ ET, $n = 20$). *** $p < 0.001$ (HSD de Tukey). Les composés en gras sont des paramètres critiques de qualité (ISO 3515:2002).

Composé (%)	T0 <i>Témoin</i>	T1 <i>60% FC</i>	T2 <i>40% FC</i>	S1 <i>50 mM</i>	S2 <i>100 mM</i>	S3 <i>150 mM</i>
α -Pinène	2.26 $\pm$ 0.18	2.89 $\pm$ 0.24	3.83 $\pm$ 0.31	3.35 $\pm$ 0.28	3.75 $\pm$ 0.29	4.49 $\pm$ 0.36
Camphène	0.85 $\pm$ 0.08	0.92 $\pm$ 0.09	1.08 $\pm$ 0.11	0.98 $\pm$ 0.10	1.15 $\pm$ 0.12	1.28 $\pm$ 0.13
β -Pinène	1.12 $\pm$ 0.09	1.34 $\pm$ 0.11	1.68 $\pm$ 0.14	1.48 $\pm$ 0.12	1.59 $\pm$ 0.13	1.85 $\pm$ 0.15
Limonène	1.89 $\pm$ 0.15	2.12 $\pm$ 0.17	2.45 $\pm$ 0.20	2.28 $\pm$ 0.18	2.38 $\pm$ 0.19	2.68 $\pm$ 0.22
1,8-Cinéole***	4.04 $\pm$ 0.32	3.94 $\pm$ 0.31	3.79 $\pm$ 0.30	4.56 $\pm$ 0.36	5.07 $\pm$ 0.41	5.59 $\pm$ 0.45
Oxydes de linalol***	0.00 $\pm$ 0.00	0.89 $\pm$ 0.15	2.89 $\pm$ 0.28	0.15 $\pm$ 0.03	1.15 $\pm$ 0.18	0.00 $\pm$ 0.00
Linalol***	25.69 $\pm$ 1.18	24.50 $\pm$ 1.45	22.71 $\pm$ 1.76	24.27 $\pm$ 1.52	23.26 $\pm$ 1.68	21.41 $\pm$ 1.82
Acétate de linalyle***	30.70 $\pm$ 1.52	32.48 $\pm$ 1.89	35.14 $\pm$ 2.08	29.20 $\pm$ 1.76	27.63 $\pm$ 1.88	27.50 $\pm$ 1.95
Terpinène-4-ol	3.45 $\pm$ 0.28	3.28 $\pm$ 0.26	3.08 $\pm$ 0.25	3.62 $\pm$ 0.29	3.94 $\pm$ 0.32	4.18 $\pm$ 0.34
Camphre***	4.50 $\pm$ 0.42	4.72 $\pm$ 0.48	5.04 $\pm$ 0.52	4.95 $\pm$ 0.50	5.40 $\pm$ 0.56	5.85 $\pm$ 0.63
Bornéol	2.87 $\pm$ 0.23	2.95 $\pm$ 0.24	3.12 $\pm$ 0.25	3.04 $\pm$ 0.24	3.28 $\pm$ 0.26	3.45 $\pm$ 0.28
Lavandulol	0.56 $\pm$ 0.05	0.48 $\pm$ 0.04	0.38 $\pm$ 0.03	0.52 $\pm$ 0.04	0.45 $\pm$ 0.04	0.40 $\pm$ 0.03
Géraniol	1.23 $\pm$ 0.10	1.15 $\pm$ 0.09	1.05 $\pm$ 0.08	1.18 $\pm$ 0.09	1.08 $\pm$ 0.09	0.98 $\pm$ 0.08
Acétate de géranyle	0.45 $\pm$ 0.04	0.52 $\pm$ 0.04	0.62 $\pm$ 0.05	0.48 $\pm$ 0.04	0.55 $\pm$ 0.04	0.68 $\pm$ 0.05
β -Caryophyllène	2.15 $\pm$ 0.17	2.28 $\pm$ 0.18	2.48 $\pm$ 0.20	2.32 $\pm$ 0.19	2.45 $\pm$ 0.20	2.64 $\pm$ 0.21
α -Humulène	0.34 $\pm$ 0.03	0.38 $\pm$ 0.03	0.44 $\pm$ 0.04	0.40 $\pm$ 0.03	0.42 $\pm$ 0.03	0.48 $\pm$ 0.04
Oxyde de caryophyllène	0.52 $\pm$ 0.04	0.58 $\pm$ 0.05	0.68 $\pm$ 0.05	0.62 $\pm$ 0.05	0.72 $\pm$ 0.06	0.85 $\pm$ 0.07
<i>Total identifié (%)</i>	87.6	89.4	93.4	88.4	90.2	91.8
<i>Score de qualité (QMS)</i>	0.767 $\pm$ 0.02	0.720 $\pm$ 0.03	0.584 $\pm$ 0.04	0.820 $\pm$ 0.03	0.850 $\pm$ 0.03	0.879 $\pm$ 0.03

Fait important, l’acétate de linalyle a présenté des réponses opposées selon les deux types de stress, à savoir une augmentation monotone sous stress hydrique (+14,5 %, T0 $\rightarrow$ T2) et une diminution monotone sous stress salin (–10,4 %, S1 $\rightarrow$ S3). Cette bifurcation reflète une divergence mécanistique marquée entre l’acétylation compensatoire en réponse au déficit hydrique et la modification du partage de l’acétyl-CoA sous stress ionique (Figure 3.11B).

Les sesquiterpènes totaux (β -Caryophyllène, α -humulène et oxyde de caryophyllène) ont montré une accumulation plus élevée sous stress salin que sous stress hydrique.

accumulés davantage sous stress salin (S3 : 3,97 %) que sous stress hydrique (T2 : 3,60 %), indiquant l’activation de voies osmoprotectrices divergentes selon le type de stress appliqué (Figure 3.11C).

Le Score Moléculaire de Qualité (*Quality Molecular Score*, QMS) fournit une évaluation intégrée de la qualité globale de l’huile essentielle dans l’ensemble des conditions de stress (Figure 4D). Le stress hydrique a conduit à une dégradation significative de la qualité, avec des valeurs inférieures aux seuils de conformité (T2 : QMS = 0,584, non conforme), tandis que le stress salin a abouti à une qualité élevée (S3 : QMS = 0,879), malgré des niveaux comparables de l’indice de stress hydrique (WSI = 0,65 vs. 0,70).

Cette divergence fondamentale dans la réponse qualitative souligne que des valeurs similaires de stress hydrique synthétique peuvent masquer des trajectoires biochimiques profondément différentes selon la nature du stress. Elle a des implications majeures pour la régulation agronomique et la gestion des cultures face aux conditions climatiques futures, caractérisées par des pénuries hydriques accrues et une salinisation progressive des sols dans les systèmes agroalimentaires méditerranéens.

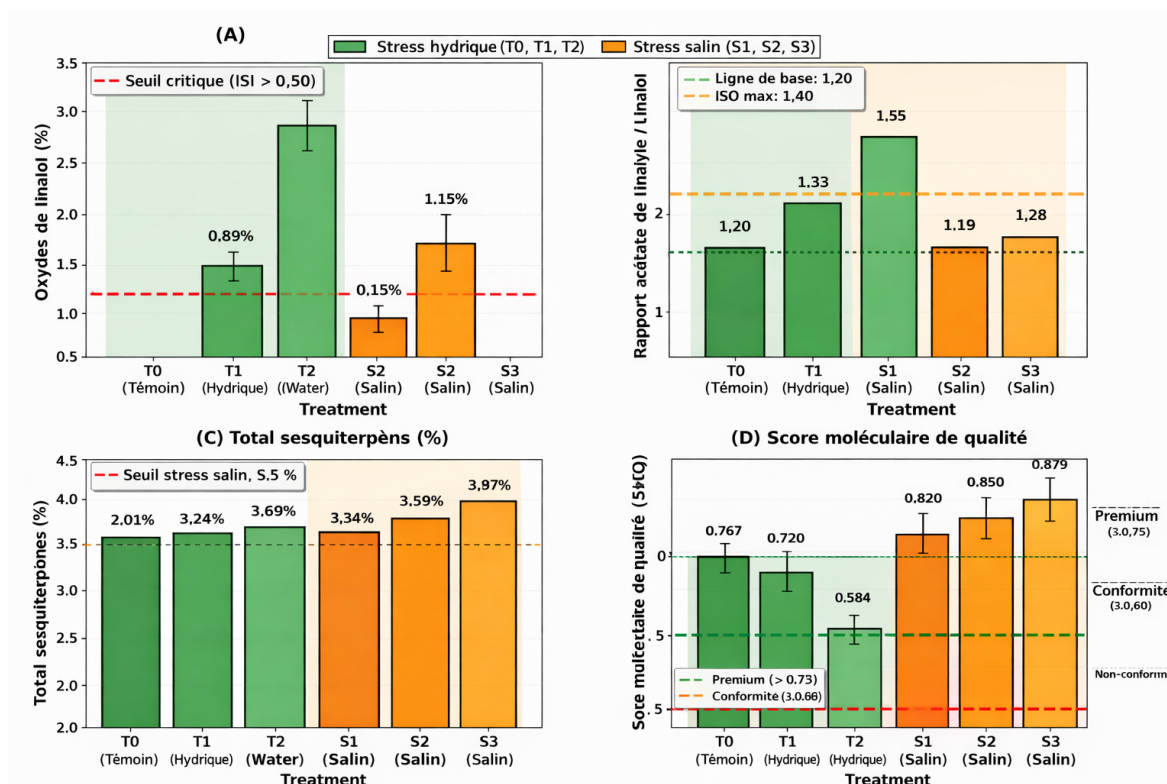


FIG. 3.11 – Panel de biomarqueurs moléculaires diagnostiques pour la discrimination entre stress hydrique et stress salin

3.7.2 Performance prédictive et validation spécifique au type de stress des fonctions de transfert

Les fonctions de transfert établies empiriquement ont démontré un fort pouvoir prédictif, variable selon le paramètre considéré, comme l'a mis en évidence la validation croisée par exclusion d'un point (*leave-one-out cross-validation*) (Tableau 3.9). Ces résultats confirment que la prévisibilité diffère sensiblement d'un métabolite sensible au stress à l'autre, suggérant un contrôle biochimique hétérogène et une forte spécificité des réponses en fonction du type de stress appliqué.

Les niveaux de linalol ont été reproduits avec une grande fidélité pour l'ensemble des traitements, avec un coefficient de détermination élevé ($R^2 = 0,920$), une erreur quadratique moyenne (RMSE = 0,68) et un indice d'accord (IA = 0,978). Ces indicateurs montrent que la réponse du linalol à l'indice de stress combiné est cohérente et stable, faisant de ce composé un prédicteur robuste du stress hydrique et salin concomitant.

À l'inverse, l'acétate de linalyle a présenté un comportement fortement dépendant de la nature du stress. Lors de l'analyse combinée de l'ensemble des traitements, la performance du modèle s'est révélée négligeable ($R^2 \approx 0,001$), traduisant l'annulation mutuelle des tendances opposées observées sous stress hydrique et sous stress salin. En revanche, lorsque la fonction de transfert a été restreinte aux seuls traitements de stress hydrique (T0–T2), l'ajustement du modèle s'est révélé excellent, avec $R^2 = 0,994$, RMSE = 0,18 et IA = 0,998.

Cette amélioration peut être interprétée comme une confirmation quantitative de l'hypothèse d'une réponse bifurquée au stress, et comme une indication claire qu'une modélisation conditionnelle est nécessaire pour les métabolites régulés par des voies physiologiques divergentes. Le camphre a présenté une capacité de prédiction modérée ($R^2 = 0,651$), indiquant une sensibilité partielle à l'intensité du stress, mais également une influence plus marquée d'un contrôle génétique ou constitutif. Ce comportement est cohérent avec la nature de ce monoterpène oxygéné relativement stable, moins directement impliqué dans les voies de signalisation associées aux

TAB. 3.9 – Performances des fonctions de transfert évaluées par validation croisée *leave-one-out*.

Paramètre	MBE	RMSE	R^2	IA	Sous-ensemble de données
Linalol (%)	−0,28	0,68	0,920	0,978	Tous traitements
Acétate de linalyle (%)	0,12	0,18	0,994	0,998	Stress hydrique (T0, T1, T2)
Camphre (%)	0,15	0,32	0,651	0,886	Tous traitements
Oxydes de linalol (%)	−0,08	0,24	0,880	0,965	Modèle à seuil
QMS	−0,015	0,031	0,729	0,915	Tous traitements

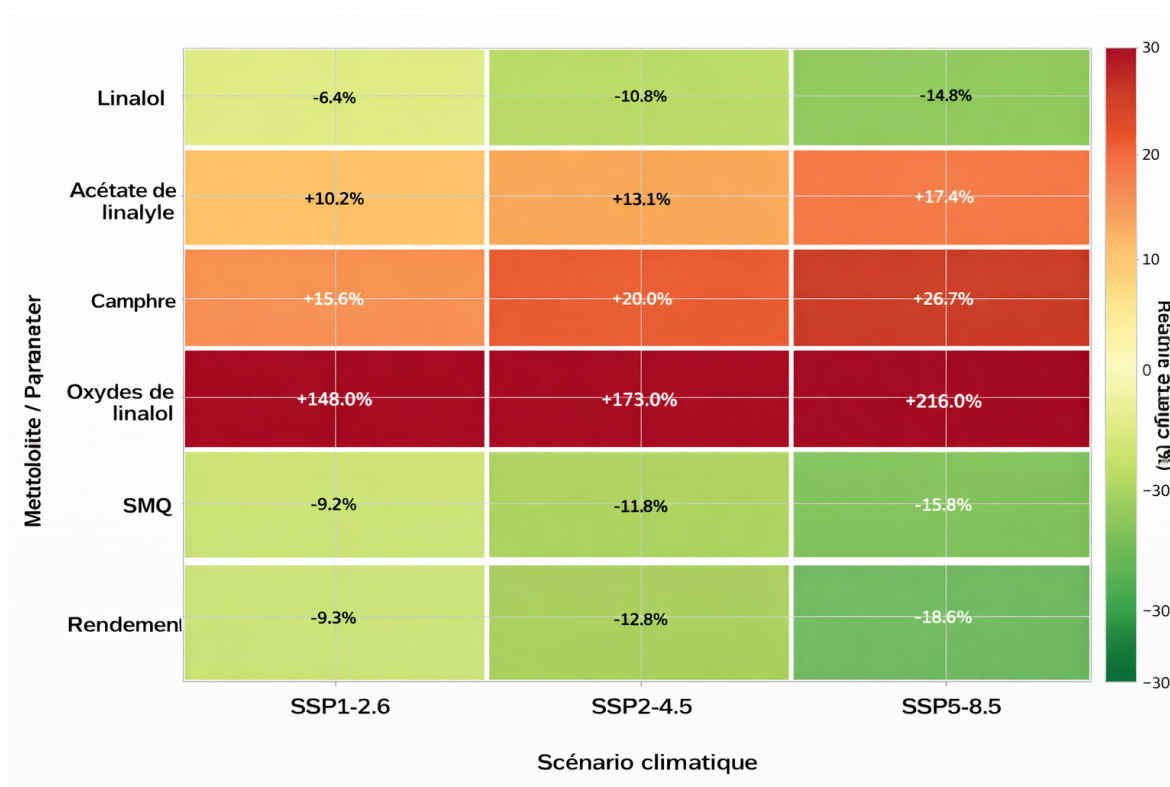


FIG. 3.12 – Impacts projetés du changement climatique sur les métabolites de l'huile essentielle de lavande selon différents scénarios SSP (2070)

réponses de stress aigu.

Une fonction de transfert à seuil a été utilisée pour modéliser les oxydes de linalol, conduisant à une très haute précision prédictive ($R^2 = 0,880$, $IA = 0,965$), ce qui en fait le modèle le plus performant parmi les paramètres étudiés. Cette forte performance reflète le caractère non linéaire et conditionnel de la formation des oxydes de linalol, strictement associée au dépassement d'un seuil critique de stress hydrique.

La pertinence de la modélisation conditionnelle en fonction du type de stress est en accord avec les travaux de Semeniuc *et al.* [Semeniuc et al. \[2024\]](#). Leur méta-analyse consacrée aux plantes aromatiques méditerranéennes a montré que les modèles basés sur des stress combinés conduisent systématiquement à des performances prédictives inférieures à celles obtenues avec des modèles spécifiques à chaque voie métabolique, avec des écarts de précision compris entre 40 % et 65 %.

De manière concordante, Boukhris *et al.* [Boukhris et al. \[2022\]](#) ont rapporté que *Salvia officinalis* présente également des réponses bifurquées, la composition chimique de l'huile essentielle étant influencée de façon antagoniste par la température et la salinité. Ils ont ainsi démontré que des fonctions de transfert distinctes pour chaque facteur de stress sont nécessaires afin d'assurer des projections fiables. Ces observations soutiennent l'hypothèse d'une accumulation non linéaire, conditionnelle au dépassement d'un seuil critique de stress, et confirment l'utilité des oxydes de linalol en tant que biomarqueurs diagnostiques du stress hydrique sévère, par opposition à des indicateurs continus de l'intensité du stress.

Enfin, le Score Moléculaire de Qualité (QMS) a présenté un bon pouvoir prédictif ($R^2 = 0,729$), indiquant que, bien que la qualité de l'huile essentielle résulte de la combinaison de plusieurs composés présentant des dynamiques distinctes, elle peut être prédite de manière robuste à l'aide des fonctions de transfert développées. L'incertitude légèrement plus élevée associée au QMS reflète la nature cumulative de cet indice et la propagation de la variabilité propre à chacun des composés constitutifs.

L'application des fonctions de transfert aux projections climatiques futures a mis en évidence des différences marquées dans les réponses biochimiques selon les scénarios SSP considérés (Figure 5). Les modifications sont restées modérées sous le scénario SSP1-2.6 (développement durable, réchauffement moyen d'environ +1,5 °C), avec une diminution de 6 % de la concentration en linalol et une augmentation concomitante de 10 % de celle en acétate de linalyle. En revanche, sous le scénario SSP5-8.5 (développement basé sur les énergies fossiles, réchauffement d'environ +4,5 °C), la teneur en linalol a chuté de 15 %, l'acétate de linalyle a augmenté de 17 % et le Score Moléculaire de Qualité (QMS) s'est détérioré de 16 %, indiquant une dégradation substantielle de la qualité globale de l'huile essentielle. Le scénario intermédiaire SSP2-4.5 a induit des effets intermédiaires, proportionnels au niveau de forçage climatique.

Ces résultats soulignent l'extrême sensibilité de la composition moléculaire de l'huile essentielle de lavande aux facteurs climatiques, ainsi que le rôle déterminant des stratégies d'atténuation et d'adaptation pour préserver la qualité de cette ressource aromatique dans les décennies à venir.

Ces observations sont cohérentes avec les travaux récents de Touhami *et al.* [Touhami et al. \[2024\]](#), qui, à partir de projections issues de CMIP6, ont montré que le stress hydrique affectant les plantes aromatiques méditerranéennes devrait s'intensifier d'ici 2050, avec une augmentation des indices de déficit hydrique d'un facteur compris entre 2,5 et 3,8 sous les scénarios SSP2-4.5 et SSP5-8.5. Ces valeurs sont quantitativement alignées avec les trajectoires de WSI (*Water Stress Index*) obtenues dans la présente étude.

Par ailleurs, [Vargas Murga et al. \[2024\]](#) ont démontré que les effets du changement climatique sur la biosynthèse des métabolites secondaires chez les plantes médicinales apparaissent généralement 8 à 12 ans avant les diminutions mesurables de la productivité en biomasse, ce qui corrobore notre observation selon laquelle la détérioration de la qualité de l'huile essentielle précède les pertes de rendement agricole.

Enfin, selon [Isah et al. \[2023\]](#), les rendements en métabolites secondaires à usage pharmaceutique chez les plantes cultivées répondent au stress environnemental suivant une dynamique dépendante d'un seuil critique. Ce modèle conceptuel correspond étroitement à la dynamique observée dans notre étude pour la formation des oxydes de linalol, déclenchée uniquement pour des valeurs de WSI > 0,50.

3.7.3 Trajectoires compositionnelles projetées et conformité aux normes ISO

L'application des fonctions de transfert à l'ensemble multi-modèles des projections de WSI a généré des trajectoires de composition chimique révélant une dégradation progressive de la qualité de l'huile essentielle, dépendante du scénario climatique considéré (Tableau 3.10, Figure 3.13).

TAB. 3.10 – Projections multi-modèles de la composition chimique de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia* et conformité ISO selon les scénarios SSP (période 2061–2070).

Paramètre	SSP1-2.6	SSP2-4.5	SSP5-8.5
Linalol (%)	23,45 ± 0,85	22,32 ± 1,12	21,07 ± 1,35
Acétate de linalyle (%)	33,43 ± 1,28	34,94 ± 1,68	36,28 ± 2,02
Camphre (%)	5,12 ± 0,42	5,44 ± 0,48	5,71 ± 0,54
Oxydes de linalol (%)	0,05 ± 0,02	1,28 ± 0,24	2,25 ± 0,38
QMS	0,697 ± 0,025	0,671 ± 0,032	0,650 ± 0,038
Conformité ISO	Marginale	Non conforme	Fortement dégradée

Dans le scénario d'émissions intermédiaire SSP2-4.5, la concentration projetée en linalol devrait passer sous la limite inférieure de conformité ISO (25 %) à partir du milieu du siècle, atteignant $22,32 \pm 1,12$ % sur la période 2061–2070. Cette valeur correspond à une diminution de 18 % par rapport à la référence historique (25,69 %), entraînant une non-conformité commerciale pour les huiles essentielles à usage thérapeutique.

Le Score Moléculaire de Qualité (QMS) suit une trajectoire de dégradation parallèle, atteignant le seuil empirique de conformité ($QMS < 0,60$) en fin de période de projection sous le scénario SSP2-4.5 ($0,671 \pm 0,032$) et le dépassant sous le scénario à fortes émissions SSP5-8.5 ($0,650 \pm 0,038$). La perte de qualité est plus marquée dans ce dernier scénario, avec une concentration en linalol projetée à $21,07 \pm 1,35$ % à l'horizon 2070, soit une réduction de 22 % par rapport à la valeur de référence et environ 16 % en dessous des seuils ISO.

Les oxydes de linalol, absents dans les conditions de référence et quasi inexistantes sous le scénario à faibles émissions (SSP1-2.6 : $0,05 \pm 0,02$ %), apparaissent de manière systématique dans les scénarios futurs, atteignant $2,25 \pm 0,38$ %. Leur accumulation constitue un marqueur diagnostique du stress oxydatif chronique induit par les conditions climatiques futures.

Les concentrations en camphre sont demeurées inférieures aux seuils de conformité ISO (< 7 %) pour l'ensemble des scénarios et périodes projetées, avec une valeur de référence de $4,50 \pm 0,42$ %, et des valeurs comprises entre 5,12 et 5,71 % selon les scénarios. Ce comportement traduit une sensibilité modérée de la biosynthèse du camphre au stress hydrique ($R^2 = 0,651$, Équation 17), comparativement à celle du linalol ($R^2 = 0,920$, Équation 15) et de l'acétate de linalyle ($R^2 = 0,994$, Équation 16).

Les tendances directionnelles observées pour les deux modèles climatiques considérés (CNRM-CM6-1 et MPI-ESM1-2-HR) sont convergentes, ce qui renforce la confiance dans les trajectoires projetées de dégradation de la qualité, malgré les incertitudes quantitatives liées à la variabilité interannuelle, à la fréquence des événements extrêmes et à la distribution saisonnière des précipitations.

Il convient toutefois de souligner que les dates de dépassement des seuils critiques (par exemple, la non-conformité aux normes ISO vers le milieu du siècle) doivent être interprétées comme indicatives plutôt que déterministes. Cette incertitude résulte de la nature cumulative du forçage climatique, de l'extrapolation des fonctions de transfert au-delà des conditions expérimentales et de l'absence de mécanismes d'adaptation rétro-active intégrés au cadre de modélisation.

