

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

**MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE**

**Université Mentouri Constantine
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie et Ecologie**

N° d'ordre : 081/ mag/ 2010

N° de série : 004/ SN/ 2010

MEMOIRE

**En vue de l'obtention du diplôme de magistère
en Biologie Végétale
Option : Ecophysiologie et Biotechnologie Végétale**

THEME

**Étude de l'effet de la salinité et de la présence du
molybdène sur le comportement écophysiologique de deux
variétés de plantes de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L.**

Présenté par : M^{elle} Salha BOUZID

Devant le jury :

Président :	Mr ALLATOU D.	Pr. Université Mentouri Constantine
Rapporteur :	Mr RAHMOUNE C.	Pr. Université Mentouri Constantine
Examineurs:	Mr DJEBAR M. R.	Pr. Université Badji Mokhtar Annaba
	Mr MANSOUR K.	Pr. Université Mentouri Constantine

2009 - 2010

Remerciements

Tous mes remerciements vont d'abord à Mr le Professeur RAHMOUNE Chaâbane, pour avoir accepté de diriger ce travail, qu'il trouve ici, l'expression de ma profonde reconnaissance, mon immense gratitude et mon grand respect, pour tous ses efforts, son savoir, ses idées, sa confiance et ses encouragements.

Mes sincères remerciements vont à Mr D. ALLATOÛ Professeur à la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie, Université Mentouri Constantine de m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider le jury. Qu'il trouve ici ma reconnaissance et mon respect les plus sincères.

Mes remerciements s'adressent particulièrement à Mr M. R. DJEBAR Professeur à la faculté des sciences à l'université Badji Mokhtar de Annaba pour sa participation comme membre de jury. C'est avec sincérité que j'exprime ma gratitude et mon profond respect.

Mes remerciements s'adressent également à Mr K. MANSOUR Professeur à la faculté de médecine, Université Mentouri Constantine de m'avoir fait l'honneur de participer au jury. Je lui exprime ma profonde gratitude pour ces précieux conseils et son orientation.

Mes sincères remerciements vont à Mr H. SLIMANI, directeur du centre de diagnostic EL HOCEINI, pour m'avoir accueillie dans le centre.

Mes vifs remerciements, mes profondes reconnaissance et gratitude s'adressent tout particulièrement à Dr N. Lahlah spécialiste en médecine nucléaire au centre de diagnostic El Houseini, pour ses conseils, son orientation, sa générosité et son savoir qui ont contribué à la réalisation de ce travail.

Je remercie également M^{me} S. Zaïmeche de la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie, Université Mentouri pour ses conseils, son aide et sa gentillesse.

Je remercie aussi Mr M. A. Hmidchi de la Faculté des sciences de la Nature et de la Vie, Université Mentouri pour son aide, ses conseils et son orientation.

Il m'est agréable d'exprimer mes remerciements à tous mes amis qui m'ont aidé pour le bon achèvement de ce travail.

Dédicaces

Je dédie ce modeste travail à la mémoire de mon père qui repose en paix,

A ma mère ma source de tendresse et de courage

A mes frères, mes sœurs, mes beaux-frères, mes belles-sœurs, mes nièces et

neveux

A mes amis qui font mon équilibre, pour leur présence dans ma vie

Résumé

Au Maghreb plus de 30% des eaux destinées à l'irrigation sont chargées en sel, ce qui engendre une réduction de la croissance et des rendements des variétés sensibles, et où la recherche de plantes adaptées à des seuils élevés de salinité devient un impératif pour la production agricole. La sélection variétale, nécessite la connaissance des mécanismes responsables de la tolérance du végétal à la salinité.

Notre étude est portée sur deux variétés de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. qui est une plante sensible à la salinité.

Ainsi nous avons utilisé des plantes des deux variétés **tema** et **djedida** âgées entre six et neuf semaines soumises au stress salin par cinq traitements aux concentrations de 0, 3, 6, 9, 12 g/l de NaCl et à la présence du molybdène en concentration de 0, 0.1, 0.2, 0.4 ppm sous forme de molybdate d'ammonium dans la solution d'irrigation.

Pour étudier la réponse de ces deux variétés, nous avons effectué un dosage des paramètres écophysologiques. Nous avons suivi le transport du molybdène à l'intérieur des plantes par un élément radioactif; le technétium ^{99m}Tc grâce à la technique de scintigraphie.

La biomasse de la partie aérienne de la variété **tema** est plus développée et plus importante que chez la variété **djedida** surtout en présence du molybdène. Il y a une accumulation plus importante des sucres solubles et de la proline dans les feuilles de la variété **djedida** et une synthèse d'ADN et d'ARN plus importante chez la variété **tema** surtout en présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm.

La présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm en milieu de culture de l'haricot fait augmenter la chlorophylle, le rendement en biomasse, la quantité d'ADN et d'ARN chez les deux variétés soumises au stress salin.

La présence du NaCl ralentirait l'absorption du molybdène ainsi que son transport ce qui confirme qu'il existerait un antagonisme entre le NaCl et le Mo qui est un élément essentiel à la croissance et le développement de l'haricot et pourrait même corriger l'effet négatif du sel NaCl.

Mots clés : écophysologie – *Phaseolus vulgaris* – biomarqueurs – ADN – ARN – molybdène – technétium – radioisotopes.

Abstract

Salinity is the major environmental factor limiting plant growth and productivity. Plants exposed to salt stress undergo changes in their environment. The ability of plants to tolerate salt is determined by multiple biochemical pathways include those that lead to synthesis of osmotically active metabolites, specific proteins...

The aim of our work is to study the effect of the presence of molybdenum on salt stressed plant bean and to study the transport mechanisms of Mo and NaCl to define their actions and their effects on plant physiology and yield enhancement. So we used two varieties of *Phaseolus vulgaris*; tema and djedida, aged between six and nine weeks subjected to salt stress by five treatments at concentrations of 0, 3, 6, 9, 12 g / l NaCl and the presence of molybdenum at concentration of 0, 0.1, 0.2, 0.4 ppm added as ammonium molybdate ((NH₄)₆Mo₇O₂₄.4H₂O) in the irrigating solution.

To study the response of these two varieties, we conducted an assay of ecophysiological parameters (morphological parameters and a determination of chlorophyll, proline, soluble sugars, DNA and RNA contents).

We tried to follow the transport of molybdenum inside the plant by a radioactive element, technetium ^{99m}Tc using the technique of scintigraphy.

The results we have obtained indicate that the two varieties can maintain optimal levels of several of their vital parameters under the condition of mild salt stress (3g / l) but in the presence of a rate of 0.2 ppm of molybdenum. The biomass of the aerial part of the variety tema is more developed and more important than that of djedida especially in the presence of molybdenum. There is a greater accumulation of soluble sugars and proline in the leaves of the variety djedida, and a more important synthesis of DNA and RNA in the variety tema especially in the presence of molybdenum in a concentration of 0.2 ppm.

In the absence of NaCl, ^{99m}Tc reached the height of plants in 5 hours but reached adult leaves first, where it would be accumulated, compared to young leaves.

Key Words: ecophysiology – *Phaseolus vulgaris* – salinity– biomarkers – DNA – RNA - molybdenum – technetium – radioisotopes.

دراسة تأثير الملوحة و وجود المولبدان على الحالة الايكوفيزيولوجية لصفين لنبات الفاصوليا

الملخص

إن الهدف من هذا العمل هو دراسة تأثير الملوحة و وجود العنصر المعدني المولبدان (Mo) على مردود نبات الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* L. الذي هو حساس للملوحة. تتمحور هذه الدراسة حول صنفين لنبات الفاصوليا **tema** و **djedida** الموضوعة تحت تراكيز الملوحة التالية 0, 3, 6, 9, 12 غ/ل من NaCl و إضافة تراكيز 0, 0.1, 0.2, 0.4 ppm من Mo على شكل مولبدات الأمونيوم $(NH_4)_6Mo_7O_{24}.4H_2O$ قمنا بدراسة المؤشرات الفيزيولوجية, المورفولوجية و البيوكيميائية لنباتات الفاصوليا ذات 6-9 أسابيع و قمنا بتتبع نقل Mo داخل نبات الفاصوليا بواسطة عنصر مشع ^{99m}Tc بالتقنية الطبية : السنتغرافيا (Scintigraphie) . عند امتصاص النبات Mo فهو يصل إلى جميع أطرافه الخضرية خلال 5 ساعات . وجود NaCl يعيق امتصاص و نقل Mo داخل النبات مع ملاحظة أن وجود Mo يساعد نبات الفاصوليا على مقاومة الملوحة الموجودة في وسط النمو , حيث النتائج التي حصلنا عليها تؤكد أن وجود Mo بتركيز 0.2 ppm يزيد من مردود نبات الفاصوليا, كمية الكلوروفيل, كمية ADN و ARN مع ملاحظة أن صنف **tema** هو صنف مقاوم للملوحة أكثر من صنف **djedida** الذي قام بإنتاج كميات كبيرة للبر و لين و السكرية المذابة.

الكلمات المفتاحية : دراسة ايكوفيزيولوجية – الفاصوليا – الملوحة – المؤشرات الحيوية - مولبدان (Mo) – تيكنيسيوم- العناصر المشعة.

Liste des photos

Photo 01: l'espèce *Phaseolus vulgaris* L.