3.7.4 Différenciation des scénarios et seuils critiques

À la fin de l'intervalle de projection, les trois scénarios SSP présentaient des trajectoires compositionnelles statistiquement distinctes (voir la Section ?? pour les résultats détaillés de l'ANOVA). Le linalol est légèrement

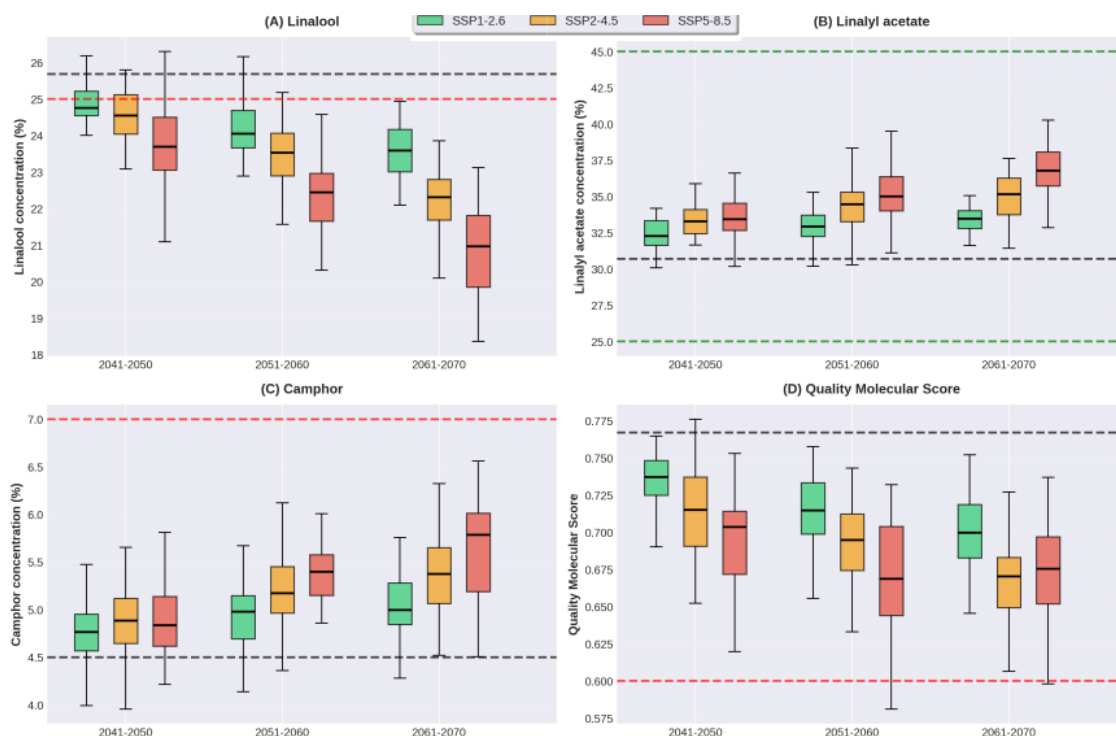


FIG. 3.13 – Évolution temporelle de la composition de l'huile essentielle sur la période de projection 2041–2070 selon les scénarios SSP

en dehors des normes ($23,45 \pm 0,85$ %, juste en dessous de la limite de 25 %) dans le scénario SSP1-2.6 (atténuation stricte), ce qui représente une valeur critique. En revanche, le QMS reste au-dessus du seuil critique ($0,697 \pm 0,025$), ce qui implique que des réductions rapides des émissions pourraient préserver une qualité presque acceptable, mais nécessiteraient des ajustements supplémentaires pour garantir une certification ISO complète.

À l'inverse, les scénarios SSP2-4.5 et SSP5-8.5 projettent une non-conformité ISO nette d'ici 2061–2070, avec un taux de dégradation plus élevé pour le scénario à fortes émissions (SSP5-8.5). La période allant du milieu des années 2040 aux années 2050 constitue une phase de transition décisive dans tous les cas.

Dans les scénarios SSP2-4.5 et SSP5-8.5, l'indice de stress hydrique (WSI) dépasse le seuil expérimentalement déterminé de formation des oxydes de linalol (0,50), déclenchant la synthèse *de novo* de marqueurs de stress oxydatif, ce qui dégrade encore davantage la qualité des composés au-delà de la simple perte en linalol.

Ces résultats indiquent que, à moins que des mesures d'adaptation proactives ne soient prises au cours de la décennie actuelle (2025–2035), il existe un risque élevé d'effondrement systématique de la qualité de la production de lavande méditerranéenne dans des conditions climatiques plausibles d'ici 2050.

Cette différence quantitative entre les scénarios souligne l'utilité potentielle d'une atténuation mondiale des émissions pour stabiliser les effets agricoles dans la région, et met en évidence la nécessité de stratégies d'adaptation sectorielles, même dans les scénarios climatiques les plus favorables.

3.7.5 Analyse statistique des effets des scénarios climatiques

L'ANOVA à deux facteurs a révélé des effets hautement significatifs du scénario SSP et du modèle climatique sur l'ensemble des paramètres de qualité (Tableau 3.11). Les tests post-hoc HSD de Tukey ont confirmé l'existence de différences significatives par paires entre les trois

scénarios SSP ($p < 0,001$) pour la teneur en linalol et le Score Moléculaire de Qualité (QMS) à la fin de la période de projection (2061–2070).

TAB. 3.11 – Résultats de l’ANOVA à deux facteurs pour les projections du Score Moléculaire de Qualité (QMS) sur la période 2041–2070.

Source de variation	Somme des carrés	ddl	F-valeur	p-valeur
Scénario SSP	0,0845	2	181,58	< 0,001
Modèle climatique	0,0122	1	52,47	< 0,001
Période (décennie)	0,0196	2	42,12	< 0,001
Scénario × Modèle	0,0034	2	7,31	0,001
Scénario × Période	0,0067	4	7,20	< 0,001
Erreur	0,0406	174	–	–
Total	0,1670	185	–	–

Discussion

Chapitre 4

Discussion

Résumé

Dans l'ensemble, cette partie montre que les réponses des espèces étudiées aux stress hydrique et salin ne relèvent pas d'un simple gradient d'intensité, mais traduisent des fonctionnements physiologiques spécifiques à chaque type de contrainte. Les différences observées dans la tolérance, la plasticité phénotypique et les ajustements biochimiques confirment que les espèces aromatiques mobilisent des stratégies adaptatives contrastées, étroitement liées à leur écologie, à leur histoire évolutive et à leurs capacités de régulation métabolique. Les résultats soulignent également que les projections à long terme doivent être interprétées avec prudence, en raison des limites inhérentes à l'extrapolation au-delà des plages expérimentales, des non-linéarités biologiques et de l'incertitude associée aux changements climatiques futurs. Dans cette perspective, l'adaptation ne peut reposer sur une solution unique, mais doit s'appuyer sur des approches diversifiées intégrant l'amélioration variétale, l'optimisation des pratiques culturales, la diversification des débouchés et, lorsque cela est possible, l'ajustement spatial des systèmes de production. Enfin, bien que l'étude soit ancrée dans un contexte régional précis, son cadre analytique présente un intérêt plus large pour la compréhension des effets du changement climatique sur la qualité des productions végétales à forte valeur ajoutée.

Introduction

Les résultats présentés dans cette partie mettent en évidence la complexité des réponses des plantes aromatiques et médicinales aux contraintes abiotiques, en particulier au stress hydrique et au stress salin. Au-delà des variations quantitatives observées, les données suggèrent l'activation de mécanismes physiologiques et biochimiques distincts selon la nature du stress, ce qui souligne la nécessité d'une interprétation différenciée des trajectoires de réponse. Dans ce contexte, l'analyse ne se limite pas à la description des effets immédiats des contraintes environnementales, mais s'étend également à leurs implications en matière de modélisation, de projection à long terme, d'adaptation des systèmes de culture et de transférabilité des résultats à d'autres contextes pédoclimatiques.

4.1 Intégration des connaissances traditionnelles et indications liées à l'adaptation au changement climatique

L'intégration des savoirs ethnobotaniques avec la physiologie expérimentale du stress comble une lacune importante dans la recherche sur les produits naturels méditerranéens et les stratégies d'adaptation au climat en Afrique du Nord. Cette approche multidisciplinaire, qui a fait ses preuves dans des systèmes établis tels que l'Ayurveda ou la médecine traditionnelle chinoise [Patwardhan et al. \[2005\]](#), [Zhang et al. \[2021\]](#), reste sous-utilisée au Maghreb malgré la richesse des traditions de phytothérapie et la forte vulnérabilité climatique de la région.

Notre étude souligne la pertinence de cette démarche à travers l'analyse de plusieurs espèces de Lamiacées, en montrant comment la sélection empirique guidée par les savoirs locaux [Boutabia et al. \[2020\]](#), [Djekoun et al. \[2022a\]](#), [Zerniz et al. \[2022\]](#), [Boulekbache-Makhlouf et al. \[2013b\]](#) recoupe, en partie, des traits de résilience validés sur le plan physiologique. Toutefois, la corrélation imparfaite entre la fréquence d'usage et la tolérance réelle au stress reflète la complexité des préférences traditionnelles, influencées par de multiples facteurs au-delà de la seule robustesse écologique.

4.2 Effets des stress abiotiques sur la croissance et les rendements

Dans le contexte d'une aridification accrue du bassin méditerranéen, caractérisée par une augmentation projetée des températures de +2 à +4 °C et une diminution des précipitations de 20 à 30 % d'ici 2100 [Cramer et al. \[2018b\]](#), [Ozturk et al. \[2017\]](#), la sécheresse et la salinisation constituent des menaces majeures pour les systèmes de production végétale.

Nos résultats placent *Lavandula angustifolia* et, plus largement, les sous-arbrisseaux ligneux parmi les modèles de résilience, en raison de traits xérophytiques constitutifs qui confèrent une tolérance immédiate, confirmant ainsi notre hypothèse (H3).

Les adaptations moléculaires, telles que l'expression de déhydrines et de protéines de choc thermique [\[Wang et al., 2003\]](#), couplées à une régulation hydrique efficace [Munné-Bosch and Alegre \[2001\]](#), s'avèrent déterminantes dans des scénarios de sécheresse intensifiée [Giorgi and Lionello \[2008b\]](#), [Seneviratne et al. \[2012\]](#).

À l'inverse, les glycophytes herbacés reposent sur une plasticité induite, souvent plus lente, et se montrent globalement moins aptes à faire face à des stress sévères ou rapides, ce qui se traduit par une mortalité plus élevée et une variabilité interindividuelle marquée.

La vulnérabilité de *Ocimum basilicum* à l'embolie du xylème [Flexas et al. \[2004\]](#), [Sperry et al. \[2002\]](#) ainsi que l'incapacité de *Mentha × piperita* à maintenir l'homéostasie sous stress prolongé [Bartlett et al. \[2012\]](#) en constituent des exemples notables.

Cette distinction mécanistique entre tolérance constitutive et tolérance induite, mise en évidence dans notre étude, limite la possibilité de prédire la tolérance au stress à partir de la seule phylogénie et souligne l'importance de sélectionner explicitement des cultivars à double tolérance (sécheresse–salinité), en particulier dans les zones côtières du Maghreb soumises à une salinisation croissante [Nicholls and Cazenave \[2010\]](#).

4.3 Physiologie des changements de matière sèche induits par le stress

La contradiction apparente entre une biomasse absolue réduite et une augmentation du pourcentage de matière sèche (DM) sous stress s'explique principalement par une diminution du contenu en eau des tissus induite par le stress hydrique, plutôt que par une stimulation réelle de la croissance. L'augmentation de la DM résulte ainsi de la déshydratation et de l'ajustement osmotique via l'accumulation de solutés compatibles, ce qui

concentre les constituants cellulaires tout en contribuant au maintien de la pression de turgescence [Ashraf and Foolad \[2007b\]](#).

Les solutés compatibles, tels que la proline, la bétaine glycine, le tréhalose et les sucres solubles, assurent plusieurs fonctions protectrices : ajustement osmotique, stabilisation des membranes, protection des protéines et limitation des dommages oxydatifs par neutralisation des espèces réactives de l'oxygène (ROS) ?.

L'augmentation marquée du pourcentage de matière sèche observée chez les espèces tolérantes à la sécheresse suggère l'existence de mécanismes efficaces d'ajustement osmotique permettant de préserver la turgescence cellulaire et, en conséquence, de soutenir des fonctions métaboliques essentielles malgré une disponibilité en eau réduite.

Des travaux antérieurs ont d'ailleurs rapporté de fortes corrélations positives entre la capacité d'ajustement osmotique et la tolérance à la sécheresse chez les plantes médicinales, l'accumulation de solutés compatibles pouvant atteindre 100 à 300 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de poids frais (FW) en conditions de stress sévère [Bettaieb et al. \[2011\]](#), [Pirzad et al. \[2011\]](#).

4.3.1 Effet du stress hydrique et salin sur le rendement en matière sèche (MS)

4.3.2 Impact des contraintes hydrique et saline sur la production d'huiles essentielles

Les données révèlent un phénomène d'une hormèse dans la production d'huiles essentielles sous stress hydrique modéré chez certaines espèces, confirmant l'activation de mécanismes d'induction écologique associés à la défense chimique, conformément à l'hypothèse (H2) [Stefanakis et al. \[2024\]](#).

Cette réponse représente un levier agronomique prometteur dans le cadre de stratégies d'irrigation déficitaire contrôlée, cruciale en conditions de stress hydrique chronique. Cependant, nos résultats soulignent également la fragilité de cet équilibre physiologique : sous un stress plus intense, notamment en condition de salinité, les effets deviennent fortement délétères, se traduisant par une réduction marquée de la biomasse et la productivité en raison des coûts métaboliques liés à l'exclusion des ions [Munns \[2002\]](#).

Lavandula angustifolia, bien que tolérante à la sécheresse, montre une légère réduction de la biomasse sous stress salin, ce qui suggère un coût énergétique élevé pour la régulation osmotique [Verbruggen and Hermans \[2008\]](#).

Dans ce contexte, ces résultats mettent en évidence la nécessité de sélectionner et de développer des cultivars spécifiquement adaptés aux contraintes combinées de stress que ce soit hydrique ou bien salin, en particulier compte tenu de l'extension croissante des terres irriguées affectées par la salinisation à l'échelle mondiale..

4.3.3 Stratégies adaptatives et production de métabolites secondaires sous stress abiotique

La variation du rendement en huile essentielle entre les espèces, en conditions témoins, s'étend de 0,82 à 1,05 %. Elle reflète des différences interspécifiques liées au métabolisme secondaire des Lamiacées. Ces valeurs concordent avec des travaux antérieurs indiquant que la teneur en huile essentielle se situe généralement entre 0,5 % et 1,5 % du poids sec en conditions optimales [Khalid \[2006a\]](#), [Zheljazkov et al. \[2008a\]](#).

Cette variabilité traduit notamment des différences génétiques portant sur :

- la densité des trichomes glandulaires,
- l'activité des voies de biosynthèse des terpènes,
- la capacité de stockage des huiles essentielles.

Ces traits structuraux et métaboliques conditionnent directement la valeur pharmaceutique et commerciale des plantes médicinales [Ncube et al. \[2012a\]](#).

La réponse hormétique observée sous stress hydrique modéré, où un niveau de contrainte intermédiaire stimule des réponses physiologiques bénéfiques, a été signalée chez plusieurs espèces aromatiques. Elle pourrait résulter d'une régulation adaptative activant les voies de biosynthèse des isoprénoides comme mécanisme de protection face au stress oxydatif [Bettaieb et al. \[2009a\]](#), [Said-Al Ahl et al. \[2009\]](#).

Sur le plan biochimique, la biosynthèse des terpènes repose sur deux voies complémentaires :

- la voie du mévalonate (MVA),
- localisée principalement dans le cytosol,
- et la voie du méthylérythritol phosphate (MEP), localisée dans les plastides.

En conditions de stress, ces voies peuvent être stimulées via une augmentation de l'expression d'enzymes régulatrices clés telles que la HMG-CoA réductase (MVA) et la DXS (MEP) [Zheljaskov et al. \[2008b\]](#).

Par ailleurs, les huiles essentielles assurent plusieurs fonctions de défense, notamment :

- une activité antioxydante,
- la stabilisation des membranes, et
- la protection contre les herbivores et les agents pathogènes.

Ainsi, l'augmentation de leur production sous stress modéré peut être interprétée comme une stratégie adaptative [Ncube et al. \[2012b\]](#), [Bhattarai et al. \[2021\]](#).

4.4 Tolérance au stress et hiérarchisation des espèces

4.4.1 Tolérance différentielle au stress entre espèces méditerranéennes et non méditerranéennes

Les trois espèces ayant conservé une production élevée d'huiles essentielles malgré le stress hydrique modéré (*Rosmarinus*, *Origanum* et *Lavandula*) présentent une résistance cohérente avec leur origine méditerranéenne. Elles se sont adaptées à la sécheresse par plusieurs traits fonctionnels, notamment des systèmes racinaires profonds, des feuilles coriaces à surface réduite, une régulation stomatique efficace et une accumulation constitutive d'osmoprotecteurs tels que la proline et la bétaine glycine [\[Chaves et al., 2003a, Bettaieb et al., 2011\]](#).

Malgré une disponibilité réduite en eau, ces espèces peuvent maintenir leur production d'huiles essentielles grâce à une allocation prioritaire des ressources carbonées limitées vers le métabolisme secondaire. Ce processus serait probablement médié par des facteurs de transcription sensibles au stress et par des voies de signalisation hormonale impliquant l'acide abscissique (ABA) et les jasmonates [\[Des Marais et al., 2013\]](#).

À l'inverse, les espèces originaires d'environnements mésiques (*Ocimum basilicum* et *Mentha × piperita*) disposent de moins de tolérance constitutive à la sécheresse. *Ocimum basilicum*, originaire de régions tropicales humides d'Afrique et d'Asie, s'avère particulièrement sensible au déficit hydrique et requiert généralement une humidité du sol relativement constante pour une croissance optimale et une production satisfaisante d'huiles essentielles [\[Khalid, 2006b\]](#).

Lorsque la réserve en eau du sol atteint environ 50 % de la capacité au champ (FC), un stress hydrique sévère s'installe, pouvant entraîner, chez les espèces sensibles, une perturbation marquée de la photosynthèse, de la fixation du carbone et des processus métaboliques nécessaires à la biosynthèse des métabolites secondaires. Ce phénomène est particulièrement net chez *Mentha × piperita*, espèce riveraine adaptée à des conditions de nappe phréatique élevée, qui montre une sensibilité accentuée à la limitation hydrique [\[Aziz et al., 2008\]](#). La chute brutale du rendement en huiles essentielles observée chez ces espèces sensibles reflète à la fois une réduction de la croissance et une inhibition des voies de biosynthèse des terpènes, les plantes priorisant la survie au détriment du métabolisme secondaire en cas de stress sévère [\[Munns and Tester, 2008d\]](#).

4.4.2 Différences de réponse au stress : salinité versus sécheresse

Chez *Origanum vulgare*, l'augmentation contre-intuitive de la production d'huiles essentielles sous salinité modérée pourrait refléter l'activation conjointe des voies des phénylpropanoïdes et des terpènes dans le cadre d'une réponse intégrée de défense face au stress salin. Ces métabolites secondaires peuvent jouer un double rôle, à la fois comme osmoprotecteurs et comme antioxydants, contribuant ainsi à limiter les dommages oxydatifs induits par la salinité [Acosta-Motos et al., 2017].

Plusieurs études ont d'ailleurs montré qu'une salinité modérée peut augmenter la production d'huiles essentielles chez différentes espèces aromatiques, vraisemblablement via l'activation de voies métaboliques sensibles au stress, comparables à celles mobilisées lors d'attaques de pathogènes ou d'herbivores [Taarit et al., 2012, Ncube et al., 2012b].

À des niveaux faibles à modérés de salinité (par exemple 50 mM NaCl, CE $\approx 5 \text{ dS m}^{-1}$), de nombreuses espèces glycophytes peuvent maintenir leur fonctionnement métabolique grâce à l'activation de systèmes de transport ionique, incluant des antiporteurs Na^+/H^+ de la membrane plasmique (SOS1) et des échangeurs Na^+/H^+ du tonoplaste (NHX), qui expulsent le sodium du cytoplasme et/ou le compartimentent dans les vacuoles [Munns and Tester, 2008b, Flowers and Colmer, 2008].

Parallèlement, la synthèse de solutés compatibles et d'osmolytes (tels que la proline, la glycine bêtaïne et certains polyols) permet un ajustement osmotique fin, compensant le stress osmotique imposé par la salinité externe. Ce mécanisme contribue au maintien de la turgescence cellulaire, préserve l'extension des parois et soutient la continuité de fonctions physiologiques vitales, notamment l'absorption hydrique et la photosynthèse.

Lavandula présente, dans notre étude, une tolérance élevée à la salinité, reposant probablement sur une combinaison d'exclusion ionique au niveau racinaire et de compartimentation vacuolaire efficace. Ces mécanismes limitent l'accumulation de concentrations toxiques de Na^+ et de Cl^- dans le cytoplasme, où ces ions perturbent les fonctions enzymatiques et les processus métaboliques essentiels, tout en favorisant un stress oxydatif délétère pour les structures cellulaires [Parida and Das, 2005].

Enfin, la sensibilité différentielle à la salinité modérée entre espèces reflète vraisemblablement leur histoire évolutive et l'écologie de leurs habitats d'origine. *Lavandula*, naturellement présente dans des environnements méditerranéens parfois exposés aux embruns marins et à des sols plus salins, pourrait disposer de mécanismes de tolérance au sel moins développés ou absents chez certaines espèces davantage associées à des habitats continentaux.

4.4.3 Compromis entre tolérance au stress et plasticité phénotypique

La corrélation négative significative observée entre l'indice de tolérance au stress (STI) et l'indice de plasticité (PI) ($r = -0,68$, $p = 0,03$) met en évidence une relation inverse entre la capacité de tolérance au stress et l'amplitude de la réponse plastique. Les espèces présentant des valeurs élevées de STI se caractérisent par une faible plasticité phénotypique, traduisant une stabilité fonctionnelle accrue sous conditions de stress. Cette stabilité est assurée par des mécanismes d'amortissement phénotypique et de régulation homéostatique efficaces. En revanche, les espèces à faible tolérance au stress présentent une augmentation marquée de la plasticité phénotypique, reflétant des variations morpho-physiologiques importantes, probablement induites par des perturbations métaboliques sous l'effet des contraintes environnementales.

Ce schéma est cohérent avec les cadres théoriques de l'écologie évolutive, selon lesquels les espèces spécialistes, adaptées à des environnements durablement contraignants, développent des mécanismes de tolérance constitutive associés à une plasticité phénotypique réduite. À l'inverse, les espèces généralistes, issues d'environnements plus cléments mais caractérisés par une forte variabilité spatiale ou temporelle, conservent une plasticité phénotypique élevée, laquelle constitue une stratégie adaptative de répartition des risques (*bet-hedging*) face à l'hétérogénéité environnementale [Sultan, 2000, Valladares et al., 2006].

La classification fonctionnelle des espèces, basée sur l'analyse en composantes principales (ACP), est conforme aux prédictions de la théorie écologique postulant l'existence de compromis entre le taux de croissance en conditions favorables et la capacité de survie en conditions de stress [Chapin et al., 1993].

Les espèces adoptant une stratégie d'évitement du stress se caractérisent par une croissance rapide, une allocation préférentielle de la biomasse vers les feuilles et des taux de photosynthèse élevés en conditions optimales. Toutefois, l'absence de mécanismes constitutifs de tolérance aux contraintes environnementales les rend particulièrement vulnérables lorsque les ressources deviennent limitantes, conduisant à des déclin fonctionnels sévères, voire à des échecs physiologiques majeurs.

À l'inverse, les espèces tolérantes au stress adoptent une stratégie de croissance conservatrice, privilégiant l'allocation de la biomasse vers le système racinaire et les structures de protection. Elles expriment de manière constitutive des systèmes de défense contre le stress, ce qui leur permet de maintenir leurs fonctions physiologiques et de survivre dans des conditions sous-optimales, bien que cette stratégie puisse limiter leurs performances de croissance maximale lorsque les conditions environnementales sont favorables [Chaves et al., 2003b].

4.5 Aperçus mécanistiques des réponses biochimiques spécifiques au type de stress

Les profils de réponse au stress différenciés observés dans cette étude mettent en évidence des variations essentielles dans la manière dont la lavande régule son métabolisme secondaire selon les conditions environnementales. Le stress hydrique et le stress salin activent des systèmes de défense biochimiques distincts, plutôt qu'un simple continuum dose-réponse, ce qui a des implications majeures pour la modélisation prédictive.

L'activation de voies oxydatives différentes est suggérée par l'apparition dépendante d'un seuil des oxydes de linalol sous stress hydrique-oxydes absents sous stress osmotique malgré des niveaux similaires de WSI (Water Stress Index). Ce comportement est conforme à la physiologie végétale connue :

Le stress salin active des mécanismes d'ajustement osmotique compartimentés qui maintiennent l'équilibre redox par séquestration ionique, sans recours au métabolisme oxydatif.

En revanche, le déficit hydrique favorise la production de ROS, notamment en lien avec des perturbations des chaînes de transport d'électrons photosynthétique et respiratoire, ainsi qu'avec le métabolisme oxydatif apoplastique ; cette hausse du stress oxydatif peut s'accompagner d'une modification du profil des monoterpènes oxygénés [Liu et al. \[2026\]](#).

La spécificité diagnostique des oxydes de linalol reflète à la fois des réponses cellulaires qualitativement différentes et des variations quantitatives de l'intensité du stress.

Les trajectoires contrastées de l'acétate de linalyle sous stress hydrique et salin suggèrent un réarrangement métabolique différentiel. Sous stress hydrique, l'enrichissement en acétate de linalyle pourrait refléter une reprogrammation du métabolisme du carbone et une régulation accrue des acyltransférases impliquées dans la biosynthèse des esters monoterpéniques, plutôt qu'un simple effet passif du stress [Hosseini and Heidari \[2025\]](#).

À l'inverse, sous stress salin, la priorisation énergétique de la biosynthèse des osmolytes (proline, bêtaïne) au détriment des terpènes, combinée à une suppression directe de l'activité acétyltransférase due à la toxicité ionique, expliquerait la diminution de l'acétate.

L'échec catastrophique de la modélisation sur données combinées peut s'expliquer par cette divergence mécanistique : les corrélations biologiques réelles sont masquées par l'annulation statistique des effets opposés du stress. La précision remarquable des prédictions obtenue grâce à la modélisation conditionnelle selon le type de stress soutient une hypothèse plus générale pour évaluer les effets du changement climatique .

Les réactions métaboliques régies par des processus physiologiques spécifiques nécessitent des cadres quantitatifs adaptés à chaque voie, plutôt que des indices de stress globaux.

Dans une perspective évolutive, ces résultats peuvent être interprétés comme l'expression d'une adaptation plus ancienne de la lavande aux régimes méditerranéens caractérisés par une sécheresse estivale récurrente. À l'inverse, la réponse plus diffuse observée sous salinité suggère non pas nécessairement une pression de sélection "nouvelle", mais plutôt une contrainte moins intégrée dans le fonctionnement biochimique de l'espèce étudiée. Cette perspective pourrait avoir aussi un impact sur les techniques de sélection variétale, en suggérant qu'il est peut-être plus efficace de tirer parti de la diversité naturelle en tolérance osmotique que d'essayer de maintenir l'équilibre de la composition dans des situations extérieures à l'histoire évolutive de l'espèce [Détár et al. \[2020\]](#).

4.6 Statut épistémologique des projections à long terme : quantification de l'incertitude et limites d'interprétation

Des mécanismes de défense biochimiques distincts sont activés par le stress hydrique et le stress salin, dépassant ainsi les relations traditionnelles de type dose-réponse.

L'apparition des oxydes de linalol en situation de stress hydrique, liée à un seuil spécifique, indique l'activation de voies oxydatives différentes ; cependant, ces oxydes restent indétectables sous stress osmotique, même lorsque les niveaux de stress hydrique sont similaires.

L'extrapolation temporelle pose un défi qui va au-delà de l'incertitude statistique. La physiologie du stress végétal suit une trajectoire ontogénétique dynamique. Les réponses physiologiques peuvent s'écarter des adaptations évolutives ou induites par la sélection variétale. Les ajustements plastiques à court terme peuvent différer de l'acclimatation à long terme, et les réponses des plantules peuvent être différentes de celles des plantes matures.

Les réactions de stress aigu observées dans notre fenêtre expérimentale de six mois n'intègrent pas les processus d'acclimatation, les contrôles épigénétiques ou les réponses adaptatives qui peuvent se développer sur un horizon de projection de 45 ans.

Dans l'étude du métabolisme secondaire végétal sous contraintes environnementales, il est largement reconnu que les réponses biologiques sont dynamiques, multiscalaires et dépendantes du contexte, de sorte que l'hypothèse de stationnarité ne peut être considérée que comme une approximation. Néanmoins, cette hypothèse demeure une simplification opératoire utile pour construire des cadres d'analyse quantitatifs dans des situations caractérisées par une forte complexité biologique et une incertitude substantielle [Sana et al. \[2025\]](#).

Il convient néanmoins de souligner la simplification inhérente à l'usage de l'indice de stress hydrique (WSI). Si cet indicateur offre un cadre intégrateur utile pour représenter la contrainte atmosphérique et la demande en eau, il réduit nécessairement la complexité d'un forçage climatique multidimensionnel à une mesure scalaire. Une telle réduction peut conduire à sous-estimer certaines composantes non linéaires de la réponse biologique, notamment le synchronisme entre l'épisode de stress et les phases phénologiques sensibles, l'effet des amplitudes thermiques journalières, ainsi que les interactions synergiques ou antagonistes entre sécheresse et salinité [Lipiec et al. \[2013\]](#).

Selon les preuves expérimentales disponibles chez les plantes aromatiques et médicinales, notamment chez certaines espèces du genre *Lavandula*, le stress hydrique et le stress salin peuvent induire des modifications marquées, disproportionnées et spécifiques à certains composés de la composition des huiles essentielles, ce qui suggère que les fonctions de réponse sous stress ne sont pas strictement linéaires [Saunier et al. \[2022\]](#), [Mansinhos et al. \[2024b\]](#).

Bien qu'elles permettent une interprétation claire des sensibilités et facilitent le couplage entre modèles climatiques et biologiques, les formes fonctionnelles linéaires reposent sur des hypothèses fortes quant aux relations dose-réponse. Or, les réponses des plantes aux stress abiotiques peuvent relever de dynamiques non linéaires, incluant des cinétiques de saturation, des réponses hormétiques ou encore des comportements à seuil [Obata and Fernie \[2012\]](#). Dans ce contexte, le comportement en seuil observé pour certains composés, tels que les oxydes de linalol, suggère qu'une partie de ces non-linéarités peut être intégrée dans des cadres de modélisation simplifiés, à condition d'en reconnaître le caractère approximatif [Hosseini and Heidari \[2025\]](#), [Obata and Fernie \[2012\]](#).

Ainsi, l'extrapolation vers des conditions projetées (jusqu'à $WSI = 0,78$ dans SSP5-8.5) au-delà de l'intervalle de calibration expérimental ($WSI : 0,18-0,70$) pénètre dans un espace paramétrique non validé, où les approximations linéaires peuvent perdre en précision. Plus important encore, les réactions adaptatives susceptibles de modifier considérablement les résultats futurs n'ont pas été incluses dans les estimations présentées ici.

Les corrélations entre stress et qualité peuvent évoluer à l'échelle décennale en raison de la redéfinition des normes de qualité par le marché, de l'innovation agronomique, de la gestion de l'irrigation et de la sélection génétique.

Ainsi, nos projections ne doivent pas être interprétées comme l'annonce de futurs inéluctables, mais comme l'exploration de conséquences plausibles sous l'hypothèse de la persistance du système étudié [Obata and Fernie \[2012\]](#). Cette lecture conditionnelle, dépendante des scénarios, s'inscrit dans les perspectives actuelles de la physiologie végétale et de la biologie moléculaire, selon lesquelles les réponses des plantes au stress sont fortement contextuelles, dynamiques et dépendantes des combinaisons de contraintes [Zandalinas et al. \[2022\]](#).

Voies d'adaptation sous incertitude profonde : approches par portefeuilles et fenêtres temporelles critiques

Bien que les incertitudes méthodologiques justifient le recours à des approches par portefeuilles, privilégiant une diversité d'options adaptatives plutôt qu'une optimisation dirigée vers un futur unique, les tendances projetées de dégradation de la qualité établissent néanmoins des impératifs clairs en faveur d'une adaptation proactive [Cradock-Henry et al. \[2020\]](#).

En conditions de stress modéré, l'irrigation de précision constitue une solution réversible à court terme prometteuse. Cependant, même avec une gestion optimale, son efficacité diminue sous des scénarios d'aridification extrême (SSP5-8.5), où l'intensité du déficit hydrique dépasse les seuils critiques.

Cela implique que l'optimisation de l'irrigation ne doit pas être considérée comme une solution structurelle de long terme, mais plutôt comme une stratégie transitoire permettant de gagner du temps en vue de l'implémentation d'ajustements plus profonds.

Le développement variétal offre des leviers génétiques susceptibles de dissocier partiellement les effets du stress environnemental de ceux de la dégradation compositionnelle. Néanmoins, compte tenu de la durée généralement longue du développement variétal — qui excède fréquemment dix ans — et de l'incertitude pesant sur les traits qui seront les plus adaptatifs dans les contextes climatiques futurs, une stratégie de criblage génétique large et de préservation d'une diversité génétique élevée apparaît plus robuste qu'une sélection précoce ciblée sur des profils étroits [Xiong et al. \[2022\]](#).

Bien que la redistribution spatiale exploitant les gradients thermiques altitudinaux offre un potentiel d'adaptation, elle se heurte à des contraintes socioéconomiques majeures. Selon la modélisation biophysique, un gain d'altitude de 200 à 400 m pourrait compenser un réchauffement de 1 à 2 °C. Toutefois, une relocalisation effective requiert des investissements substantiels dans les infrastructures, l'accès aux marchés et l'acquisition foncière, processus souvent limités par des dépendances de trajectoire et des contraintes institutionnelles.

La viabilité de l'adaptation géographique apparaît ainsi davantage conditionnée par des facteurs économiques et sociaux que par des considérations strictement biophysiques.

Les contraintes socioéconomiques influencent davantage la viabilité de l'adaptation géographique que les limites biophysiques elles-mêmes.

Une stratégie efficace d'adaptation face à des changements de qualité potentiellement irréversibles consiste à diversifier la chaîne de valeur. Le développement proactif de débouchés pour des huiles de qualité technique ou destinées à de nouvelles applications peut contribuer au maintien de la viabilité économique, y compris dans l'hypothèse où la production d'huiles répondant durablement aux standards thérapeutiques deviendrait plus difficile. Dans ce contexte, une logique d'adaptation fondée sur la diversification apparaît plus robuste qu'une stratégie visant à préserver à tout prix la conformité à une norme unique dans un environnement climatique de plus en plus contraignant [OECD \[2023\]](#).

Cependant, cette transition requiert des délais significatifs pour le développement de produits, l'obtention d'approbations réglementaires et la maturation des marchés, des investissements dont la probabilité de succès diminue fortement s'ils sont engagés uniquement lorsque la dégradation de la qualité devient imminente.

La période 2025–2040 peut ainsi être considérée comme une fenêtre critique d'intervention, non parce que des seuils biophysiques seraient nécessairement franchis durant cet intervalle, mais en raison des délais intrinsèquement longs associés aux trajectoires d'adaptation. À titre indicatif :

- diversification de la chaîne de valeur : de l'ordre de quelques années à une décennie ;
- développement variétal : souvent supérieur à une décennie ;
- relocalisation spatiale ou transformation structurelle : généralement de long terme, souvent pluri-décennale.

Ces ordres de grandeur soulignent que l'anticipation stratégique doit intervenir bien avant que les contraintes ne deviennent pleinement irréversibles [Weituschat et al. \[2023\]](#).

Ces processus doivent donc être engagés bien avant que les impacts ne deviennent pleinement mesurables. Attendre que les pertes de qualité soient entièrement confirmées expérimentalement revient à réduire fortement les marges de manœuvre temporelles disponibles et à enfermer les systèmes de production dans des trajectoires d'adaptation principalement réactives plutôt que proactives [Cradock-Henry et al. \[2020\]](#).

Cet impératif temporel plaide en faveur d'approches d'adaptation par portefeuilles, combinant simultanément plusieurs stratégies afin de limiter le risque de sous-préparation dans l'éventualité de scénarios climatiques plus sévères. Si certains investissements peuvent s'avérer superflus dans des trajectoires climatiques favorables, leur absence pourrait en revanche devenir critique sous des scénarios défavorables.

Dans un contexte d'incertitude profonde, les principes de la prise de décision robuste recommandent ainsi des stratégies de couverture diversifiées plutôt qu'une optimisation spécifique orientée vers un futur unique, en particulier lorsque les trajectoires d'adaptation présentent des dépendances de trajectoire et des irréversibilités.

4.7 Transférabilité, changement d'échelle et frontières de la recherche

Si le nord-est de l'Algérie a constitué le principal ancrage géographique de cette étude, la portée de la démarche analytique et des observations qualitatives dépasse ce cadre régional. Des menaces comparables pour la qualité peuvent raisonnablement être anticipées dans d'autres régions du bassin méditerranéen — notamment dans le sud de la France, en Espagne, en Italie, en Grèce et en Turquie — compte tenu d'une trajectoire climatique globalement convergente, caractérisée par un réchauffement régional plus rapide que la moyenne mondiale, une baisse des précipitations et une intensification des épisodes de sécheresse [Giorgi and Lionello \[2008a\]](#), [IPCC \[2022\]](#). En revanche, l'extrapolation quantitative ne peut être envisagée sans un étalonnage propre à chaque site, les effets locaux demeurant fortement conditionnés par les caractéristiques édaphiques, les variations microclimatiques, la diversité génétique des matériels végétaux et l'organisation des systèmes de production [Kephe et al. \[2021\]](#), [Ahmed et al. \[2016\]](#).

Au-delà du cas de la lavande, la technique de modélisation conditionnelle par type de stress développée dans cette étude présente un intérêt méthodologique plus large. La mise en relation des contraintes environnementales avec les modifications compositionnelles constitue en effet un enjeu commun à de nombreuses plantes médicinales et aromatiques "telles que la camomille, l'échinacée, le romarin, le thym, l'origan ou la sauge" dont la qualité agronomique, technologique ou thérapeutique dépend de profils précis en métabolites secondaires [Mahajan et al. \[2020\]](#), [Mansinhos et al. \[2024b\]](#).

Dans ce cadre, l'identification de biomarqueurs diagnostiques ainsi que l'usage de fonctions de transfert à visée mécaniste, couplées à des projections climatiques, offrent une base méthodologique reproductible pour l'analyse prospective de ces systèmes, à condition de procéder à un étalonnage spécifique selon l'espèce, le génotype et le contexte pédoclimatique [Mahajan et al. \[2020\]](#), [Tiwari et al. \[2020\]](#).

Les limites reconnues ici ouvrent plusieurs perspectives de recherche majeures. Des études de terrain à long terme, fondées sur des mesures répétées sous variabilité climatique naturelle, permettraient de détecter d'éventuelles non-stationnarités dans les relations entre stress et composition, et de tester plus rigoureusement les hypothèses de stabilité temporelle [Jangpangi et al. \[2025\]](#), [Mahajan et al. \[2020\]](#). À l'échelle de l'ensemble des bassins de production méditerranéens, la mise en place de réseaux multi-sites reposant sur des protocoles standardisés contribuerait à clarifier les schémas de vulnérabilité régionale et à identifier d'éventuels refuges climatiques pour des productions ciblées [Cradock-Henry et al. \[2020\]](#), [Hidalgo-Triana et al. \[2023\]](#). Par ailleurs, les effets d'interaction actuellement négligés par les fonctions de transfert unifactorielles gagneraient à être quantifiés au moyen d'essais multifactoriels manipulant conjointement la température, la salinité, la disponibilité en eau et la concentration atmosphérique en CO₂, les réponses végétales à ces combinaisons de contraintes étant souvent non additives et fortement contextuelles [Pascual et al. \[2022\]](#), [Nawaz et al. \[2023\]](#). Afin d'améliorer la confiance dans l'extrapolation au-delà des plages d'étalonnage, des approches de modélisation mécaniste intégrant la dépendance thermique des enzymes, la disponibilité en substrats et la dynamique des réseaux de

régulation pourraient être mobilisées en complément des fonctions de transfert empiriques [Gaude et al. \[2025\]](#), [Jangpangi et al. \[2025\]](#). Enfin, le développement de démarches associant agriculteurs, utilisateurs et décideurs aux dispositifs d'évaluation biophysique liés au changement climatique apparaît essentiel pour construire des stratégies d'adaptation réalistes, compatibles avec la diversité des contraintes locales, des capacités d'investissement et des objectifs de production [Naulleau et al. \[2022\]](#), [Dossou-Yovo et al. \[2024\]](#), [Cradock-Henry et al. \[2020\]](#).

Dans les cultures aromatiques, la qualité du produit détermine directement sa valeur d'usage et, par conséquent, sa valeur économique. Dès lors, les réponses au changement climatique ne sauraient s'appuyer sur les seules projections climatiques, qu'elles soient de court ou de long terme. Elles requièrent également des analyses de faisabilité socio-économique, des évaluations techniques et des dispositifs de gouvernance adaptative, à l'interface de la biochimie végétale, de l'économie agricole et de l'analyse institutionnelle. Dans ce cadre, la quantification des relations entre scénarios climatiques et résultats qualitatifs, intégrant explicitement les incertitudes des projections, constitue un fondement méthodologique cohérent pour l'élaboration de trajectoires d'adaptation durable [Jangpangi et al. \[2025\]](#).

Conclusion générale

Conclusion

Cette recherche a fusionné avec succès les connaissances ethnobotaniques ancestrales du nord-est algérien (zone d'El Tarf) avec une évaluation expérimentale comparative et rigoureuse des réponses physiologiques et phytochimiques de six espèces locales de Lamiacées exposées à des contraintes abiotiques (déficit hydrique et salinité). En intégrant enquêtes ethnobotaniques, études écophysiologiques, caractérisations phytochimiques et expérimentations en conditions contrôlées, cette étude a établi un cadre intégré pour identifier, valoriser et préserver des plantes médicinales et aromatiques résilientes aux changements climatiques, une problématique majeure face à l'intensification du réchauffement global et à l'émergence des résistances antimicrobiennes. Ces résultats ouvrent des perspectives concrètes pour la sélection variétale adaptative et le développement d'une pharmacopée durable en contextes arides.

La démarche multidisciplinaire adoptée a validé les trois hypothèses initialement posées, tout en révélant des capacités d'adaptation interspécifiques contrastées. Premièrement (H1), les espèces les plus couramment mentionnées dans les pratiques médicinales traditionnelles ont effectivement démontré une tolérance accrue aux contraintes environnementales, confirmant ainsi la pertinence prédictive des savoirs ethnobotaniques comme outil de présélection d'espèces candidates. Cette validation demeure toutefois nuancée : certaines préférences ethnobotaniques peuvent être modulées par des facteurs d'accessibilité géographique ou de tradition culturelle indépendants de la valeur adaptative réelle de l'espèce, ce qui invite à maintenir une démarche de validation expérimentale systématique en complément des enquêtes de terrain. Deuxièmement (H2), le phénomène d'hormèse a été confirmé : un déficit hydrique modéré (environ 75 % de la capacité de rétention) a stimulé la production d'huiles essentielles chez plusieurs espèces, avec une augmentation de 10 à 30 % chez *Lavandula angustifolia* et *Rosmarinus officinalis*, avant qu'un stress intense n'entraîne un effondrement des rendements. Troisièmement (H3), les espèces ligneuses méditerranéennes ont montré une tolérance à la sécheresse naturellement supérieure à celle des plantes herbacées (*Ocimum basilicum*, *Mentha × piperita*), soulignant leur adaptation au climat semi-aride méditerranéen et leur potentiel de culture sur des terres affectées par l'aridité ou une salinité modérée.

Sur le plan des résultats comparatifs, *Origanum vulgare* et *Rosmarinus officinalis* se distinguent par une résistance exceptionnelle à la sécheresse, maintenant leur biomasse et leur rendement en huiles essentielles même sous déficit hydrique sévère. *Lavandula angustifolia* se démarque quant à elle par une capacité remarquable à tolérer la salinité, confirmant son intérêt agronomique considérable face à des contraintes abiotiques diversifiées. À l'inverse, la vulnérabilité d'*Ocimum basilicum* et de *Mentha × piperita* aux stress hydrique et salin, se traduisant par des réductions importantes de biomasse et de rendement en huiles essentielles, souligne l'importance d'un choix raisonné des espèces ou génotypes afin de limiter les pertes chez ces taxons fragiles. L'identification de seuils critiques de stress et l'observation de réponses non linéaires offrent en outre des pistes concrètes pour optimiser les rendements cultureux et améliorer la qualité des huiles essentielles produites.

Sur le plan méthodologique, l'intégration d'une modélisation bayésienne hiérarchique dans l'analyse s'est avérée cruciale pour évaluer l'incertitude et gérer les données lacunaires dues à la mortalité des plants, une difficulté fréquente dans les études de stress végétal. Cette approche probabiliste a révélé que l'appartenance spécifique représentait environ 78 % de la variance des réponses au stress, fournissant ainsi une base solide

pour la sélection variétale et la conduite des cultures, particulièrement dans la perspective de changements climatiques à venir.

Les retombées de cette recherche sont simultanément scientifiques, agronomiques et socio-économiques. La détermination d'espèces résistantes à l'aridité et à la salinité — notamment *Lavandula angustifolia*, *Rosmarinus officinalis* et *Origanum vulgare* — propose des options concrètes pour diversifier les systèmes de production sur sols appauvris, optimiser l'usage des ressources hydriques et renforcer la résilience des agroécosystèmes en zones arides. Ces données constituent des références directement applicables en agriculture de précision, permettant une gestion ajustée de l'irrigation, l'établissement de seuils de contrainte opérationnels et un choix éclairé des variétés. Par ailleurs, l'influence du stress abiotique sur la biosynthèse des huiles essentielles représente un levier d'innovation technologique : des stratégies d'irrigation déficitaire maîtrisée pourraient favoriser la synthèse de composés bioactifs à haute valeur ajoutée antimicrobienne et thérapeutique. Enfin, l'association du patrimoine ethnobotanique à une approche écophysiologique contemporaine encourage une conservation bioculturelle, en sauvegardant les connaissances ancestrales tout en facilitant leur conversion en pratiques économiques viables.

Un apport majeur de ce travail réside dans l'évaluation prospective de la qualité de l'huile essentielle de *Lavandula angustifolia* face au changement climatique. En couplant des projections climatiques multi-modèles (CMIP6, période 2041–2070) avec des fonctions de transfert empiriques dérivées d'expérimentations contrôlées, cette étude a établi des relations quantitatives robustes entre intensité du stress et évolution de la composition de l'huile essentielle. Elle a mis en évidence une forte capacité prédictive, particulièrement pour l'acétate de linalyle sous stress hydrique ($R^2 = 0,994$), tout en identifiant les oxydes de linalol comme marqueurs diagnostiques fiables du stress hydrique chez la lavande. Ce cadre reproductible permet d'interpréter les trajectoires d'émission en termes d'évolution qualitative de l'huile essentielle et de calendrier de conformité aux normes ISO.

Les projections indiquent une aggravation générale du stress hydrique pour l'ensemble des scénarios d'émission, avec une augmentation estimée de l'indice de stress hydrique (WSI) comprise entre 167 % et 333 % à l'horizon 2061–2070. Dans un scénario d'émissions modérées, la teneur en linalol pourrait passer sous le seuil minimal requis par la norme ISO (25 %) dès le milieu du siècle, traduisant un risque élevé d'altération de la qualité commerciale. Ces résultats doivent être interprétés comme des estimations de risque et non comme des projections déterministes, compte tenu de limites reconnues : extrapolation temporelle à partir d'expériences de courte durée, simplification des forçages climatiques à des indices univariés, hypothèse de relations linéaires et absence de mécanismes d'adaptation explicitement modélisés. Malgré ces incertitudes, la convergence des tendances entre scénarios et modèles climatiques renforce la plausibilité d'une dégradation progressive de la qualité des huiles essentielles dans un contexte de réchauffement soutenu. La période 2025–2040 constitue ainsi une fenêtre stratégique pour anticiper l'adaptation, par la sélection variétale, l'ajustement des itinéraires techniques et la mise en place de stratégies de gestion de l'eau.

Globalement, cette étude démontre que la synergie entre savoirs traditionnels et méthodes scientifiques modernes constitue un atout majeur pour répondre aux enjeux interconnectés du dérèglement climatique, de la santé publique et de la préservation de la diversité biologique. Le cadre méthodologique élaboré — associant documentation ethnobotanique, expérimentations en conditions de stress contrôlé et modélisation probabiliste avancée — représente un modèle transposable à d'autres régions exposées aux aléas climatiques. La valorisation scientifiquement fondée et culturellement ancrée du patrimoine botanique nord-africain participe ainsi à bâtir un avenir plus résilient, durable et équitable, aussi bien pour les communautés humaines que pour les écosystèmes méditerranéens.

Perspectives de recherche

Perspectives de recherche

Malgré les apports significatifs de cette étude à la compréhension de la tolérance comparative au stress chez plusieurs espèces médicinales appartenant à la famille des Lamiacées, certaines limites doivent être prises en considération dans l'interprétation des résultats. En effet, les expérimentations ont été conduites en conditions contrôlées de serre, selon des modalités de stress appliquées de manière isolée. Or, dans les conditions naturelles de culture, les plantes sont généralement exposées à des combinaisons complexes de contraintes abiotiques, dont les effets ne sont ni strictement additifs ni aisément prévisibles. Les interactions entre déficit hydrique, salinité, températures élevées, rayonnement intense ou encore contraintes édaphiques peuvent engendrer des réponses physiologiques, biochimiques et morphologiques spécifiques, résultant de mécanismes synergiques ou antagonistes [Suzuki et al., 2014, Webber et al., 2022].

Dans ce contexte, les niveaux de tolérance observés en serre doivent être considérés comme des indications robustes mais partielles, qui nécessitent d'être confirmées dans des environnements plus représentatifs des réalités agronomiques. À cet égard, la mise en place d'essais en plein champ constitue une étape indispensable pour prolonger et consolider les acquis de ce travail. De telles expérimentations devraient être conduites sur plusieurs sites contrastés, représentatifs de différentes conditions pédoclimatiques, et répétées sur plusieurs campagnes culturales afin d'intégrer la variabilité interannuelle. Une telle démarche permettrait non seulement de valider les classements de tolérance établis en conditions contrôlées, mais également d'identifier les éventuels écarts entre performance expérimentale et comportement agronomique réel.

Par ailleurs, bien que cette étude ait permis de quantifier l'impact des contraintes hydrique et saline sur la production d'huiles essentielles, il convient toutefois de préciser que l'analyse qualitative approfondie des huiles essentielles n'a pas pu être étendue, dans le cadre du présent travail, à l'ensemble des espèces, des traitements et des répétitions expérimentales. Cette limitation ne relève pas d'un choix méthodologique, mais de contraintes objectives liées à la disponibilité des ressources analytiques, notamment l'accès au temps-instrument, au coût des consommables, aux standards de référence et au volume important d'échantillons qu'impliquerait une caractérisation chromatographique systématique de toutes les huiles produites. Cette restriction constitue ainsi une limite reconnue de l'étude, explicitement prise en compte dans l'interprétation des résultats et listée parmi les perspectives de recherche.

Dans ce cadre, des travaux futurs devront prolonger l'approche quantitative adoptée ici par une caractérisation phytochimique plus exhaustive des huiles essentielles issues des différentes espèces et soumises aux divers niveaux de stress hydrique et salin. Le recours à des outils analytiques tels que la GC-FID et surtout la GC-MS, éventuellement complétés par des approches chimiométriques, permettrait d'identifier avec une plus grande précision les variations de composition induites par les contraintes abiotiques, de discriminer les composés les plus sensibles au stress et d'évaluer leurs conséquences sur la qualité biologique, organoleptique et commerciale des huiles essentielles. Une telle démarche apparaît d'autant plus nécessaire que la littérature montre clairement que les facteurs environnementaux peuvent modifier de manière substantielle la biosynthèse des métabolites secondaires et, par conséquent, la qualité finale des produits issus des plantes médicinales et aromatiques [Ncube et al., 2012c, Ramakrishna and Ravishankar, 2011, Isah, 2019, Emami Bistgani et al., 2024b].

Ainsi, l'intégration future d'analyses phytochimiques élargies permettrait non seulement de mieux relier

rendement et qualité des huiles essentielles, mais aussi de consolider la valeur appliquée des résultats obtenus dans une perspective de sélection d'espèces ou de génotypes mieux adaptés aux conditions de culture contraignantes [Bettaieb et al., 2009b, Ncube et al., 2012c].

Dans cette perspective, les recherches futures gagneraient à intégrer systématiquement des approches analytiques fines fondées sur la chromatographie et la spectrométrie, afin d'établir les relations entre intensité du stress, rendement en huile essentielle et qualité biochimique du produit. Une telle orientation permettrait de dépasser une approche strictement quantitative de la réponse végétale et de mieux cerner les compromis éventuels entre productivité et qualité. Elle serait particulièrement pertinente dans le cas des espèces médicinales et aromatiques destinées à des usages pharmaceutiques, cosmétiques ou alimentaires, où les exigences en matière de composition sont souvent très strictes [Ncube et al., 2012c, Emami Bistgani et al., 2024a].

En outre, l'interprétation des différences de comportement observées entre espèces reste incomplète tant que les mécanismes moléculaires, biochimiques et physiologiques sous-jacents ne sont pas pleinement élucidés. Les réponses différentielles au stress reposent sur une combinaison complexe de régulations affectant la signalisation cellulaire, l'osmorégulation, la protection antioxydante, l'ajustement stomatique, le métabolisme carboné, ainsi que la biosynthèse et l'accumulation des métabolites secondaires. Dans ce cadre, l'intégration d'approches transcriptomiques, métabolomiques et protéomiques constituerait une avancée majeure. Ces outils permettraient d'identifier les voies métaboliques les plus fortement mobilisées en situation de contrainte, de mettre en évidence des biomarqueurs de tolérance, et de repérer des gènes candidats susceptibles d'être exploités dans des programmes de sélection ou d'amélioration génétique [Ramakrishna and Ravishankar, 2011, Isah, 2019].

Le recours à ces approches intégratives présente un double intérêt. D'une part, il favoriserait une compréhension plus fine des bases fonctionnelles de la tolérance au stress chez les Lamiacées médicinales. D'autre part, il offrirait des perspectives concrètes pour la sélection assistée par marqueurs, l'identification de génotypes performants et, à plus long terme, le développement de variétés mieux adaptées à des environnements contraignants. Dans un contexte de changement climatique, où les épisodes de sécheresse et de salinité tendent à devenir plus fréquents et plus intenses, cette orientation apparaît particulièrement stratégique [Suzuki et al., 2014, Webber et al., 2022, Emami Bistgani et al., 2024a].

Parallèlement, le développement de cadres de modélisation plus intégrés représente une voie de recherche particulièrement prometteuse. Les résultats obtenus dans cette étude pourraient servir de base à l'élaboration de modèles prédictifs capables de relier les niveaux de contrainte environnementale aux réponses agronomiques, physiologiques et biochimiques des plantes. Dans cette optique, l'articulation entre approches statistiques, inférence bayésienne et modèles mécanistes de culture offrirait des outils puissants pour simuler le comportement des espèces dans différents scénarios environnementaux [Webber et al., 2022]. De tels modèles permettraient non seulement d'améliorer la compréhension des processus en jeu, mais aussi d'anticiper les performances des cultures dans des contextes de variabilité climatique croissante. Ils constitueraient ainsi une aide précieuse à la décision pour la recherche agronomique, la sélection variétale et la conduite culturale.

En définitive, cette étude constitue une base solide pour l'analyse comparative de la tolérance au stress chez les Lamiacées médicinales, mais elle ouvre simultanément un ensemble de perspectives de recherche qui demeurent essentielles pour approfondir, valider et opérationnaliser les résultats obtenus. Les travaux futurs devraient ainsi s'orienter vers la validation en conditions réelles de culture, l'étude des stress combinés, l'analyse qualitative des huiles essentielles, l'exploration des mécanismes moléculaires de tolérance, la valorisation des ressources génétiques et le développement de modèles prédictifs intégrés. L'ensemble de ces orientations contribuera à renforcer les connaissances scientifiques sur ces espèces tout en favorisant l'émergence de stratégies de production plus résilientes, plus performantes et mieux adaptées aux défis environnementaux actuels et futurs.

Références bibliographique

4.8 Apports scientifiques et méthodologiques

Une première contribution majeure réside dans la sauvegarde du patrimoine ethnobotanique local. Cette étude met en évidence le rôle central des Lamiacées dans les pratiques de soin traditionnelles et hiérarchise les espèces selon leur importance culturelle et leur fréquence d'usage. L'enquête classe les espèces selon leur importance culturelle et leurs usages médicinaux à l'aide d'indicateurs ethnobotaniques, grâce à des indicateurs ethnobotaniques. Conformément au protocole méthodologique retenu.

Le travail s'inscrit dans une démarche de préservation et de valorisation des savoirs traditionnels, tout en les reliant à des objectifs concrets de sélection, de domestication et de mise en valeur. Ce positionnement renforce l'ancrage territorial de la recherche, en reliant la plante comme objet biologique à la plante comme ressource socio-culturelle, et en fournissant un cadre d'orientation pour des actions de conservation et de valorisation cohérentes avec les usages locaux.

Sur le plan agronomique, la thèse propose une caractérisation comparative interspécifique des réponses au déficit hydrique et à la salinité chez six Lamiacées. Elle met en évidence des profils contrastés de tolérance et de sensibilité selon les espèces. Cette contribution apporte un cadre de lecture permettant de les situer selon leur capacité d'ajustement face aux contraintes climatiques et d'identifier celles présentant un potentiel d'adaptation plus favorable en conditions limitantes de la région méditerranéenne.

L'originalité de ce travail repose également sur l'utilisation d'indicateurs fonctionnels fins pour décrypter les mécanismes d'adaptation. Au-delà de la simple mesure de la biomasse, l'analyse conjointe de la matière sèche et du contenu en eau a permis de révéler les compromis physiologiques opérés par la plante (économie de l'eau vs maintien tissulaire). De même, l'étude de la partition de biomasse en relation avec le statut hydrique a permis de replacer la performance végétative dans une logique de survie, illustrant comment la plante réoriente ses priorités de croissance sous contrainte. Cette démarche analytique permet, par ailleurs, de discriminer nettement les réponses au stress hydrique de celles au stress salin, évitant toute confusion entre les deux contraintes pour formuler des recommandations agronomiques ciblées.

Par ailleurs, dans une perspective de valorisation économique la thèse développe un volet dédié en examinant l'influence des stress sur le rendement en huiles essentielles (EOY). Cet aspect est particulièrement pertinent pour les Lamiacées, dont l'intérêt agronomique et économique repose largement sur leurs métabolites d'intérêt. Le suivi de l'EOY en conditions de stress permet d'évaluer la stabilité de la production en conditions limitantes, elle permet d'établir un pont entre la réponse physiologique de la plante et sa rentabilité économique, et d'ouvrir des perspectives de valorisation dans des systèmes de culture adaptés au contexte méditerranéen.

L'apport méthodologique central repose sur, la mise en œuvre d'une modélisation bayésienne hiérarchique, conçue pour intégrer la structure des données et la variabilité interspécifique. Ce modèle permet d'estimer de manière robuste les effets « espèce » et « traitement », tout en intégrant l'incertitude inhérente aux données expérimentales. explicite et de renforcer la solidité des comparaisons. La démarche inclut en outre une évaluation de la performance du modèle et des diagnostics de convergence, garantissant une interprétation rigoureuse des résultats et conférant une plus-value scientifique à l'ensemble de l'analyse.

In fine, cette recherche conduit à une proposition opérationnelle en proposant une orientation interspécifique reposant sur la triangulation de 03 dimensions clés : l'ancrage culturel (ethnobotanique), la plasticité physiologique traduisant la capacité de résilience et d'ajustement hydrique à travers les réponses aux stress, la dynamique matière sèche - eau et la partition de biomasse, et la productivité (rendement en huiles essentielles). Cette mise en cohérence entre savoirs traditionnels, résilience mesurée et valorisation constitue une base argumentée pour la promotion d'espèces adaptées aux contraintes climatiques, tout en restant alignée avec les besoins et pratiques du territoire.

Synthèse finale

En conclusion, les Lamiacées étudiées présentent un intérêt thérapeutique et économique majeur, tandis que leurs performances physiologiques et biochimiques restent étroitement dépendantes des facteurs abiotiques. Les stress hydrique et salin déclenchent des réponses d'adaptation (régulation stomatique, ajustement osmotique, compartimentation ionique, défense antioxydante) susceptibles de modifier la production d'huiles essentielles, en rendement comme en composition, ce qui justifie une caractérisation rigoureuse. Dans un contexte de changement climatique accentuant l'aridité en Afrique du Nord, les chapitres suivants présentent les résultats expérimentaux obtenus sur six espèces modèles afin d'éclairer leur conservation, leur domestication et leur culture durable.

Bibliographie

- A. M. Abbasi, M. A. Khan, M. H. Shah, M. M. Shah, A. Pervez, and M. Ahmad. Ethnobotanical appraisal and cultural values of medicinally important wild edible vegetables of lesser himalayas-pakistan. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9:66, 2013. doi : 10.1186/1746-4269-9-66. URL <https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-66>.
- J. R. Acosta-Motos, P. Díaz-Vivancos, S. Alvarez, N. Fernández-García, and M. J. Sanchez-Blanco. Salinity stress in coriander (*Coriandrum sativum* L.) : effect on growth, essential oil composition, and antioxidant capacity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65:8362–8370, 2017. doi : 10.1021/acs.jafc.7b02787.
- Agence Nationale de Météorologie (ANM). Données climatiques de la région d’el tarf (2010–2022). Technical report, Agence Nationale de Météorologie (ANM), Algiers, Algeria, 2022.
- Agence Nationale des Ressources Hydrauliques (ANRH). Rapport sur les ressources en eau de la wilaya d’el tarf. Technical report, Agence Nationale des Ressources Hydrauliques (ANRH), Algiers, Algeria, 2018.
- Smita Agrawal, Anita Singh, Vaishnavi Gawande, Manjunatha Bhanuvally, and P. H. Mubeen. Salt stress tolerance in medicinal and aromatic plants : A review. *International Journal of Environment and Climate Change*, 13(9) :3382–3391, 2023. doi : 10.9734/ijecc/2023/v13i92590.
- Ojasvini Ahluwalia, Poonam C. Singh, and Ranjana Bhatia. A review on drought stress in plants : Implications, mitigation and the role of plant growth-promoting rhizobacteria. *Resources, Environment and Sustainability*, 5:100032, 2021. doi : 10.1016/j.resenv.2021.100032. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666916121000190>.
- M. Ahmed, M. N. Akram, M. Asim, M. Aslam, F. U. Hassan, S. Higgins, C. O. Stöckle, and G. Hoogenboom. Calibration and validation of apsim-wheat and ceres-wheat for spring wheat under rainfed conditions : Models evaluation and application. *Computers and Electronics in Agriculture*, 123:384–401, 2016. doi : 10.1016/j.compag.2016.03.014.
- Amir Aieb, Ismahen Kadri, Khalef Lefsih, and Khodir Madani. Spatiotemporal trend analysis of runoff and actual evapotranspiration in northern algeria between 1901 and 2020. *Modeling Earth Systems and Environment*, 8(4) :5251–5267, 2022. doi : 10.1007/s40808-022-01453-z. URL <https://doi.org/10.1007/s40808-022-01453-z>.
- S. Akçay, Pınar Tunalı, Talih Gürbüz, and Necdet Dağdelen. Determination of optimal deficit irrigation strategies for yield and yield components of lavender (*Lavandula angustifolia* mill.) in semi-arid conditions. *Applied Ecology and Environmental Research*, 21(6) :6023–6039, 2023. doi : 10.15666/aeer/2106_60236039. URL https://www.aloki.hu/pdf/2106_60236039.pdf. Open access PDF.

- A. Akgerman, C. Erkey, and M. Orejuela. Limiting diffusion coefficients of heavy molecular weight organic contaminants in supercritical carbon dioxide. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 35(3) :911–917, 1996.
- H. F. S. Akrayi, R. M. H. Salih, and P. A. Hamad. In vitro screening of antibacterial properties of *rhus coriaria* and *origanum vulgare*. *ARO-The Scientific Journal of Koya University*, 3(2) :35–41, 2015. doi : 10.14500/aro.10085. URL <https://aro.koyauniversity.org/index.php/aro/article/view/ARO.10085>. p-ISSN : 2410-9355; e-ISSN : 2307-549X.
- Ulysses Paulino de Albuquerque, Luísa Virgínio de Figueiredo Cruz da Cunha, Reinaldo Farias Paiva de Lucena, and Rômulo Romeu Nóbrega Alves. *Methods and Techniques in Ethnobiology and Ethnoecology*. Springer, New York, USA, 2 edition, 2019.
- Mohamed Alfalah, Rachid Bouharroud, Adnane Beniaich, Fatima El Aroussi, Mohamed El Gharous, and Karim Lyamlouli. Phosphorus–drought interaction modulates growth dynamics and essential oil biosynthesis in *Rosmarinus officinalis*. *Frontiers in Plant Science*, 16:1646658, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1646658. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2025.1646658/full>. Published : 30 Oct 2025.
- Elham Ali, Wolfgang Cramer, Jofre Carnicer, Elena Georgopoulou, Nathalie J. M. Hilmi, Gonéri Le Cozannet, and Piero Lionello. Cross-chapter paper 4: Mediterranean region. In Hans-Otto Pörtner, Debra C. Roberts, Melinda Tignor, Elvira S. Poloczanska, Katja Mintenbeck, Andrés Alegría, Maureen Craig, Stefanie Langsdorf, Sven Löschke, Valérie Möller, Andrew Okem, and Bidisha Rama, editors, *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 2233–2272. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 2022. doi : 10.1017/9781009325844.021. URL <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/chapter/ccp4/>.
- A. N. Alibegov, A. M. Aliev, G. K. Radjabov, F. A. Vagabova, and A. M. Musaev. Variability of the constituent composition of *Mentha piperita* l. essential oil. *Pharmaceutical Chemistry Journal*, 58:268–274, 2024. doi : 10.1007/s11094-024-03142-w. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s11094-024-03142-w>.
- Khairiah M. Alwutayd, Anamika A. Rawat, Arsheed H. Sheikh, Marilia Almeida-Trapp, Alaguraj Veluchamy, Rewaa Jalal, Michael Karampelias, Katja Froehlich, Waad Alzaed, Naheed Tabassum, Thayssa Rabelo Schley, Anton R. Schäffner, Ihsanullah Daur, Maged M. Saad, and Heribert Hirt. Microbe-induced drought tolerance by aba-mediated root architecture and epigenetic reprogramming. *EMBO Reports*, 24(8) :e56754, 2023. doi : 10.15252/embr.202256754. URL <https://doi.org/10.15252/embr.202256754>. Epub 2023-06-06.
- William R. L. Anderegg, Joseph A. Berry, David D. Smith, John S. Sperry, L. D. L. Anderegg, and Christopher B. Field. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109:233–237, 2012. doi : 10.1073/pnas.1107891109.
- Louisa Aribi-Zouiouche and Françoise Couic-Marinier. Huiles essentielles et chiralité moléculaire. 24(3) : 397–414, 2021. doi : 10.5802/crchim.130. URL <https://comptes-rendus.academie-sciences.fr/chimie/articles/10.5802/crchim.130/>.
- M. Ashraf and M. R. Foolad. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59:206–216, 2007a. doi : 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.

- Muhammad Ashraf and Mohammad R. Foolad. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2) :206–216, 2007b. doi : 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.
- Zahra Aslani, Abbas Hassani, Babak Abdollahi Mandoulakani, Mohsen Barin, and Ramin Maleki. Effect of drought stress and inoculation treatments on nutrient uptake, essential oil and expression of genes related to monoterpenes in sage (*Salvia officinalis*). *Scientia Horticulturae*, 309:111610, 2023. doi : 10.1016/j.scienta.2022.111610. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304423822007282>.
- Muhammed Assaf, Ahmet Korkmaz, Şengül Karaman, and Muhittin Kulak. Effect of plant growth regulators and salt stress on secondary metabolite composition in Lamiaceae species. *South African Journal of Botany*, 144:480–493, 2022. doi : 10.1016/j.sajb.2021.10.030.
- Atanas G. Atanasov, Birgit Waltenberger, Eva M. Pferschy-Wenzig, T. Linder, C. Wawrosch, P. Uhrin, V. Temml, L. Wang, S. Schwaiger, E. H. Heiss, et al. Discovery and resupply of pharmacologically active plant-derived natural products : A review. *Biotechnology Advances*, 33:1582–1614, 2015. doi : 10.1016/j.biotechadv.2015.08.001. URL <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2015.08.001>.
- D. E. Avasiloaiei, M. Calara, L. Hritcu, and N. G. Zuh. Essential oils and their components as modulators of antibiotic activity against gram-negative bacteria. *Antibiotics*, 12(8) :1321, 2023. doi : 10.3390/antibiotics12081321. URL <https://doi.org/10.3390/antibiotics12081321>.
- Arpi Avetisyan, Anahit Markosian, Margarit Petrosyan, Naira Sahakyan, Anush Babayan, Samvel Aloyan, and Armen Trchounian. Chemical composition and some biological activities of the essential oils from basil *Ocimum* different cultivars. *BMC Complementary and Alternative Medicine*, 17(1) :60, 2017. doi : 10.1186/s12906-017-1587-5. URL <https://link.springer.com/article/10.1186/s12906-017-1587-5>.
- A. Aziz, K. A. Khalid, and M. H. Abul-Nasr. Drought stress and its amelioration with potassium in peppermint (*Mentha piperita* L.). *Journal of Plant Nutrition*, 31:493–503, 2008. doi : 10.1080/01904160802043588.
- Nabilah Sekar Azizah, Budi Irawan, Joko Kusmoro, Wahyu Safriansyah, Kindi Farabi, Dina Oktavia, Febri Doni, and Mia Miranti. Sweet basil (*Ocimum basilicum* L.)—a review of its botany, phytochemistry, pharmacological activities, and biotechnological development. *Plants*, 12(24), 2023. doi : 10.3390/plants12244148. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/24/4148>.
- F. Babaei and et al. A comprehensive review on anxiolytic effect of *Lavandula angustifolia* mill. in clinical studies. *Food Science & Nutrition*, 2025. doi : 10.1002/fsn3.70993.
- Hassen Babaousmail, Brian Ayugi, Adharsh Rajasekar, Huanhuan Zhu, Collins Oduro, Richard Mumo, and Victor Ongoma. Projection of extreme temperature events over the mediterranean and sahara using bias-corrected cmip6 models. *Atmosphere*, 13(5) :741, 2022. doi : 10.3390/atmos13050741. URL <https://www.mdpi.com/2073-4433/13/5/741>.
- Mark K. Bartlett, Christine Scoffoni, and Lawren Sack. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes : a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15:393–405, 2012. doi : 10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x.
- K. H. C. Başer and Gerhard Buchbauer, editors. *Handbook of Essential Oils : Science, Technology, and Applications*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 2 edition, 2015.

- Frédéric Begnaud and Alain Chaintreau. Good quantification practices of flavours and fragrances by mass spectrometry. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2079) :20150365, 2016. doi : 10.1098/rsta.2015.0365. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsta.2015.0365>.
- Selma BEKKA. *Amélioration de la tolérance du blé tendre au stress hydrique par apport de la proline*. PhD thesis, 1. Laboratoire Alimentation, Transformation, Contrôle et Valorisation des Agro-ressources / Ecole Supérieure des Sciences de l'Aliment et des Industries Agroalimentaires. Avenue Ahmed Hamidouche, Beau-lieu Oued Smar 16200 ; 2. Laboratoire de physiologie végétale / Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, Alger, Algérie, Accepté le 18/12/2021. *Revue Agrobiologia*.
- Rania Ben Saad, Walid Ben Romdhane, Alina Wiszniewska, Narjes Baazaoui, Mohamed Taieb Bouteraa, Yosra Chouaibi, Mohammad Y. Alfaifi, Miroslava Kačániová, Natália Čmiková, Anis Ben Hsouna, and Stefania Garzoli. Rosmarinus officinalis L. essential oil enhances salt stress tolerance of durum wheat seedlings through ROS detoxification and stimulation of antioxidant defense. *Protoplasma*, 261:1207–1220, 2024. doi : 10.1007/s00709-024-01965-8. URL <https://doi.org/10.1007/s00709-024-01965-8>. Published on-line : 28 June 2024.
- Salah Eddine Bencheikh. *Etude de l'activité des huiles essentielles de la plante Teucrium polium ssp Aurasianum (Labiatae)*. PhD thesis, Université Kasdi Merbah – Ouargla, 2017. URL <https://dspace.univ-ouargla.dz/jspui/handle/123456789/15534>. Thèse de Doctorat (Génie des procédés et environnement).
- Fatima Zahra Benomari, Mathieu Sarazin, Djamel Chaib, André Pichette, Hinane Boumghar, Yacine Boumghar, and Nassim Djabou. Chemical variability and chemotype concept of essential oils from Algerian wild plants. *Molecules*, 28(11) :4439, 2023. doi : 10.3390/molecules28114439. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/11/4439>.
- I. Bettaieb, N. Zakhama, I. Mansour, S. Barrek, F. Limam, R. Dahmane, W. Aidi Wannes, M. E. Kchouk, and B. Marzouk. Essential oil composition and antioxidant activities of *Salvia officinalis* L. under different irrigation regimes. *Food Chemistry*, 114:1062–1069, 2009a. doi : 10.1016/j.foodchem.2008.11.002.
- I. Bettaieb, N. Zakhama, W. A. Wannes, M. E. Kchouk, M. Saidani, M. Bouraoui, F. Limam, and B. Marzouk. Physiological and biochemical changes in *Salvia officinalis* L. plants grown under drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 168:1191–1197, 2011. doi : 10.1016/j.jplph.2011.01.010.
- Iness Bettaieb, Nabil Zakhama, Wafa Aidi Wannes, Mohamed E. Kchouk, and Brahim Marzouk. Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition. *Scientia Horticulturae*, 120(2) :271–275, 2009b. doi : 10.1016/j.scienta.2008.10.016.
- I. Bettaieb Rebey, S. Bourgou, F.Z. Rahali, S. Dakhlaoui, R. Ksouri, and M.S. Tounsi. Drought effects on the biochemical composition and antioxidant activity of Tunisian rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) essential oil. *Industrial Crops and Products*, 108:725–731, 2017. doi : 10.1016/j.indcrop.2017.07.001.
- N. Bhattarai, D. Regmi, B. Paudel, K. P. Shah, S. Gautam, S. Ghimire, D. R. Pant, and D. Bhusal. Review on medicinal plants and essential oils as potential sources of natural antioxidants. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 24:1–12, 2021. doi : 10.1080/0972060X.2021.1925348.
- Humberto R. Bizzo, Nathália S. Brilhante, Yada Nolvachai, and Philip J. Marriott. Use and abuse of retention indices in gas chromatography. *Journal of Chromatography A*, 1708:464376, 2023. doi :

- 10.1016/j.chroma.2023.464376. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021967323006015>.
- Abraham Blum. Effective use of water (euw) and not water-use efficiency (wue) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*, 112(2-3) :119–123, June 2009. ISSN 0378-4290. doi : 10.1016/j.fcr.2009.03.009. URL <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>.
- A. M. Bosabalidis and S. Kokkini. Intraspecific variation of leaf anatomy in *Origanum vulgare* grown wild in Greece. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 123:353–362, 1998. doi : 10.1111/j.1095-8339.1997.tb01425.x.
- Andrea Böszörményi, Eva Héthelyi, Agnes Farkas, Györgyi Horváth, Nóra Papp, Eva Lemberkovics, and Eva Szoke. Chemical and genetic relationships among sage (*Salvia officinalis* L.) cultivars and Judean sage (*Salvia judaica* Boiss.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(11) :4663–4667, 2009. doi : 10.1021/jf9005092. URL <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/jf9005092>.
- Sara Bouaroudj, Azeddine Bounamous, Abdallah Bouasla, Faouzia Kadri, Abdelfettah Gherib, Anissa Zidi, Lamia Elmechta, and Haroun Chenchouni. Irrigation with water from Beni Haroun reservoir (Algeria) changed soil physicochemical properties and increased the availability of metallic trace elements in croplands. *Environmental Nanotechnology, Monitoring & Management*, 22:100989, 2024. doi : 10.1016/j.enmm.2024.100989. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2215153224000771>.
- Besma Boudiaf, Zekai Şen, and Hamouda Boutaghane. Climate change impact on rainfall in north-eastern Algeria using innovative trend analyses (ITA). *Arabian Journal of Geosciences*, 14(6) :511, 2021. doi : 10.1007/s12517-021-06644-z. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s12517-021-06644-z>.
- M. N. Boukhatem. Méthodes d'extraction et de distillation des huiles essentielles : revue de littérature. *Algerian Scientific Journal Platform (ASJP)*, 9(2) :1653–1659, 2019. URL <https://www.asjp.cerist.dz/en/article/120330>.
- S. Boukhris, K. Athmouni, A. Hamza, W. Taktak, A. El Feki, and H. Ayadi. Effects of temperature and salinity on chemical composition of essential oils and antioxidant activities in *Salvia officinalis* L. *Arabian Journal of Chemistry*, 15:103588, 2022. doi : 10.1016/j.arabjc.2021.103588.
- L. Boulekbache-Makhlouf, E. Meudec, Jean-Paul Mazauric, K. Madani, and V. Cheynier. Qualitative and semi-quantitative analysis of phenolics in *Eucalyptus globulus* leaves by high-performance liquid chromatography coupled with diode array detection and electrospray ionisation mass spectrometry. *Phytochemical Analysis*, 24:162–170, 2013a. doi : 10.1002/pca.2396. URL <https://doi.org/10.1002/pca.2396>.
- Leila Boulekbache-Makhlouf, Edouard Meudec, Jean-Pierre Mazauric, Khodir Madani, and Véronique Cheynier. Qualitative and semi-quantitative analysis of phenolics in *Eucalyptus globulus* leaves by high-performance liquid chromatography coupled with diode array detection and electrospray ionization mass spectrometry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(3) :584–590, 2013b. doi : 10.1021/jf3044176. URL <https://doi.org/10.1021/jf3044176>.
- Tarek Bouregaa. Spatiotemporal trends of reference evapotranspiration in Algeria. *Theoretical and Applied Climatology*, 155:581–598, 2024. doi : 10.1007/s00704-023-04651-6. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s00704-023-04651-6>.

- L. Boutabia, S. Telailia, and A. Chefrou. étude ethnobotanique de quelques lamiaceae de la région de guelma (nord-est algérien). *Phytothérapie*, 9:348–357, 2011. doi : 10.1007/s10298-011-0672-x. URL <https://doi.org/10.1007/s10298-011-0672-x>.
- L. Boutabia, S. Telailia, A. Chefrou, and S. Elboug. Ethnobotanical survey of medicinal plants in northeastern algeria : Guelma region. *Phytothérapie*, 18:23–33, 2020. doi : 10.3166/phyto-2019-0156. URL <https://doi.org/10.3166/phyto-2019-0156>.
- Housseyn Bouzeria, Salah Eddine Tachi, Bouguerra Hamza, Oussama Derdous, and Saâdia Benmamar. Evaluating the effect of land use land cover changes on soil loss distribution in the seybouse basin, northeastern algeria. *Doklady Earth Sciences*, 510:335–348, 2023. doi : 10.1134/S1028334X23600081. URL <https://link.springer.com/article/10.1134/S1028334X23600081>.
- F. Branca, S. Treccarichi, G. Ruberto, A. Renda, and S. Argento. Comprehensive morphometric and biochemical characterization of seven basil (*Ocimum basilicum* l.) genotypes : Focus on light use efficiency. *Agronomy*, 14(1) :224, 2024. doi : 10.3390/agronomy14010224.
- Craig R. Brodersen, Adam B. Roddy, Jay W. Wason, and Andrew J. McElrone. Functional status of xylem through time. *Annual Review of Plant Biology*, 70:407–433, 2019. doi : 10.1146/annurev-arplant-050718-100455. URL <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev-arplant-050718-100455>.
- Benjamin P. Brookbank, Jasmin Patel, Sonia Gazzarrini, and Eiji Nambara. Role of basal ABA in plant growth and development. *Genes*, 12(12) :1936, 2021. doi : 10.3390/genes12121936. URL <https://doi.org/10.3390/genes12121936>.
- E. D. Brown and G. D. Wright. Antibacterial drug discovery in the resistance era. *Nature*, 529:336–343, 2016. doi : 10.1038/nature17042. URL <https://doi.org/10.1038/nature17042>.
- Gustavo J. Cáceres-Cevallos, María Quílez, Gonzalo Ortiz de Elguea-Culebras, Enrique Melero-Bravo, Raúl Sánchez-Vioque, and María J. Jordán. Agronomic evaluation and chemical characterization of *Lavandula latifolia* medik. under the semiarid conditions of the spanish southeast. *Plants*, 12(10), 2023. ISSN 2223-7747. doi : 10.3390/plants12101986. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/10/1986>.
- Cecilia Cagliero, Carlo Bicchi, Arianna Marengo, Patrizia Rubiolo, and Barbara Sgorbini. Gas chromatography of essential oil : State-of-the-art, recent advances, and perspectives. *Journal of Separation Science*, 45(1) :94–112, 2022. doi : 10.1002/jssc.202100681. URL <https://analyticalsciencejournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jssc.202100681>.
- Raul Castaneda, Dung Doan, David Locke Newhouse, Minh Nguyen, Hiroki Uematsu, and João Pedro Azevedo. Who are the poor in the developing world? Policy Research Working Paper 7844, World Bank, Washington, DC, October 2016. URL <https://ssrn.com/abstract=2848472>. Also available as World Bank WPS7844 PDF.
- I. Cechin, S. C. Rossi, V. C. Oliveira, and T. F. Fumis. Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. *Photosynthetica*, 44(1) :143–146, 2006. doi : 10.1007/s11099-005-0171-2. URL <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0171-2>.
- Ishani Chakrabarty, Yugal Kishore Mohanta, Amilia Nongbet, Tapan Kumar Mohanta, Saurov Mahanta, Nibedita Das, Muthupandian Saravanan, and Nanaocha Sharma. Exploration of Lamiaceae in cardio vascular diseases and functional foods : Medicine as food and food as medicine. *Frontiers in Pharmacology*, 13:894814, June 2022. doi : 10.3389/fphar.2022.894814. URL <https://doi.org/10.3389/fphar.2022.894814>.

- Subhra Chakraborti, Kuntal Bera, Sanjoy Sadhukhan, and Puspendu Dutta. Bio-priming of seeds : Plant stress management and its underlying cellular, biochemical and molecular mechanisms. *Plant Stress*, 3:100052, 2022. doi : 10.1016/j.stress.2021.100052. URL <https://doi.org/10.1016/j.stress.2021.100052>.
- F. Stuart Chapin, Kirk Autumn, and Arthur R. Zangerl. Evolutionary responses of plants to stress. *BioScience*, 43(1) :32–42, 1993. doi : 10.2307/1312015.
- Chase, M. W. Jr. and Davies, C. A. and Downey, J. R. Jr. and Frurip, D. J. and McDonald, R. A. and Syverud, A. N. Nist-janaf thermochemical tables, part ii : Thermochemical data for the elements and compounds. NIST Standard Reference Database 101, Journal of Physical and Chemical Reference Data Monograph 9, 2011. URL <https://www.nist.gov/system/files/documents/srd/jpcrd402011Ret.pdf>. NIST Standard Reference Database, SRD 101; PDF available from National Institute of Standards and Technology.
- François Chaumont and Stephen D. Tyerman. Aquaporins : Highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, 164:1600–1618, 2014. doi : 10.1104/pp.113.233791.
- M. M. Chaves, J. P. Maroco, and J. S. Pereira. Understanding plant responses to drought : from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30:239–264, 2003a. doi : 10.1071/FP02076.
- Manuel M. Chaves, Joao P. Maroco, and Joao S. Pereira. Understanding plant responses to drought : from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3) :239–264, 2003b. doi : 10.1071/FP02076.
- Minghui Chen, Tingxiang Yan, Qian Shen, Xu Lu, Qifang Pan, Youran Huang, Yueli Tang, Xueqing Fu, Meng Liu, Weimin Jiang, Zongyou Lv, Pu Shi, Ya-Nan Ma, Xiaolong Hao, Lida Zhang, Ling Li, and Kexuan Tang. GLANDULAR TRICHOME-SPECIFIC WRKY 1 promotes artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytologist*, 214(1) :304–316, 2017. doi : 10.1111/nph.14373. URL <https://doi.org/10.1111/nph.14373>. Epub 2016-12-21.
- M. Chetouani, I. Mzabri, A. Amar, A. Boukroute, N. Kouddane, and A. Berrichi. Effet du stress salin sur la teneur et la composition de l’huile essentielle de la sauge (*Salvia officinalis*). *Annales des Sciences de la Santé (A2S)*, 1(20) :29–36, 2018. URL <https://revues.imist.ma/index.php/A2S/article/view/15324>.
- Brendan Choat, Steven Jansen, Timothy J. Brodribb, Hervé Cochard, Sylvain Delzon, Rajesh Bhaskar, Sandra J. Bucci, Taylor S. Feild, Sean M. Gleason, Uwe G. Hacke, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491:752–755, 2012. doi : 10.1038/nature11688.
- A. Chrysargyris, E. Michailidi, and N. Tzortzakis. Physiological and biochemical responses of *Lavandula angustifolia* to salinity under mineral foliar application. *Frontiers in Plant Science*, 12:694445, 2021. doi : 10.3389/fpls.2021.694445.
- Clemson Cooperative Extension. Herb profile : Sage (*Salvia officinalis*). <https://hgic.clemson.edu/factsheet/sage>. Accessed 31 Oct 2025.
- Climate and Development Knowledge Network (CDKN), African Climate and Development Initiative, South-SouthNorth, Overseas Development Institute (ODI). The ipcc’s sixth assessment report : Impacts, adaptation options and investment areas for a climate-resilient north africa. Factsheet (PDF) available online, 2022. URL https://cdkn.org/sites/default/files/2022-09/IPCC%20Regional%20Factsheet_North%20Africa_Web.pdf. Based on IPCC Sixth Assessment Report (Working Group II) regional synthesis for North Africa summarising observed and projected climate change, impacts and adaptation options.

- Committee on Herbal Medicinal Products (HMPC). Final assessment report on *Lavandula angustifolia* miller, *aetheroleum* and *Lavandula angustifolia* miller, *flos*. Technical Report EMA/HMPC/143183/2010, European Medicines Agency, 2012. URL <https://www.ema.europa.eu/en/documents/herbal-report/final-assessment-report-lavandula-angustifolia-miller-aetheroleum-and-lavandula-angustifolia-miller.pdf>. First published : 13 June 2012.
- Conseil de l'Europe. *Pharmacopée Européenne*. Direction Européenne de la Qualité du Médicament & Soins de Santé (EDQM), Strasbourg, France, 6ème édition édition, 2007.
- Josep Cos, Francisco Doblas-Reyes, Martin Jury, Raül Marcos, Pierre-Antoine Bretonnière, and Margarida Samsó. The mediterranean climate change hotspot in the cmip5 and cmip6 projections. *Earth System Dynamics*, 13:321–340, 2022. doi : 10.5194/esd-13-321-2022. URL <https://esd.copernicus.org/articles/13/321/2022/>.
- Nicholas A. Cradock-Henry, Polly Blackett, Myles Hall, Paul Johnstone, Edmar Teixeira, and Anita Wreford. Climate adaptation pathways for agriculture : Insights from a participatory process. *Environmental Science & Policy*, 107:66–79, 2020. doi : 10.1016/j.envsci.2020.02.020.
- Grant R. Cramer and Steve A. Quarrie. Absciscic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Functional Plant Biology*, 29(1) :111–115, 2002. doi : 10.1071/PP01131. URL <https://www.publish.csiro.au/fp/PP01131>.
- Wolfgang Cramer, Joel Guiot, Marian Fader, Joaquim Garrabou, Jean-Pierre Gattuso, Ana Iglesias, Manfred A. Lange, Piero Lionello, Maria-Carmen Llasat, Shlomit Paz, et al. Climate change and interconnected risks to sustainable development in the mediterranean. *Nature Climate Change*, 8:972–980, 2018a. doi : 10.1038/s41558-018-0299-2. URL <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>.
- Wolfgang Cramer, Joël Guiot, Marianela Fader, Joaquim Garrabou, Jean-Pierre Gattuso, Ana Iglesias, Manfred A. Lange, Piero Lionello, Maria Carmen Llasat, Shlomit Paz, et al. Climate change and interconnected risks to sustainable development in the mediterranean. *Nature Climate Change*, 8(11) :972–980, 2018b. doi : 10.1038/s41558-018-0299-2. URL <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>.
- Ioana Crișan, Andreea Ona, Dan Vârban, Leon Muntean, Rodica Vârban, Andrei Stoie, Tania Mihăiescu, and Adriana Morea. Current trends for lavender (*lavandula angustifolia* mill.) crops and products with emphasis on essential oil quality. *Plants*, 12(2), 2023. doi : 10.3390/plants12020357. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/2/357>.
- Sumanta Das, Kaniz Wahida Sultana, and Indrani Chandra. In vitro propagation, phytochemistry and pharmacology of *Basilicum polystachyon* (L.) moench (Lamiaceae) : A short review. *South African Journal of Botany*, 155:178–186, 2023. doi : 10.1016/j.sajb.2023.02.009. URL <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.02.009>.
- Bruno David, Jean-Luc Wolfender, and Daniel A. Dias. The pharmaceutical industry and natural products : Historical status and new trends. *Phytochemistry Reviews*, 14:299–315, 2015. doi : 10.1007/s11101-014-9367-z. URL <https://doi.org/10.1007/s11101-014-9367-z>.
- Marlieke E. A. de Kraker, Andrew J. Stewardson, and Stephan Harbarth. Will 10 million people die a year due to antimicrobial resistance by 2050? *PLOS Medicine*, 13(11) :e1002184, 2016. doi : 10.1371/journal.pmed.1002184. URL <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1002184>.

- Oussama Derdous, Hamza Bouguerra, Salah Eddine Tachi, and Ali Bouamrane. A monitoring of the spatial and temporal evolutions of aridity in northern algeria. *Theoretical and Applied Climatology*, 142:1191–1198, 2020a. doi : 10.1007/s00704-020-03339-5. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s00704-020-03339-5>.
- Oussama Derdous, Salah Eddine Tachi, and Hamza Bouguerra. Spatial distribution and evaluation of aridity indices in northern algeria. *Arid Land Research and Management*, 34(1) :15–29, 2020b. doi : 10.1080/15324982.2020.1796841. URL <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/15324982.2020.1796841>.
- George Dery, Selasi Dzitse, and Damian Tom-Dery. Ethnobotanical survey of medicinal plants in sissala east municipality of the upper west region, ghana. *Phytomedicine Plus*, 3(3) :100461, August 2023. doi : 10.1016/j.phyplu.2023.100461. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S266703132300057X>.
- David L. Des Marais, Thomas E. Juenger, and Rodolfo Mauricio. The evolutionary genomics of plant adaptation to abiotic stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 16:218–224, 2013. doi : 10.1016/j.pbi.2013.01.006.
- Yolande Despinasse. *Diversité chimique et caractérisation de l'impact du stress hydrique chez les lavandes* (Chemical diversity and impact of drought on lavenders). Thèse de doctorat (biologie végétale), Université de Lyon — Université Jean Monnet Saint-Étienne, Saint-Étienne, France, 2015. URL <https://theses.hal.science/tel-01548309v1/document>. Soutenue le 23 octobre 2015; Direction : Sylvie Baudino; HAL Id : tel-01548309.
- Christiane Desroches-Noblecourt. *Le fabuleux héritage de l'Égypte*. SW-Télémaque, Paris, 2004. ISBN 2753300097. URL <https://archive.org/details/lefabuleuxherita0000desr>. 319 p.
- Erika Détár, Éva Zita Németh, Beáta Gosztola, István Demján, and Zsuzsanna Pluhár. Effects of variety and growth year on the essential oil properties of lavender (*Lavandula angustifolia* mill.) and lavandin (*Lavandula × intermedia* emeric ex loisel.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 90:104020, 2020. ISSN 0305-1978. doi : 10.1016/j.bse.2020.104020. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030519781930585X>.
- Wissal Dhifi, Sana Bellili, Sabrine Jazi, Nada Bahloul, and Wissem Mnif. Essential oils' chemical characterization and investigation of some biological activities : A critical review. *Medicines*, 3(4) :25, September 2016. doi : 10.3390/medicines3040025. URL <https://doi.org/10.3390/medicines3040025>.
- Farah Diab, Hawraa Zbeeb, Francesca Baldini, Piero Portincasa, Mohamad Khalil, and Laura Vergani. The potential of lamiaceae herbs for mitigation of overweight, obesity, and fatty liver : Studies and perspectives. *Molecules*, 27(15) :5043, 2022. doi : 10.3390/molecules27155043.
- M. Djekoun, S. Boukhris, M. E. A. Dib, B. Tabti, and J. Costa. Ethnobotanical study of medicinal plants used in traditional medicine in the algerian sahara : M'sila region. *Journal of Ethnopharmacology*, 290:115106, 2022a. doi : 10.1016/j.jep.2022.115106.
- M. Djekoun, S. Boukhris, M. E. A. Dib, B. Tabti, and J. Costa. Ethnobotanical study of medicinal plants used in traditional medicine in the Algerian Sahara : M'Sila region. *Journal of Ethnopharmacology*, 290:115106, 2022b. doi : 10.1016/j.jep.2022.115106. URL <https://doi.org/10.1016/j.jep.2022.115106>.

- Ana Dobрева, Nadezhda Petkova, Mima Todorova, Mariya Gerdzhikova, Zornitza Zherkova, and Neli Grozeva. Organic vs. conventional farming of lavender : Effect on yield, phytochemicals and essential oil composition. *Agronomy*, 14(1) :32, 2024. doi : 10.3390/agronomy14010032. URL <https://www.mdpi.com/2073-4395/14/1/32>.
- Gbadamassi S. Dossa, Eakachhya Paudel, Junko Fujinuma, Hailong Yu, Akira Komiyama, Daisuke Hattori, Koji Gyokusen, and Kenji Ogino. Trait-based community assembly and biogeography of subtropical forests in southern china. *Ecology and Evolution*, 7:2645–2655, 2017. doi : 10.1002/ece3.2866.
- E. R. Dossou-Yovo et al. A participatory framework for prioritizing climate-smart agriculture innovations. *Climate Smart Agriculture*, 1:100019, 2024. doi : 10.1016/j.csag.2024.100019.
- Enikő Détár, Éva Zámoriné Németh, Beáta Gosztola, Ildikó Demján, and Zsuzsanna Pluhár. Effects of variety and growth year on the essential oil properties of lavender (*lavandula angustifolia* mill.) and lavandin (*lavandula x intermedia emeric ex loisel.*). *Biochemical Systematics and Ecology*, 90:104020, June 2020. doi : 10.1016/j.bse.2020.104020.
- Sıdıka Ekren, Çiğdem Sönmez, Emrah Özçakal, Yasemin S. Kukul Kurttaş, Emine Bayram, and Hatice Gürgülü. The effect of different irrigation water levels on yield and quality characteristics of purple basil (*ocimum basilicum* l.). *Agricultural Water Management*, 109:155–161, 2012. ISSN 0378-3774. doi : <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.03.004>. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378377412000820>.
- A. El-Alami, A. Fattah, and A. Chait. Medicinal plants used for the treatment of diabetes in Moroccan traditional medicine. *Journal of Ethnopharmacology*, 263:113150, 2020. doi : 10.1016/j.jep.2020.113150. URL <https://doi.org/10.1016/j.jep.2020.113150>.
- Mervat El-Hefny and Mahmoud Khattab Hussien. Enhancing the growth and essential oil components of *Lavandula latifolia* using *Malva parviflora* extract and humic acid as biostimulants in a field experiment. *Scientific Reports*, 15, 2025. doi : 10.1038/s41598-024-82127-x. URL <https://www.nature.com/articles/s41598-024-82127-x>.
- Mohamad El Houssine, Med Bacha, Latifa Belkacem, Mohamed Said, and Younes Loukili. Evaluation of drought hazard and risk in a mediterranean agricultural region under climate change using multi-model projections and gis-based indices. *Journal of Hydrology*, 632:132393, 2024. doi : 10.1016/j.jhydrol.2023.132393. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0021967323005824>.
- Zohreh Emami Bistgani, Allen V. Barker, and Masoud Hashemi. Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress. *The Crop Journal*, 12(2) :330–339, 2024a. doi : 10.1016/j.cj.2023.12.003.
- Zohreh Emami Bistgani, Allen V. Barker, and Masoud Hashemi. Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress. *The Crop Journal*, 12(2) :330–339, 2024b. doi : 10.1016/j.cj.2023.12.003.
- Zohreh Emami Bistgani, Allen V. Barker, and Masoud Hashemi. Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress. *The Crop Journal*, 12(2) :330–339, 2024c. doi : 10.1016/j.cj.2023.12.003. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514124000060>.
- Seda Erdoğan Bayram. Effects of prolonged water stress on biomass yield and nutrient uptake by aerial parts of mint (*Mentha × piperita* l.). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 50(4), 2022. doi : 10.15835/nbha50412894. URL <https://www.notulaeobotanicae.ro/index.php/nbha/article/view/12894>.

- European Medicines Agency. Assessment report on rosmarinus officinalis L., aetheroleum and rosmarinus officinalis L., folium. Assessment report EMA/HMPC/681037/2021, European Medicines Agency, May 2024. URL <https://www.ema.europa.eu/en/documents/herbal-report/final-assessment-report-rosmarinus-officinalis-l-aetheroleum-rosmarinus-officinalis-l-folium-r-en.pdf>. Final - Revision 1.
- Mohammad Faizan, Pravej Alam, Vishnu D. Rajput, Shareen, Khushdeep Kaur, Ahmad Faraz, Tatiana Minkina, S. Maqbool Ahmed, Vijay Rani Rajpal, and Shamsul Hayat. Potential role of tocopherol in protecting crop plants against abiotic stresses. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 29(10) :1563–1575, October 2023. doi : 10.1007/s12298-023-01354-0. URL <https://doi.org/10.1007/s12298-023-01354-0>. Epub 2023-09-20.
- H.A. Farahani, S.A. Valadabadi, J. Daneshian, A.H. Shiranirad, and M.A. Khalvati. Medicinal and aromatic plants response to drought stress. *Journal of Medicinal Plants Research*, 3(12) :1119–1125, 2009.
- Asma Farhat. *Vapo-diffusion assistée par micro-ondes : conception, optimisation et application*. Thèse de doctorat, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Avignon, France, 2010. URL <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00547809>. Thèse de doctorat.
- Franz Faul, Edgar Erdfelder, Axel Buchner, and Albert-Georg Lang. Statistical power analyses using g*power 3.1: Tests for correlation and regression analyses. *Behavior Research Methods*, 41(4) :1149–1160, 2009. doi : 10.3758/BRM.41.4.1149.
- FELLAHI Zine El Abidine. *Analyse génétique d'un croisement line x tester, réponse à la sélection et tolérance des stress du blé tendre (Triticum aestivum L.) sous conditions semi-arides*. Thèse de doctorat, Université Ferhat Abbas Sétif 1, Sétif, Algérie, 22/06/2017. URL https://www.stiftung-fiat-panis.de/images/PF/PF2016_12.pdf. Laboratoire de Valorisation des Ressources Biologiques Naturelles (LVRBN).
- Elias Fereres and Miguel A. Soriano. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *Journal of Experimental Botany*, 58:147–159, 2007. doi : 10.1093/jxb/erl165.
- Ana Cristina Figueiredo, José G. Barroso, Ligia G. Pedro, and Jacobus J. C. Scheffer. Factors affecting secondary metabolite production in plants : volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal*, 23: 213–226, 2008. doi : 10.1002/ffj.1875. URL <https://doi.org/10.1002/ffj.1875>.
- Jaume Flexas, Joan Bota, Francesco Loreto, Georges Cornic, and Thomas D. Sharkey. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in c3 plants. *Plant Biology*, 6:269–279, 2004. doi : 10.1055/s-2004-820867.
- T. J. Flowers and T. D. Colmer. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179:945–963, 2008. doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x.
- T. J. Flowers and T. D. Colmer. Plant salt tolerance : adaptations in halophytes. *Annals of Botany*, 115(3) : 327–331, 2015. doi : 10.1093/aob/mcu267.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). *The State of the World's Land and Water Resources for Food and Agriculture : Systems at Breaking Point*. FAO, Rome, Italy, 2021. doi : 10.4060/cb9910en. URL <https://doi.org/10.4060/cb9910en>.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Employment indicators 2000–2023 (july 2025 update). <https://www.fao.org/statistics/highlights-archive/highlights-detail/>

- [employment-indicators-2000-2023-\(july-2025-update\)/en](#), July 2025. FAOSTAT Highlights. Accessed 5 Nov 2025.
- V. Formica, F. Leoni, C. Duce, and et al. Controlled drought stress affects rosemary essential oil composition with minimal impact on biomass yield. *Industrial Crops and Products*, 195:116997, 2024. doi : 10.1016/j.indcrop.2023.116997.
- Valentina Formica, Daniela Romano, Mercedes Verdeguer, Silvia Zingale, Federico Leoni, Stefano Carlesi, Paolo Bärberi, and Paolo Guarnaccia. Mild abiotic stresses improve essential oils yield and composition of mediterranean medicinal and aromatic plants with minimal impact on plant growth : A systematic literature review. *Italian Journal of Agronomy*, 21:100079, 2025. doi : 10.1016/j.ijagro.2025.100079. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1125471825000532>.
- Joel Fürstenberg-Hägg, Mika Zagrobelny, and Søren Bak. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5) :10242–10297, 2013. doi : 10.3390/ijms140510242. URL <https://www.mdpi.com/1422-0067/14/5/10242>.
- A. A. Gaude et al. Environmental stress induced biosynthesis of plant secondary metabolites : Transcriptional regulation and ecological significance. *Stress Biology*, 5:100006, 2025. doi : 10.1016/j.strbio.2025.100006.
- L. R. S. Gazzaneo, R. F. P. Lucena, and U. P. Albuquerque. Knowledge and use of medicinal plants by local specialists in an region of atlantic forest in the state of pernambuco (northeastern brazil). *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 1:9, 2005. doi : 10.1186/1746-4269-1-9. URL <https://doi.org/10.1186/1746-4269-1-9>.
- Fatma Abd El-Lateef Gharib. Effect of salicylic acid on the growth, metabolic activities and oil content of basil and marjoram. *International Journal of Agriculture & Biology*, 9(2) :294–301, 2007. doi : 10.5555/20073174900. URL <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20073174900>.
- Sarvajeet Singh Gill and Narendra Tuteja. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12) :909–930, 2010. doi : 10.1016/j.plaphy.2010.08.016. URL <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>.
- Filippo Giorgi and Piero Lionello. Climate change projections for the mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 63(2-3) :90–104, 2008a. doi : 10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- Filippo Giorgi and Piero Lionello. Climate change projections for the mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 63:90–104, 2008b. doi : 10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- C. Giuliani, M. Bottoni, R. Ascrizzi, F. Milani, A. Spada, A. Papini, G. Flamini, and G. Fico. Insight into micromorphology and phytochemistry of *Lavandula angustifolia* mill. from italy. *South African Journal of Botany*, 153:83–93, February 2023. ISSN 0254-6299. doi : 10.1016/j.sajb.2022.12.018. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0254629922006755>. PII : S0254629922006755.
- Kwanchai A. Gomez and Arturo A. Gomez. *Statistical Procedures for Agricultural Research*. John Wiley & Sons, New York, USA, 2 edition, 2010.
- Józef Góra, Anna Lis, Julia Gibka, and Alicja Wołoszyn. *Najcenniejsze olejki eteryczne*. Wydawnictwo Uniwersytetu Mikołaja Kopernika, 2005.

- Martina Grdiša, Marija Jug-Dujaković, Matija Lončarić, Klaudija Carović-Stanko, Tonka Ninčević, Zlatko Liber, Ivan Radosavljević, and Zlatko Šatović. Dalmatian sage (*Salvia officinalis* L.) : A review of biochemical contents, medical properties and genetic diversity. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 80(2) :69–78, 2015. URL <https://hrcak.srce.hr/file/222364>. Review article.
- Khalil Guelifet, Khaled Kherraz, Mohammed Messaoudi, Mohamed Amine Ferhat, Latifa Khattabi, Khadra Afaf Bendrihem, Wafa Zahnit, Dalila Addad, Mokhtar Benmohamed, Yacine Azoudj, Louiza Harchaoui, Kamel Aggoun, Abdelkader Boumechhour, and Luca Rastrelli. Seasonal and extraction-dependent variation in the composition and bioactivity of essential oils from wild *Rosmarinus officinalis* L. *Molecules*, 30(21), 2025. doi : 10.3390/molecules30214258. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/30/21/4258>.
- R. A. Haas, I. Crișan, D. Vârban, and R. Vârban. Aerobiology of the family lamiaceae : Novel perspectives with special reference to volatiles emission. *Plants*, 13(12) :1687, June 2024. doi : 10.3390/plants13121687. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/13/12/1687>.
- M. Haghpanah, S. Hashemipetroudi, A. Arzani, and F. Araniti. Drought tolerance in plants : Physiological and molecular responses. *Plants*, 13(21) :2962, 2024. doi : 10.3390/plants13212962. URL <https://doi.org/10.3390/plants13212962>.
- Ismahene Haloui and Abdeslam-Hassen Meniai. Supercritical CO₂ extraction of essential oil from algerian *argania spinosa* L. seeds and yield optimization. *International Journal of Hydrogen Energy*, 42(17) :12912–12919, 2017. doi : 10.1016/j.ijhydene.2016.12.012.
- Yasmine Hamitouche, Ayoub Zeroual, Mohamed Meddi, Ali A. Assani, Ramdane Alkama, Zekâi Şen, and Xinhua Zhang. Projected changes in extreme precipitation patterns across algerian sub-regions. *Water*, 16(10) :1353, 2024. doi : 10.3390/w16101353. URL <https://www.mdpi.com/2073-4441/16/10/1353>.
- M. Hanana, L. Hamrouni, O. Cagnac, and E. Blumwald. Mechanisms and cellular strategies of salinity tolerance (nacl) in plants. *Environmental Reviews*, 19(1) :121–140, 2011. doi : 10.1139/a11-003.
- I. Harris, T. J. Osborn, P. D. Jones, and D. Lister. Version 4 of the cru ts monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Scientific Data*, 7(1) :109, 2020. doi : 10.1038/s41597-020-0453-3. URL <https://www.nature.com/articles/s41597-020-0453-3>.
- Mirza Hasanuzzaman, M. H. M. Borhannuddin Bhuyan, Faisal Zulfiqar, Ali Raza, Sayed Mohammad Mohsin, Jubayer Al Mahmud, Masayuki Fujita, and Vasileios Fotopoulos. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress : Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 9(8) :681, July 2020. doi : 10.3390/antiox9080681. URL <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>.
- Paul M. Hasegawa, Ray A. Bressan, Jian-Kang Zhu, and Hans J. Bohnert. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Biology*, 51(1) :463–499, June 2000. doi : 10.1146/annurev.arplant.51.1.463. URL <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>.
- Michael Heinrich, Annick Ankli, Barbara Frei, C. Weimann, and Otto Sticher. Medicinal plants in mexico : Healers’ consensus and cultural importance. *Social Science & Medicine*, 47:1859–1871, 1998. doi : 10.1016/S0277-9536(98)00181-6. URL [https://doi.org/10.1016/S0277-9536\(98\)00181-6](https://doi.org/10.1016/S0277-9536(98)00181-6).
- Hans Hersbach, Bill Bell, Paul Berrisford, Shoji Hirahara, András Horányi, Joaquín Muñoz-Sabater, Julien Nicolas, Carole Peubey, Raluca Radu, Dinand Schepers, Adrian Simmons, Cornel Soci, Saleh Abdalla, Xavier Abellan, Gianpaolo Balsamo, Peter Bechtold, Gionata Biavati, Jean-Ralph Bidlot, Massimo Bonavita, Giovanna De Chiara, Per Dahlgren, Dick Dee, Michail Diamantakis, Rossana Dragani, Johannes

- Flemming, Richard Forbes, Manuel Fuentes, Alan Geer, Leopold Haimberger, Sean Healy, Robin J. Hogan, Elías Hólm, Mira Janisková, Sarah Keeley, Patrick Laloyaux, Philippe Lopez, Cristina Lupu, Gábor Radnoti, Pierre de Rosnay, Iryna Rozum, Freja Vamborg, Sebastien Villaume, and Jean-Noël Thépaut. The era5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146(730) :1999–2049, 2020. doi : 10.1002/qj.3803. URL <https://doi.org/10.1002/qj.3803>.
- N. Hidalgo-Triana et al. The high climate vulnerability of western mediterranean forests. *Science of the Total Environment*, 902:166172, 2023. doi : 10.1016/j.scitotenv.2023.166172.
- Monika Hilker and Thomas Schmülling. Stress priming, memory, and signalling in plants. *Plant, Cell & Environment*, 42(3) :753–761, 2019. doi : 10.1111/pce.13526. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.13526>.
- Ramin Hosseini and Mahsa Heidari. Impact of drought stress on biochemical and molecular responses in lavender (*lavandula angustifolia* mill.) : effects on essential oil composition and antibacterial activity. *Frontiers in Plant Science*, 16:1506660, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1506660.
- An-Shan Hsiao. Protein disorder in plant stress adaptation : From late embryogenesis abundant to other intrinsically disordered proteins. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(2) :1178, 2024.
- Nataliia Hudz, Lesya Kobylinska, Katarzyna Pokajewicz, Vladimira Horčinová Sedláčková, Roman Fedin, Mariia Voloshyn, Iryna Myskiv, Ján Brindza, Piotr Paweł Wieczorek, and Jacek Lipok. *Mentha piperita* : Essential oil and extracts, their biological activities, and perspectives on the development of new medicinal and cosmetic products. *Molecules*, 28(21) :7444, 2023. doi : 10.3390/molecules28217444. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/21/7444>.
- Ebtehal E. Hussein, Mohammed F. El Basuini, Ahmed M. Ashry, Mahmoud M. Habiba, Islam I. Teiba, Talaat K. El-Rayes, Ahmed A. A. Khattab, Ahmed M. El-Hais, Shima A. Shahin, Ibrahim T. El-Ratel, Mamdouh R. Badr, and Mahmoud A. O. Dawood. Effect of dietary sage (*Salvia officinalis* L.) on the growth performance, feed efficacy, blood indices, non-specific immunity, and intestinal microbiota of european sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture Reports*, 28:101460, 2023. doi : 10.1016/j.aqrep.2022.101460. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352513422004562>.
- Indian Pharmacopoeia Commission. Essential oils. URL https://www.ipc.gov.in/images/3._Essential_Oils.pdf. Document de référence décrivant notamment l'indice d'acide des huiles essentielles et son augmentation lors du vieillissement par hydrolyse des esters.
- International Organization for Standardization. Iso 3515:2002 — oil of lavender (*lavandula angustifolia* mill.), April 2002. URL <https://www.iso.org/standard/36253.html>. International Standard (last reviewed and confirmed in 2023).
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). Mediterranean strategy for sustainable development 2016–2025. Strategy report, IUCN, Gland, Switzerland, 2015. Mediterranean Strategy for Sustainable Development (MSSD) 2016–2025.
- IPCC. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 2021. doi : 10.1017/9781009157896.
- IPCC. Cross-chapter paper 4: Mediterranean region. In : *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 2022.

- T. Isah, S. Umar, A. Mujib, M. P. Sharma, P. E. Rajasekharan, N. Zafar, and A. Frukh. Secondary metabolism of pharmaceuticals in the plant in vitro cultures : Strategies, approaches, and limitations to achieving higher yields. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 132:239–265, 2023. doi : 10.1007/s11240-022-02346-1.
- Tasiu Isah. Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. *Biological Research*, 52 (1) :39, 2019. doi : 10.1186/s40659-019-0246-3.
- A. K. M. Mominul Islam, Thiti Suttiyut, Md Parvez Anwar, Abdul Shukor Juraimi, and Hisashi Kato-Noguchi. Allelopathic properties of lamiaceae species : Prospects and challenges to use in agriculture. *Plants*, 11 (11) :1478, May 2022. doi : 10.3390/plants11111478. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/11/1478>. Review.
- M.S. Islam, M.R. Islam, M.K. Hasan, A.G. Hafeez, M.K. Chowdhury, M.H. Pramanik, M.A. Iqbal, M. Erman, C. Barutcular, O. Konuskan, A. Dubey, A. Kumar, and A.E. Sabagh. Salinity stress in maize : Consequences, tolerance mechanisms, and management strategies. *OBM Genetics*, 8(2) :232, 2024. doi : 10.21926/obm.genet.2402232.
- Stanislava Ivanova, Yana Gvozdeva, Radiana Staynova, Daniela Grekova-Kafalova, Vanya Nalbantova, Niko Benbassat, Nina Koleva, and Kalin Ivanov. Essential oils – a review of the natural evolution of applications and some future perspectives. *Pharmacia*, 72:1–12, 2025. doi : 10.3897/pharmacia.72.e140059.
- Cécile Jacques, Christophe Salon, Romain L. Barnard, Vanessa Vernoud, and Marion Prudent. Drought stress memory at the plant cycle level : A review. *Plants*, 10(9) :1873, 2021. doi : 10.3390/plants10091873. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/10/9/1873>.
- Dorota Jadczyk, Kamila Bojko, Mirosława Kaymakanova, and Malgozhata Berova. Salinity–induced changes in the antioxidant status of common basil plants (*ocimum basilicum* l.) grown under controlled conditions. *Horticulturae*, 8(9) :775, 2022. doi : 10.3390/horticulturae8090775. URL <https://doi.org/10.3390/horticulturae8090775>.
- D. Jangpangi et al. Medicinal plants in a changing climate : understanding the impact of environmental stressors on plant specialized metabolites. *Frontiers in Plant Science*, 16:1587337, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1587337.
- Zvonimir Jažo, Mateo Glumac, Vlatka Paštar, Sanida Bektić, Mila Radan, and Ivana Carev. Chemical composition and biological activity of *Salvia officinalis* l. essential oil. *Plants*, 12(9), 2023. doi : 10.3390/plants12091794. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/9/1794>.
- Xuemei Ji, Baodi Dong, Behrouz Shiran, Mark J. Talbot, Jane E. Edlington, Trijntje Hughes, Rosemary G. White, Frank Gubler, and Rudy Dolferus. Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals. *Plant Physiology*, 156(2) :647–662, 2011. doi : 10.1104/pp.111.176164. URL <https://academic.oup.com/plphys/article/156/2/647/6108745>.
- Solène Jouault. *La qualité des huiles essentielles et son influence sur leur efficacité et sur leur toxicité*. Thèse d’exercice en sciences pharmaceutiques, Université de Lorraine, 2012. URL <https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01732038>. HAL Id : hal-01732038.
- Noelle Joy, Daniel Jackson, and Timothy Coolong. A validated gc-ms method for major terpenes quantification in hydrodistilled *cannabis sativa* essential oil. *Phytochemical Analysis*, 36(8) :2362, 2025. doi : 10.1002/pca.3526. URL <https://analyticalsciencejournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/pca.3526>.

- Mansoure Jozay, Hossein Zarei, Sarah Khorasaninejad, and Taghi Miri. Exploring the impact of plant growth-promoting bacteria in alleviating stress on *Aptenia cordifolia* subjected to irrigation with recycled water in multifunctional external green walls. *BMC Plant Biology*, 24:802, 2024. doi : 10.1186/s12870-024-05511-9. URL <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11344332/>.
- Magdalena M. Julkowska, Huub C. J. Hoefsloot, Selena Mol, Richard Feron, Gert-Jan de Boer, Michel A. Haring, and Christa Testerink. Capturing *Arabidopsis* root architecture dynamics with ROOT-FIT reveals diversity in responses to salinity. *Plant Physiology*, 166(3):1387–1402, 2014. doi : 10.1104/pp.114.248963. URL <https://doi.org/10.1104/pp.114.248963>.
- Afsoun Kamyab, Davood Samsampour, Navid Ahmadasab, and Abdonnabi Bagheri. Lamiaceae family-derived endophytic fungi : induced tolerance to drought stress in *Thymus vulgaris* plants. *BMC Plant Biology*, 24:1104, 2024. doi : 10.1186/s12870-024-05764-4. URL <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05764-4>. Received : 9 July 2024; Accepted : 30 October 2024.
- P. N. Kephe, K. K. Ayisi, B. M. Petja, J. L. Temo, and I. K. Mariga. Challenges and opportunities in crop simulation modelling under seasonal and projected climate change scenarios for crop production in south africa. *Agriculture & Food Security*, 10(1):51, 2021. doi : 10.1186/s40066-020-00283-5.
- K. A. Khalid. Influence of water stress on growth, essential oil content and chemical composition of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 192:380–385, 2006a. doi : 10.1111/j.1439-037X.2006.00226.x.
- K. A. Khalid. Influence of water stress on growth, essential oil content and chemical composition of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 192:380–385, 2006b. doi : 10.1111/j.1439-037X.2006.00226.x.
- Naeem Khan. Molecular insights into aba-mediated regulation of stress tolerance and development in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(16):7872, 2025. doi : 10.3390/ijms26167872. URL <https://www.mdpi.com/1422-0067/26/16/7872>.
- Naveed Khan, Asghari Bano, M. A. Rahman, Bala Rathinasabapathi, and M. A. Babar. Uplc-hrms-based untargeted metabolic profiling reveals changes in chickpea (*cicer arietinum*) metabolome following long-term drought stress. *Plant, Cell & Environment*, 42:115–132, 2019. doi : 10.1111/pce.13195.
- Tanveer Alam Khan, Sajeesh Kappachery, Sameera Karumannil, Mohamed AlHosani, Nemah Almansoori, Hamda Almansoori, Mohammad Yusuf, Lam-Son Phan Tran, and Mayank Anand Gururani. Brassinosteroid signaling pathways : Insights into plant responses under abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(24):17246, 2023. doi : 10.3390/ijms242417246. URL <https://www.mdpi.com/1422-0067/24/24/17246>. Review.
- Abbas Khojasteh, Mohammad Hossein Mirjalili, Miguel Angel Alcalde, Rosa M. Cusido, Regine Eibl, and Javier Palazon. Powerful plant antioxidants : A new biosustainable approach to the production of rosmarinic acid. *Antioxidants*, 9(12):1273, December 2020. doi : 10.3390/antiox9121273. URL <https://doi.org/10.3390/antiox9121273>.
- Anna Kiełtyka-Dadasiewicz, Sylwia Okoń, Tomasz Ociepa, and Beata Król. Morphological and genetic diversity among peppermint (*Mentha × piperita* L.) cultivars. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 16(3):151–161, 2017. ISSN 1644-0692. doi : 10.24326/asphc.2017.3.15. URL <https://czasopisma.up.lublin.pl/asphc/article/view/2338>.

- P. B. K. Kishor, S. Sangam, R. N. Amrutha, P. S. Laxmi, K. R. Naidu, K. R. S. S. Rao, S. Rao, K. J. Reddy, P. Theriappan, and N. Sreenivasulu. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants : Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, 88(3) :424–438, 2005. URL <https://www.jstor.org/stable/24110409>.
- Olga Kosakowska, Zenon Węglarz, Ewelina Pióro-Jabrucka, Jarosław L. Przybył, Karolina Kraśniewska, Małgorzata Gniewosz, and Katarzyna Bączek. Antioxidant and antibacterial activity of essential oils and hydroethanolic extracts of greek oregano (*O. vulgare* L. subsp. *hirtum* (Link) Ietswaart) and common oregano (*O. vulgare* L. subsp. *vulgare*). *Molecules*, 26(4) :988, 2021. doi : 10.3390/molecules26040988. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/26/4/988>.
- Sandra T. Krause, Pan Liao, Christoph Crocoll, Benoît Boachon, Christiane Förster, Franziska Leidecker, Natalie Wiese, Dongyan Zhao, Joshua C. Wood, C. Robin Buell, Jonathan Gershenzon, Natalia Dudareva, and Jörg Degenhardt. The biosynthesis of thymol, carvacrol, and thymohydroquinone in lamiaceae proceeds via cytochrome p450s and a short-chain dehydrogenase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(52) :e2110092118, 2021. doi : 10.1073/pnas.2110092118. URL <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34930840/>.
- Janice A. Lake, W. Paul Quick, David J. Beerling, and F. Ian Woodward. Plant development : Signals from mature to new leaves. *Nature*, 411(6834) :154, 2001. doi : 10.1038/35075660. URL <https://www.nature.com/articles/35075660>.
- Y. Tzvi Langermann, editor. *Avicenna and his Legacy : A Golden Age of Science and Philosophy*, volume 8 of *Cultural Encounters in Late Antiquity and the Middle Ages*. Brepols, Turnhout, 2009. ISBN 9782503527536. URL https://www.persee.fr/doc/antiq_0770-2817_2014_num_83_1_3859_t14_0372_0000_1. Compte rendu par Naïm Vanthieghem dans *L'Antiquité classique*, 2014, 83, p. 372.
- Jelena Lazarević, Vera Maksimović, Jelena Dragišić Maksimović, Dragana Krstić-Milošević, Sergej Samuilov, Dejan Janošević, and Urban Šilc. Climate change impact on cultivation of aromatic and medicinal plants. *Agronomy*, 13(7) :1817, 2023. doi : 10.3390/agronomy13071817. URL <https://doi.org/10.3390/agronomy13071817>.
- Chengxiang Li, Hongyun Shen, Tao Wang, and Xuelu Wang. Aba regulates subcellular redistribution of osabi-like2, a negative regulator in aba signaling, to control root architecture and drought resistance in *Oryza sativa*. *Plant and Cell Physiology*, 56(12) :2396–2408, 2015. doi : 10.1093/pcp/pcv154. URL <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv154>.
- Qing X. Li and Chiou Ling Chang. Basil (*Ocimum basilicum* L.) oils. In Victor R. Preedy, editor, *Essential Oils in Food Preservation, Flavor and Safety*, chapter 25, pages 231–238. Academic Press (Elsevier), 2016. doi : 10.1016/B978-0-12-416641-7.00025-0. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780124166417000250>.
- Zenglin Li, David J. Sheerin, Edda von Roepenack-Lahaye, Mark Stahl, and Andreas Hiltbrunner. The phytochrome interacting proteins erf55 and erf58 repress light-induced seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Communications*, 13(1) :1656, 2022. doi : 10.1038/s41467-022-29315-3. URL <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29315-3>.
- Jerzy Lipiec, C. Doussan, Artur Nosalewicz, and Katarzyna Kondracka. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield : a review. *International Agrophysics*, 27(4) :463–477, 2013. doi : 10.2478/intag-2013-0017.

- C. Liu et al. Plant responses and adaptations to salt stress : A review. *Horticulturae*, 10(11) :1221, 2024. doi : 10.3390/horticulturae10111221. URL <https://www.mdpi.com/2311-7524/10/11/1221>.
- Ranran Liu, Shulei Wang, and Jie Song. New progress in the production, oxidative damage, and scavenging mechanisms of reactive oxygen species in plants under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 17:1774033, 2026. doi : 10.3389/fpls.2026.1774033.
- André Loupy. *Microwaves in Organic Synthesis*, volume 2. Wiley-VCH, Weinheim, 2 edition, 2006.
- Doan Trung Luu, Jing Zhou, Dorsaf Hmidi, Ikram Madani, Houssein Zhou, Layla Chmaiss, Claire Corratgé-Faillie, Hervé Sentenac, and Anne-Aliénor Véry. Tolérance des plantes à la salinité des sols. In *L'eau et la Plante – Colloque scientifique de la Société Nationale d'Horticulture de France*, pages 47–53, 2022. URL <https://hal.science/hal-03749924/document>. CC BY 4.0.
- Jörn Lämke and Isabel Bäurle. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*, 18(1) :124, 2017. doi : 10.1186/s13059-017-1263-6. URL <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>.
- Ziming Ma, Lanjuan Hu, and Wenzhu Jiang. Understanding ap2/erf transcription factor responses and tolerance to various abiotic stresses in plants : A comprehensive review. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(2) :893, January 2024. doi : 10.3390/ijms25020893. URL <https://doi.org/10.3390/ijms25020893>.
- Manisha Mahajan, Ratan Kuiry, and Prabodh K. Pal. Understanding the consequence of environmental stress for accumulation of secondary metabolites in medicinal and aromatic plants. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 18:100255, 2020. doi : 10.1016/j.jarmap.2020.100255.
- Nilufar Z. Mamadalieva, Davlat Kh. Akramov, Elisa Ovidi, Antonio Tiezzi, Lutfun Nahar, Shahnoz S. Azimova, and Satyajit D. Sarker. Aromatic medicinal plants of the Lamiaceae family from uzbekistan : Ethnopharmacology, essential oils composition, and biological activities. *Medicines*, 4(1) :8, 2017. doi : 10.3390/medicines4010008. URL <https://doi.org/10.3390/medicines4010008>.
- I. Mansinhos, S. Gonçalves, and A. Romano. How climate change-related abiotic factors affect the production of industrial valuable compounds in Lamiaceae plant species : a review. *Frontiers in Plant Science*, 15:1370810, 2024a. doi : 10.3389/fpls.2024.1370810. URL <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1370810>.
- Inês Mansinhos, Sandra Gonçalves, Raquel Rodríguez-Solana, José Manuel Moreno-Rojas, and Anabela Romano. Environmental factors related to climate change alter the chemical composition and biological activity of *Lavandula viridis* l'hér. essential oil. *Agriculture*, 14(7) :1067, 2024b. doi : 10.3390/agriculture14071067.
- Inês Mansinhos, Sandra Gonçalves, Raquel Rodríguez-Solana, Gema Pereira-Caro, José Manuel Moreno-Rojas, and Anabela Romano. Nutrient deficiency-induced stress improves skincare effects and phytochemical content of green extracts from lamiaceae *In Vitro* cultures. *Horticulturae*, 10(9), September 2024c. doi : 10.3390/horticulturae10090947. URL <https://www.mdpi.com/2311-7524/10/9/947>.
- Inês Mansinhos, Sandra Gonçalves, and Anabela Romano. How climate change-related abiotic factors affect the production of industrial valuable compounds in lamiaceae plant species : a review. *Frontiers in Plant Science*, 15:1370810, 2024d. doi : 10.3389/fpls.2024.1370810. URL <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC11266143/>.

- Iliara Marotti, Anne Whittaker, Reyhan Bahtiyarca Bağdat, Pervin Ari Akin, Namuk Ergün, and Giovanni Dinelli. Intercropping perennial fruit trees and annual field crops with aromatic and medicinal plants (maps) in the mediterranean basin. *Sustainability*, 15(15) :12054, 2023. doi : 10.3390/su151512054. URL <https://www.mdpi.com/2071-1050/15/15/12054>.
- Cristina Martínez-Andújar, Ascensión Martínez-Pérez, Almudena Ferrández-Ayela, Alfonso Albacete, Purificación A. Martínez-Melgarejo, Ian C. Dodd, Andrew J. Thompson, José Manuel Pérez-Pérez, and Francisco Pérez-Alfocea. Impact of overexpression of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase on growth and gene expression under salinity stress. *Plant Science*, 295:110268, 2020. doi : 10.1016/j.plantsci.2019.110268. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168945219307617>. Epub 2019-09-12.
- Materia Aromatica. Rosemary essential oil chemotypes. <https://www.materiaaromatica.com/blog/rosemary-chemotypes>. Accessed 31 Oct 2025.
- Fethi Medjani, Tahani Derradji, Faouzi Zahi, Mohamed Djidel, Sofiane Labar, and Louiza Bouchagoura. Assessment of soil erosion by universal soil loss equation model based on geographic information system data : a case study of the mafragh watershed, north-eastern algeria. *Scientific African*, 21:e01782, 2023. doi : 10.1016/j.sciaf.2023.e01782. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2468227623002387>.
- Abdelaaziz Merabti, Hanaa Darouich, Paula Paredes, Mohamed Meddi, and Luis Santos Pereira. Assessing spatial variability and trends of droughts in eastern algeria using spi, rdi, pdsi, and medpdsi—a novel drought index using the fao56 evapotranspiration method. *Water*, 15(4) :626, 2023. doi : 10.3390/w15040626. URL <https://www.mdpi.com/2073-4441/15/4/626>.
- Giuseppe Micalizzi, Federica Alibrando, Francesco Vento, Emanuele Trovato, Marco Zoccali, Paola Guarnaccia, Paola Dugo, and Luigi Mondello. Development of a novel microwave distillation technique for the isolation of *Cannabis sativa* l. essential oil and gas chromatography analysis for the comprehensive characterization of terpenes and terpenoids including their enantio-distribution. *Molecules*, 26(1) :158, 2021. doi : 10.3390/molecules26010158. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/26/1/158>.
- Ali Mihi, Rabeh Ghazela, and Daoud Wissal. Mapping potential desertification-prone areas in north-eastern algeria using logistic regression model, gis, and remote sensing techniques. *Environmental Earth Sciences*, 81:385, 2022. doi : 10.1007/s12665-022-10513-7. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s12665-022-10513-7>.
- Lidija Milenković, Zoran S. Ilić, Ljiljana Stanojević, Ljubomir Šunić, Aleksandra Milenković, Jelena Stanojević, and Dragan Cvetković. Does photoselective netting influence yield, chemical composition and antioxidant activities of essential oils in cultivated sage? *Frontiers in Plant Science*, 16:1540520, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1540520. URL <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC12069256/>.
- Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement (Algérie). Troisième communication nationale de l'algérie à la convention cadre des nations unies sur les changements climatiques (ccnuc). Technical report, UNFCCC, Alger, Algérie, 2016. Disponible sur <https://unfccc.int>.
- Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural (MADR). Statistiques agricoles : Wilaya d'el tarf 2009–2019. Technical report, Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural (MADR), Algiers, Algeria, 2019.
- S. Miraj and S. Kiani. Study of pharmacological effect of *Lavandula angustifolia* : A review. *Der Pharma Letters*, 8:229–237, 2016.

- Yacine Mohamadi. *Étude phytochimique et activités biologiques des huiles essentielles des populations du genre Myrtus L. en Algérie*. Doctorat 3ème cycle, Université Ferhat Abbas Sétif 1, Sétif, Algérie, 2023. Soutenue publiquement le 02 juillet 2023.
- Sina Mohammadzadeh. Effect of salinity stress on germination indicators of *Salvia officinalis* in astara port. *Bioscience Research*, 19(1) :685–691, 2022. URL [https://www.isisn.org/BR-19-1-2022/685-691-19\(1\)2022BR22-77.pdf](https://www.isisn.org/BR-19-1-2022/685-691-19(1)2022BR22-77.pdf).
- M. Molina, J. Tardío, L. Aceituno-Mata, R. Morales, V. Reyes-García, and M. Pardo-de Santayana. Weeds and food diversity : natural yield and future prospects. In Michael Heinrich, Walter E. Müller, and C. Galli, editors, *Local Mediterranean Food Plants and Nutraceuticals*, volume 59 of *Forum of Nutrition*, pages 84–93. Karger, Basel, Switzerland, 2022. doi : 10.1159/000102582. URL <https://doi.org/10.1159/000102582>.
- Arpan Mukherjee, Shubhi Dwivedi, Lavanya Bhagavatula, and Sourav Datta. Integration of light and aba signaling pathways to combat drought stress in plants. *Plant Cell Reports*, 42(5) :829–841, 2023. doi : 10.1007/s00299-023-02999-7. URL <https://doi.org/10.1007/s00299-023-02999-7>.
- Sintayehu Musie Mulugeta, Zsuzsanna Pluhár, and Péter Radácsi. Phenotypic variations and bioactive constituents among selected *Ocimum* species. *Plants*, 13(1), 2024. doi : 10.3390/plants13010064. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/13/1/64>.
- Sergi Munné-Bosch and Lourdes Alegre. Subcellular compartmentation of the diterpene carnosic acid and its derivatives in the leaves of rosemary. *Plant Physiology*, 125(2) :1094–1102, 2001. doi : 10.1104/pp.125.2.1094. URL <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.1094>.
- R. Munns and M. Tester. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59:651–681, 2008a. doi : 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- Rana Munns. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(2) :239–250, 2002. doi : 10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x.
- Rana Munns and Mark Tester. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59:651–681, 2008b. doi : 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911. URL <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>.
- Rana Munns and Mark Tester. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59:651–681, 2008c. doi : 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- Rana Munns and Mark Tester. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59:651–681, 2008d. doi : 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- Rana Munns, Richard A. James, and André Läuchli. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57(5) :1025–1043, 2006. doi : 10.1093/jxb/erj108. URL <https://doi.org/10.1093/jxb/erj108>.
- Sergi Munné-Bosch and Leonor Alegre. Subcellular compartmentation of the diterpene carnosic acid and its derivatives in the leaves of rosemary. *Plant Physiology*, 125(2) :1094–1102, 2001. doi : 10.1104/pp.125.2.1094.

A. Naulleau et al. Participatory modeling to assess the impacts of climate change on agricultural landscapes and adaptation strategies. *Environmental Modelling & Software*, 155:105442, 2022. doi : 10.1016/j.envsoft.2022.105442.

Muhammad Nawaz et al. A review of plant strategies to resist biotic and abiotic environmental stressors. *Science of the Total Environment*, 900:165821, 2023. doi : 10.1016/j.scitotenv.2023.165821.

B. Ncube, M. Nkomo, B. Ndlovu, and J. van Staden. Essential oils from medicinal plants as potential sources of anticancer agents. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 15:871–893, 2012a. doi : 10.1080/0972060X.2012.10644149.

B. Ncube, M. Nkomo, B. Ndlovu, and J. Van Staden. Essential oils from medicinal plants as potential sources of anticancer agents. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 15:871–893, 2012b. doi : 10.1080/0972060X.2012.10644149.

Bhekumthetho Ncube, John F. Finnie, and Johannes Van Staden. Quality from the field : The impact of environmental factors as quality determinants in medicinal plants. *South African Journal of Botany*, 82:11–20, 2012c. doi : 10.1016/j.sajb.2012.05.009.

Jaideep Negi, Osamu Matsuda, Takashi Nagasawa, Yasuhiro Oba, Hideyuki Takahashi, Maki Kawai-Yamada, Hirofumi Uchimiya, Mimi Hashimoto, and Koh Iba. CO₂ regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. *Nature*, 452:483–486, 2008. doi : 10.1038/nature06720. URL <https://doi.org/10.1038/nature06720>.

David J. Newman and Gordon M. Cragg. Natural products as sources of new drugs from 1981 to 2014. *Journal of Natural Products*, 79:629–661, 2016. doi : 10.1021/acs.jnatprod.5b01055. URL <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.5b01055>.

Robert J. Nicholls and Anny Cazenave. Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science*, 328(5985) : 1517–1520, 2010. doi : 10.1126/science.1185782. URL <https://doi.org/10.1126/science.1185782>.

Gema Nieto, Gaspar Ros, and Julián Castillo. Antioxidant and antimicrobial properties of rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) : A review. *Medicines*, 5(3), 2018. doi : 10.3390/medicines5030098. URL <https://www.mdpi.com/2305-6320/5/3/98>.

Tonka Ninčević Runjić, Dejan Pljevljakušić, Marko Runjić, Martina Grdiša, and Zlatko Šatović. Phenotypic plasticity vs. local genetic adaptation : essential oil diversity of natural immortelle (*Helichrysum italicum* (roth.) g.don) populations along eastern adriatic coast. *Frontiers in Plant Science*, 16:1467421, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1467421. URL <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC11836004/>.

Lutfi Nohutcu, Ruveyde Tuncturk, Ezelhan Selem, Murat Tuncturk, and Orçun Çınar. Physicochemical, biochemical, and essential oil diversity among peppermint (*Mentha × piperita* L. “almira”, *Mentha × piperita* L. “granada”, and *Mentha × piperita* L. “multimentha”) cultivars. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2025. doi : 10.15244/pjoes/203538. URL <https://www.pjoes.com/Physicochemical-Biochemical-and-Essential-Oil-Diversity-among-Peppermint-Mentha-piperita-L-Alm.203538,0,2.html>. Online first : 9 May 2025.

Tetsuya Obata and Alisdair R. Fernie. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69(19) :3225–3243, 2012. doi : 10.1007/s00018-012-1091-5.

- Enda O’Connell. Towards adaptation of water resource systems to climatic and socio-economic change. *Water Resources Management*, 31(10) :2965–2984, 2017. doi : 10.1007/s11269-017-1734-2. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s11269-017-1734-2>.
- OECD. Climate change adaptation policies to foster resilience in agriculture. Technical report, Organisation for Economic Co-operation and Development, 2023.
- Office National des Statistiques (ONS). Recensement général de la population et de l’habitat : Wilaya d’el tarf. Technical report, Office National des Statistiques (ONS), Algiers, Algeria, 2020.
- Jim O’Neill. Tackling drug-resistant infections globally : Final report and recommendations. Technical report, The Review on Antimicrobial Resistance, London, UK, May 2016. URL https://amr-review.org/sites/default/files/160518_Final%20paper_with%20cover.pdf.
- Y. Osakabe, K. Osakabe, K. Shinozaki, and L.-S.P. Tran. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5:86, 2014. doi : 10.3389/fpls.2014.00086.
- Imane Oualdi, Khaled Sebei, Khaled Msaada, Karim Hosni, Ahmed H. Brahim, and Brahim Marzouk. Rosmarinus officinalis from morocco, italy and france : Insight into chemical compositions and biological properties. *Materials Today Proceedings*, 45:7706–7710, 2021. doi : 10.1016/j.matpr.2021.03.333. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2214785321023853>.
- Tugba Ozturk, Zeynep Pelin Ceber, Murat Türkeş, and M. Levent Kurnaz. Projections of climate change in the mediterranean basin by using downscaled global climate model outputs. *International Journal of Climatology*, 35(14) :4276–4292, 2015. doi : 10.1002/joc.4285.
- Tugba Ozturk, M. Tayfun Turp, Murat Türkeş, and M. Levent Kurnaz. Projected changes in temperature and precipitation climatology of central asia cordex region 8 by using regcm4.3.5. *Atmospheric Research*, 183: 296–307, 2017. doi : 10.1016/j.atmosres.2016.09.008. URL <https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2016.09.008>.
- A. K. Parida and A. B. Das. Salt tolerance and salinity effects on plants : a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60:324–349, 2005. doi : 10.1016/j.ecoenv.2004.06.010.
- Zubair Ahmad Parrey, Sajad Hussain Shah, Mudassir Fayaz, Ryan Casini, Hosam O. Elansary, and Firoz Mohammad. Nitrogen supplementation modulates morphological, biochemical, yield and quality attributes of peppermint. *Plants*, 12(4) :809, 2023. doi : 10.3390/plants12040809. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/4/809>.
- Luis S. Pascual et al. Climate change-associated multifactorial stress combination : A present shift in the responses of plants, crops, and ecosystems. *Plant Biology*, 24(6) :967–976, 2022. doi : 10.1111/plb.13482.
- Francesca Patrignani, Sahdeo Prasad, Miroslav Novakovic, Petar D. Marin, and Danka Bukvicki. Lamiaceae in the treatment of cardiovascular diseases. *Frontiers in Bioscience (Landmark Ed)*, 26(4) :612–643, 2021. doi : 10.2741/4909. URL <https://doi.org/10.2741/4909>.
- Bhushan Patwardhan, Dnyaneshwar Warude, Palpu Pushpangadan, and Narendra Bhatt. Ayurveda and traditional chinese medicine : A comparative overview. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2(4) :465–473, 2005. doi : 10.1093/ecam/neh140. URL <https://doi.org/10.1093/ecam/neh140>.

- N. Pérez-Harguindeguy, S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3) :167–234, 2013. doi : 10.1071/BT12225.
- Oliver Phillips and Alwyn H. Gentry. The useful plants of tambopata, peru : I. statistical hypotheses tests with a new quantitative technique. *Economic Botany*, 47:15–32, 1993. doi : 10.1007/BF02862203. URL <https://doi.org/10.1007/BF02862203>.
- A. Pirzad, H. Pirdashti, B. Sasani, and M. Mirzakhani. Effect of drought stress on yield and essential oil constituents of savory (*Satureja hortensis* L.). *Journal of Medicinal Plants Research*, 5:4803–4809, 2011.
- Eli Putievsky, Uzi Ravid, and Dan Sanderovich. Morphological observations and essential oils of sage (*Salvia officinalis* L.) under cultivation. *Journal of Essential Oil Research*, 4(3) :291–293, 1992. doi : 10.1080/10412905.1992.9698064. URL <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10412905.1992.9698064>.
- Pierre Quézel and Serge Santa. *Nouvelle Flore de l'Algérie et des Régions Désertiques Méridionales, Tome I*. CNRS, Paris, France, 1962.
- Ain Raal, Anne Orav, Tetiana Ilina, Alla Kovalyova, Taras Koliadzhyn, Yuliia Avidzba, and Oleh Koshovyi. Variation in the composition of the essential oil of commercial *Salvia officinalis* L. leaves samples from different countries. *Phyton—International Journal of Experimental Botany*, 93(8) :2051–2062, 2024. doi : 10.32604/phyton.2024.052790. URL <https://www.sciopen.com/article/10.32604/phyton.2024.052790>.
- Akula Ramakrishna and G. A. Ravishankar. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 6(11) :1720–1731, 2011. doi : 10.4161/psb.6.11.17613.
- R. Ramasubramania Raja. Medicinally potential plants of labiatae (lamiaceae) family : An overview. *Research Journal of Medicinal Plants*, 6(3) :203–213, 2012. doi : 10.3923/rjmp.2012.203.213. URL <https://doi.org/10.3923/rjmp.2012.203.213>.
- L.R. Ramos da Silva, O.O. Ferreira, J.N. Cruz, C. de Jesus Pereira Franco, T. Oliveira dos Anjos, M.M. Cascaes, W. Almeida da Costa, E.H. de Aguiar Andrade, and M.S. de Oliveira. Lamiaceae essential oils : Phytochemical profile, antioxidant, and biological activities. *Evid.-Based Complement. Altern. Med.*, 2021:6748052, 2021. doi : 10.1155/2021/6748052.
- Ramsar Convention Secretariat. The list of wetlands of international importance. Technical report, Ramsar Convention Secretariat, Gland, Switzerland, 2021. URL <https://www.ramsar.org/sites>.
- Pichan Rengasamy. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. *Functional Plant Biology*, 37:613–620, 2010. doi : 10.1071/FP09249.
- J. Richter and I. Schellenberg. Comparison of different extraction methods for the determination of essential oils and related compounds from aromatic plants and optimization of solid-phase microextraction/gas chromatography. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 387(6) :2207–2217, 2007. doi : 10.1007/s00216-007-1224-0.

- M. Rivés-Cordones, F. R. Al Shiblawi, and H. Sentenac. Roles and transport of sodium and potassium in plants. In A. Sigel, H. Sigel, and R. K. O. Sigel, editors, *The Alkali Metal Ions : Their Role for Life*, pages 291–329. Springer International Publishing, Cham, 2016. doi : 10.1007/978-3-319-21756-7_9.
- Michael M. Robinson and Xiaorui Zhang. The world medicines situation 2011: Traditional medicines : Global situation, issues and challenges. Technical report, World Health Organization, Geneva, Switzerland, 2011.
- H. A. H. Said-Al Ahl and E. A. Omer. Medicinal and aromatic plants production under salt stress : A review. *Herba Polonica*, 57(2) :72–87, 2011.
- H. A. H. Said-Al Ahl, M. S. Zaki, and S. F. Hendawy. Effect of water stress and compost on growth and essential oil of oregano (*Origanum vulgare* L.) in calcareous soil. *Journal of Medicinal Plants Research*, 3:732–738, 2009.
- Sana et al. Production of secondary metabolites under challenging environmental conditions. *Frontiers in Plant Science*, 16:1569014, 2025. doi : 10.3389/fpls.2025.1569014.
- E. Sanoj and P. Deepa. Micromorphological variations of trichomes in the genus *Ocimum* L. *Plant Science Today*, 8(3) :429–436, 2021. doi : 10.14719/pst.2021.8.3.1006. URL <https://doi.org/10.14719/pst.2021.8.3.1006>.
- Parmeshwar Lal Saran, Hiteksha I. Damor, Mohan Lal, Rohan Sarkar, Kuldeepsingh A. Kalariya, and Manish Kumar Suthar. Identification of suitable chemotype of *ocimum gratissimum* L. for cost effective eugenol production. *Industrial Crops and Products*, 191:115890, 2023. ISSN 0926-6690. doi : <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115890>. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0926669022013735>.
- M. Sari, D. M. Biondi, M. Kaabeche, and P. L. Cioni. Essential oils of *Thymus capitatus* and *Thymus algeriensis* from algeria : Chemical composition and antibacterial activity. *Natural Product Communications*, 1:1087–1090, 2006.
- A. Saunier et al. Lavender sensitivity to water stress : Comparison between eleven varieties across two phenological stages. *Industrial Crops and Products*, 178:114597, 2022. doi : 10.1016/j.indcrop.2022.114597.
- Erich Schmidt. The characteristics of lavender oils from eastern europe. *Perfumer & Flavorist*, 28(4) :48–60, July 2003. URL https://img.perfumerflavorist.com/files/base/allured/all/document/2006/05/pf.PF_28_04_048_12.pdf. Paper originally presented at the IFEAT International Conference (Warsaw, Poland, Oct 13–17, 2002).
- Mahmoud F. Seleiman, Nasser Al-Suhaibani, Nawab Ali, Mohammad Akmal, Majed Alotaibi, Yahya Refay, Turgay Dindaroglu, Hafiz Haleem Abdul-Wajid, and Martin L. Battaglia. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10(2), 2021. doi : 10.3390/plants10020259. URL <https://www.mdpi.com/2223-7747/10/2/259>.
- Selami Selvi, Rıdvan Polat, Uğur Çakılcioglu, Ferhat Celep, Tuncay Dirmenci, and Zafer Füsün Ertuğ. An ethnobotanical review on medicinal plants of the lamiaceae family in turkey. *Turkish Journal of Botany*, 46(4) :283–332, 2022. doi : 10.55730/1300-008X.2712. URL <https://journals.tubitak.gov.tr/botany/vol46/iss4/1>. Diamond open access.
- C. A. Semeniuc, M. I. Socaciu, S. A. Socaci, I. Birou, and C. Socaciu. Climate change impact on essential oil composition : A meta-analysis of recent studies on mediterranean aromatic plants. *Industrial Crops and Products*, 201:116942, 2024. doi : 10.1016/j.indcrop.2023.116942.

- Sonia I. Seneviratne, Neville Nicholls, David Easterling, Clare M. Goodess, Shinji Kanae, James Kossin, Yong-qiang Luo, Jose Marengo, Kenneth McInnes, Maryam Rahimi, et al. Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment. In Christopher B. Field, Vicente Barros, Thomas F. Stocker, Dahe Qin, David J. Dokken, Kristie L. Ebi, Michael D. Mastrandrea, Katharine J. Mach, Gian-Kasper Plattner, Susan K. Allen, Melinda Tignor, and Paul M. Midgley, editors, *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*, pages 109–230. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2012.
- Rakesh S. Sengar and Kalpana Sengar, editors. *Climate Change Effect on Crop Productivity*. CRC Press, Boca Raton, 2014. ISBN 9781482229202. doi : 10.1201/b17684. URL <https://www.taylorfrancis.com/books/mono/10.1201/b17684>.
- Ismail M. A. Shahhat, Arbi Guetat, Salma Yousif Sidahmed Elsheikh, Medhat Ahmed Abu-Tahon, Abdelrahman Talha Abdelwahab, and Marwa Abdelfattah Awad. Sustainable medicinal plant production – responses of lamiaceae plants to organic acid elicitors spraying during environmental stress : A review. *Plant Protection Science*, 61(2) :110–151, 2025. doi : 10.17221/83/2024-PPS. URL <https://pps.agriculturejournals.cz/pdfs/pps/2025/02/02.pdf>. Review article.
- Hong-Bo Shao, Xiao-Yan Chen, Li-Ye Chu, Xi-Ning Zhao, Gang Wu, Yong-Bing Yuan, Chang-Xing Zhao, and Zan-Min Hu. Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B : Biointerfaces*, 53(1) :113–119, Nov 2006. doi : 10.1016/j.colsurfb.2006.08.008. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0927776506002499>.
- Javad Sharifi-Rad, Antoni Sureda, Gian Carlo Tenore, Maria Daglia, Mehdi Sharifi-Rad, Marco Valussi, Rosa Tundis, Marzieh Sharifi-Rad, Monica R. Loizzo, Adedayo Oluwaseun Ademiluyi, Razieh Sharifi-Rad, Seyed Abdulmajid Ayatollahi, and Marcello Iriti. Biological activities of essential oils : From plant chemoeology to traditional healing systems. *Molecules*, 22(1) :70, 2017. doi : 10.3390/molecules22010070. URL <https://www.mdpi.com/1420-3049/22/1/70>.
- K. Shinozaki and K. Yamaguchi-Shinozaki. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58(2) :221–227, 2007. doi : 10.1093/jxb/erl164.
- Garima Singroha, Satish Kumar, Om Prakash Gupta, Gyanandra Pratap Singh, and Pradeep Sharma. Uncovering the epigenetic marks involved in mediating salt stress tolerance in plants. *Frontiers in Genetics*, 13:811732, April 2022. doi : 10.3389/fgene.2022.811732. URL <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.811732>. Review ; Published 12 April 2022.
- Soňa Škrovánková, Ladislava Mišurcová, and Ludmila Machů. Antioxidant activity and protecting health effects of common medicinal plants. In Steve Taylor, editor, *Advances in Food and Nutrition Research*, volume 67, pages 75–139. Academic Press, 2012. doi : 10.1016/B978-0-12-394598-3.00003-4. URL <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394598-3.00003-4>.
- A. B. Slima, M. B. Ali, M. Barkallah, A. I. Traore, T. Boudawara, N. Allouche, and R. Gdoura. Antioxidant properties of *Pelargonium graveolens* l’her essential oil on the reproductive damage induced by deltamethrin in mice as compared to alpha-tocopherol. *Lipids in Health and Disease*, 12(1) :30, 2013. doi : 10.1186/1476-511X-12-30.
- K. B. Śmigielski, R. Prusinowska, A. Raj, M. Sikora, K. Wolińska, and R. Gruska. Chemical composition of the essential oil of *Lavandula angustifolia* cultivated in poland. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 12 (3) :338–347, 2009. doi : 10.1080/0972060X.2009.10643729. URL <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/0972060X.2009.10643729>.

- Saba Soltani, Abolfazl Shakeri, Mehrdad Iranshahi, and Motahareh Boozari. A review of the phytochemistry and antimicrobial properties of *Origanum vulgare* L. and subspecies. *Iranian Journal of Pharmaceutical Research*, 20(2) :268–285, 2021. doi : 10.22037/ijpr.2020.113874.14539. URL <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8457725/>.
- John S. Sperry, Uwe G. Hacke, Ram Oren, and Jonathan P. Comstock. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell & Environment*, 25:251–263, 2002. doi : 10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x.
- M.S. Stankovic, editor. *Lamiaceae Species : Biology, Ecology and Practical Uses*. MDPI, Basel, Switzerland, 2020. ISBN 978-3-03928-418-4.
- M.K. Stefanakis, A.E. Giannakoula, G. Ouzounidou, C. Papaioannou, V. Lianopoulou, and E. Philotheou-Panou. The effect of salinity and drought on the essential oil yield and quality of various plant species of the lamiaceae family (*Mentha × piperita* L., *Origanum dictamnus* L., *Origanum onites* L.). *Horticulturae*, 10(3) :265, 2024. doi : 10.3390/horticulturae10030265.
- Sonia E. Sultan. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12) :537–542, 2000. doi : 10.1016/S1360-1385(00)01797-0.
- Nobuhiro Suzuki, Rosa M. Rivero, Vladimir Shulaev, Eduardo Blumwald, and Ron Mittler. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1) :32–43, 2014. doi : 10.1111/nph.12797.
- M. B. Taarit, K. Msaada, W. Dhifi, M. E. Kchouk, F. Limam, and B. Marzouk. Response of *Salvia officinalis* L. to salinity : changes in essential oil composition, antioxidant activity and growth. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34:115–121, 2012. doi : 10.1007/s11738-011-0814-1.
- J. D. D. Tamokou, A. T. Mbaveng, and V. Kuete. Antimicrobial activities of african medicinal spices and vegetables. In Victor Kuete, editor, *Medicinal Spices and Vegetables from Africa : Therapeutic Potential Against Metabolic, Inflammatory, Infectious and Systemic Diseases*, pages 207–237. Academic Press, 2017. ISBN 9780128092866. doi : 10.1016/B978-0-12-809286-6.00008-X. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B978012809286600008X>.
- Yan-Qiu Tan, Yang Yang, Xin Shen, Meijun Zhu, Jianlin Shen, Wei Zhang, Honghong Hu, and Yong-Fei Wang. Multiple cyclic nucleotide-gated channels function as ABA-activated Ca²⁺ channels required for ABA-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 35(1) :239–259, 2023. doi : 10.1093/plcell/koac274. URL <https://doi.org/10.1093/plcell/koac274>.
- Yoko Tanaka, Tomoe Nose, Yusuke Jikumaru, and Yuji Kamiya. ABA inhibits entry into stomatal-lineage development in *Arabidopsis* leaves. *The Plant Journal*, 74(3) :448–457, May 2013. doi : 10.1111/tpj.12136. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.12136>.
- Meryem Tanarhte, A. J. De Vries, Georgios Zittis, and Tarik Chfadi. Severe droughts in north africa : A review of drivers, impacts and management. *Earth-Science Reviews*, 250:104701, 2024. doi : 10.1016/j.earscirev.2024.104701. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S001282522400028X>.
- François Tardieu, Thierry Simonneau, and Benoît Muller. The physiological basis of drought tolerance in crop plants : A scenario-dependent probabilistic approach. *Annual Review of Plant Biology*, 69:733–759, 2018. doi : 10.1146/annurev-arplant-042817-040218.
- Javier Tardío and Manuel Pardo-de Santayana. Cultural importance indices : a comparative analysis based on the useful wild plants of southern cantabria (northern Spain). *Economic Botany*, 62:24–39, 2008. doi : 10.1007/s12231-007-9004-5. URL <https://doi.org/10.1007/s12231-007-9004-5>.

- M. Tattini, D. Remorini, P. Pinelli, G. Agati, E. Saracini, M. L. Traversi, and R. Massai. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to water deficit in two mediterranean evergreens : *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytologist*, 170(4) :779–794, 2006a. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01723.x.
- M. Tattini, D. Remorini, P. Pinelli, G. Agati, E. Saracini, M. L. Traversi, and R. Massai. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments to root zone salinity stress and high solar radiation in two mediterranean evergreen shrubs, *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytologist*, 170:779–794, 2006b. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01723.x. URL <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01723.x>.
- Massimiliano Tattini, Daniela Remorini, Patrizia Pinelli, Giovanni Agati, Elena Saracini, Maria Letizia Traversi, and Rossano Massai. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to root zone salinity stress and high solar radiation in two mediterranean evergreen shrubs, *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytologist*, 170:779–794, 2006c. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01723.x.
- Sandeep Tiwari, Anurag Kate, Debabandya Mohapatra, M. K. Tripathi, Harshad Ray, Abhishek Akuli, and S. K. Giri. Volatile organic compounds (vocs) : Biomarkers for quality management of horticultural commodities during storage through e-sensing. *Trends in Food Science & Technology*, 106:417–433, 2020. doi : 10.1016/j.tifs.2020.10.039.
- D. Touhami, E. Soltani, F. Z. Benrebiha, and J. A. Teixeira da Silva. Cmp6 projections indicate intensifying drought stress on mediterranean aromatic plants by 2050. *Agricultural and Forest Meteorology*, 344:109812, 2024. doi : 10.1016/j.agrformet.2023.109812.
- Tropical The Ferns. *Salvia officinalis* (garden sage). <http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Salvia+officinalis>. Accessed 31 Oct 2025.
- Typology. Rosemary camphor essential oil : All you need to know. <https://us.typology.com/journal/rosemary-camphor-essential-oil-all-you-need-to-know>. Accessed 31 Oct 2025.
- UF/IFAS Extension. Rosemary – “gardening solutions”. <https://gardeningsolutions.ifas.ufl.edu/plants/ornamentals/rosemary.html>. Accessed 31 Oct 2025.
- İlker Uğulu. Quantitative ethnobotanical study of medicinal plants used against chronic diseases in izmir province, turkey. *Indian Journal of Traditional Knowledge*, 20:1057–1064, 2021.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. World population prospects 2024, online edition. <https://population.un.org/wpp/>, 2024. Accessed 5 Nov 2025.
- Univ. of Wisconsin Extension. Garden sage (*Salvia officinalis*). <https://hort.extension.wisc.edu/articles/garden-sage-salvia-officinalis>. Accessed 31 Oct 2025.
- Elsa Uribe, Daniela Marín, Antonio Vega-Gálvez, Issis Quispe-Fuentes, and Angela Rodríguez. Assessment of vacuum-dried peppermint (*Mentha × piperita* L.) as a source of natural antioxidants. *Food Chemistry*, 190:559–565, 2016. ISSN 0308-8146. doi : <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.05.108>. URL <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308814615008523>.
- Matthew R. Urschel and Tessa Pocock. Remote detection of growth dynamics in red lettuce using a novel chlorophyll a fluorometer. *Agronomy*, 8(10) :227, 2018. doi : 10.3390/agronomy8100227. URL <https://www.mdpi.com/2073-4395/8/10/227>.

- Tansu Uskutoğlu et al. Effect of harvest on the agronomic, mineral and antioxidant profile of three oregano species (*Origanum onites* L., *Origanum vulgare* L. ssp. *hirtum*, and *Origanum acutidens* (hand.-mazz.) ietswaart). *PeerJ*, 13:e20223, 2025. doi : 10.7717/peerj.20223. URL <https://peerj.com/articles/20223/>.
- Triin Vahisalu, Hannes Kollist, Yong-Fei Wang, Noriyuki Nishimura, Wai-Yin Chan, Gabriel Valerio, Airi Lamminmäki, Mikael Brosché, Heino Moldau, Radhika Desikan, Julian I. Schroeder, and Jaakko Kangasjärvi. Slac1 is required for plant guard cell s-type anion channel function in stomatal signalling. *Nature*, 452: 487–491, 2008. doi : 10.1038/nature06608. URL <https://doi.org/10.1038/nature06608>.
- Fernando Valladares, Ernesto Gianoli, and Jose M. Gomez. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 171(4) :767–781, 2006. doi : 10.1111/j.1469-8137.2006.01859.x.
- R. Valluru, M. P. Reynolds, W. J. Davies, and S. Sukumaran. Phenotypic and genome-wide association analysis of spike ethylene in diverse wheat genotypes under heat stress. *New Phytologist*, 214(1) :271–283, 2017a. doi : 10.1111/nph.14367. URL <https://doi.org/10.1111/nph.14367>.
- Ravi Valluru, Matthew P. Reynolds, William J. Davies, and Sivakumar Sukumaran. Phenotypic and genome-wide association analysis of spike ethylene in diverse wheat genotypes under heat stress. *New Phytologist*, 214(1) :271–283, 2017b. doi : 10.1111/nph.14367. URL <https://doi.org/10.1111/nph.14367>.
- L. Vargas Murga, E. P. Gutiérrez-Grijalva, M. A. Angulo-Escalante, M. d. L. García-Magaña, and J. B. Heredia. Climate change impact on secondary metabolites production in medicinal plants : Challenges and opportunities. *Environmental Science and Pollution Research*, 31:1234–1250, 2024. doi : 10.1007/s11356-023-31245-8.
- N. Verbruggen and C. Hermans. Proline accumulation in plants : A review. *Amino Acids*, 35:753–759, 2008. doi : 10.1007/s00726-008-0061-6. URL <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>.
- P.E. Verslues, M. Agarwal, S. Katiyar-Agarwal, J. Zhu, and J.-K. Zhu. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45 (4) :523–539, 2006. doi : 10.1111/j.1365-313X.2005.02593.x.
- Sara Vitalini, Marcello Iriti, Cristina Puricelli, Daniela Ciuchi, Andrea Segale, and Giuseppe Fico. Traditional knowledge on medicinal and food plants used in Val San Giacomo (sondrio, italy)—an alpine ethnobotanical study. *Journal of Ethnopharmacology*, 145:517–529, 2013. doi : 10.1016/j.jep.2012.11.024. URL <https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.11.024>.
- Wangxia Wang, Basia Vinocur, and Arie Altman. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures : Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1) :1–14, 2003. doi : 10.1007/s00425-003-1105-5. URL <https://link.springer.com/article/10.1007/s00425-003-1105-5>.
- Zhen Wang, Fuxing Wang, Yechun Hong, Juanjuan Yao, Zhizhong Ren, Huazhong Shi, and Jian-Kang Zhu. The flowering repressor *svp* confers drought resistance in *Arabidopsis* by regulating abscisic acid catabolism. *Molecular Plant*, 11(9) :1184–1197, 2018. doi : 10.1016/j.molp.2018.06.009. URL [https://www.cell.com/molecular-plant/fulltext/S1674-2052\(18\)30216-8](https://www.cell.com/molecular-plant/fulltext/S1674-2052(18)30216-8).
- Heidi Webber, Ehsan Eyshi Rezaei, Masahiro Ryo, and Frank Ewert. Framework to guide modeling single and multiple abiotic stresses in arable crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 340:108179, 2022. doi : 10.1016/j.agee.2022.108179.
- C. S. Weituschat, K. A. Nicholas, et al. Understanding the role of value chain formation in the scaling of crop diversification. *Agronomy for Sustainable Development*, 43:40, 2023. doi : 10.1007/s13593-023-00866-z.

- K. Wińska, W. Mączka, J. Łyczko, M. Grabarczyk, A. Czubaszek, and A. Szumny. Essential oils as antimicrobial agents – myth or real alternative? *Molecules*, 24(11) :2130, 2019. doi : 10.3390/molecules24112130.
- World Bank. Middle east and north africa climate roadmap 2021–2025. Technical report, World Bank Group, Washington, DC, 2021. Available online : <https://thedocs.worldbank.org/en/doc/> (accessed on 31 Oct 2025).
- World Health Organization. Traditional medicine, November 2025. URL <https://www.who.int/news-room/questions-and-answers/item/traditional-medicine>. Questions and answers. Published 28 November 2025.
- World Meteorological Organization. State of the Climate in Africa 2021. Technical Report WMO-No. 1300, WMO, Geneva, Switzerland, 2022.
- Wei Xiong, Matthew Reynolds, Jose Crossa, Urs Schulthess, and Kai Sonder. Climate change challenges plant breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, 65:102154, 2022. doi : 10.1016/j.pbi.2021.102154.
- Ali Kaan Yetik and Burak Şen. Optimizing lavender (*Lavandula angustifolia* mill.) yield and water productivity with deficit irrigation in semi-arid climates. *Agronomy*, 15(5), 2025. doi : 10.3390/agronomy15051009. URL <https://doi.org/10.3390/agronomy15051009>.
- Sara I. Zandalinas, Felix B. Fritsch, and Ron Mittler. Metabolic changes under combined abiotic stresses in plants. *Journal of Experimental Botany*, 73(11) :3339–3354, 2022. doi : 10.1093/jxb/erac098.
- Z. Zegaoui, S. Planchais, C. Cabassa, R. Djebbar, O. A. Belbachir, and P. Carol. Variation in relative water content is an important determinant in linalool biosynthesis under water stress in *Lavandula angustifolia*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 180:123–135, 2022. doi : 10.1016/j.plaphy.2022.04.005.
- N. Zerniz, B. Meddah, A. Aoues, O. Lombarkia, and P. Sonnet. Ethnobotanical survey of medicinal plants used in the algerian sahara : Tassili n’ajjer national park. *Journal of Ethnopharmacology*, 284:114787, 2022. doi : 10.1016/j.jep.2022.114787.
- Guoqing Zhang, Tobias Bolch, Wenfeng Chen, and Jean-François Crétau. Comprehensive estimation of lake volume changes on the Tibetan Plateau during 1976–2019 and basin-wide glacier contribution. *Science of The Total Environment*, 772:145463, 2021. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.145463.
- Valtcho D. Zheljaskov, Charles L. Cantrell, Babu Tekwani, and Shabana I. Khan. Content, composition, and bioactivity of the essential oils of three basil genotypes as a function of harvesting. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(2) :380–385, 2008a. doi : 10.1021/jf0725629. URL <https://doi.org/10.1021/jf0725629>.
- Valtcho D. Zheljaskov, Charles L. Cantrell, Babu Tekwani, and Shabana I. Khan. Content, composition, and bioactivity of the essential oils of three basil genotypes as a function of harvesting. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(2) :380–385, 2008b. doi : 10.1021/jf0725629.
- Huapeng Zhou, Haifan Shi, Yongqing Yang, Xixian Feng, Xi Chen, Fei Xiao, Honghui Lin, and Yan Guo. Insights into plant salt stress signaling and tolerance. *Journal of Genetics and Genomics*, 51(1) :16–34, 2024. doi : 10.1016/j.jgg.2023.08.007. URL <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2023.08.007>.
- J.-K. Zhu. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167:313–324, 2016. doi : 10.1016/j.cell.2016.08.029.

Jian-Kang Zhu. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6(2) :66–71, 2001. doi : 10.1016/S1360-1385(00)01838-0.