Photo 02 : La gamma caméra

Photo 03: La cellule d'élution

Photo 04 : Générateur $^{99}\text{Mo}/^{99\text{m}}\text{Tc}$

Photo 05 : La plantule de l'haricot sur la table de la gamma-caméra

Liste des figures

Figure 01: Modèle de cascade de MAPK.

Figure 02: Rôle des molécules du signal secondaire dans les voies de transduction du signal soumis au stress abiotiques.

Figure 03: les voies qui montrent l'activation des protéines kinase SOS₂, SOS₃ et la régulation de l'homéostasie ionique.

Figure 04: les fonctions biochimiques de la tolérance des plantes au stress salin.

Figure 05: La voie de biosynthèse de la proline chez les végétaux supérieurs.

Figure 06: Système de transport chez *E coli*

Figure 07: structure de la molybdoptérine-guanine dinucléotide

Figure 08: la structure du Moco

Figure 09 : Biosynthèse et distribution du Moco chez les végétaux.

Figure 10: Exemples des molybdoenzymes, leurs fonction et localisation

Figure 11: Schéma de décroissance du ⁹⁹Mo vers ^{99m}Tc

Figure 12: Générateur ⁹⁹Mo/^{99m}Tc

Figure 13: Schéma du dispositif expérimental des deux variétés

Figure 14: comparaison entre les deux variétés soumises aux différentes concentrations en NaCl et en absence du molybdène

Figure 15: la biomasse sèche aérienne (BSA) de la variété djedida

Figure 16: la biomasse sèche aérienne (BSA) de la variété tema

Figure 17: la biomasse sèche racinaire (BSR) de la variété djedida

Figure 18: la biomasse sèche racinaire (BSR) de la variété tema

Figure 19: la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de la variété djedida

Figure 20: la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de la variété tema

Figure 21: la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de la variété djedida

Figure 22: la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de la variété tema

Figure 23: La longueur de la partie aérienne (LPA) de la variété djedida

Figure 24: La longueur de la partie aérienne (LPA) de la variété tema

Figure 25: La longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété djedida

Figure 26: La longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété tema

Figure 27: La teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété djedida

Figure 28: La teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété tema

Figure 29: La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété djedida

Figure 30: La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété tema

Figure 31: La teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété djedida

Figure 32: La teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété tema

Figure 33: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété djedida

Figure 34: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl (a/b)) de la variété tema

Figure 35: La teneur des sucres soluble dans les feuilles de la variété djedida

Figure 36: La teneur des sucres soluble dans les feuilles de la variété tema

Figure 37: La teneur des sucres soluble dans les racines de la variété djedida

Figure 38: La teneur des sucres soluble dans les racines de la variété tema

Figure 39: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété djedida

Figure 40: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété tema

Figure 41: La teneur de la proline dans les racines de la variété djedida

Figure 42: La teneur de la proline dans les racines de la variété tema

Figure 43: La teneur en ADN chez la variété djedida

Figure 44: La teneur en ADN chez la variété tema

Figure 45: La teneur en ARN chez la variété djedida

Figure 46: La teneur en ARN chez la variété tema

Figure 47: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état normal ([NaCl]=0g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 48: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=3 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 49: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=6 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 50: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=9 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 51: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl] =12 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 52: Photos d'une plantule de la variété tema à l'état normal ([NaCl]=0g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 53: Photos d'une plantule de la variété tema à l'état stressé ([NaCl]=3g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 54: Photos d'une plantule de la variété tema à l'état stressé ([NaCl]=6g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 55: Photos d'une plantule de la variété tema à l'état stressé ([NaCl]=9g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Figure 56: Photos d'une plantule de la variété tema à l'état stressé ([NaCl]=12g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

Liste des tableaux

Tableau 01: les réponses des produits accumulés en condition de stress salin et leurs fonctions dans la tolérance à la salinité

Tableau 02: classe des gènes mis en évidence lors du stress osmotique du *T.halophina* et exemple de protéines codées.

Tableau 03: Exemples de gènes/protéines induits par le stress salin

Tableau 04: la différence entre les halophytes et les glycophytes vis-à-vis des mécanisme de tolérance à la salinité

Tableau 05: Caractéristiques des sols salin et alcalin

Tableau 06 : Classe de la salinité des sols

Tableau 07: Classification de l'eau selon Maillard

Tableau 08: Les types d'éléments nutritifs pour les végétaux

Tableau 09: La distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc a l'intérieur des plantes de la variété djedida

Tableau 10: La distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc a l'intérieur des plantes de la variété tema

Liste des abréviations

Mo: Molybdène

NaCl: Chlorure de sodium

BSA: La biomasse sèche aérienne

BSR: La biomasse sèche racinaire

BPA: La biomasse fraîche de la partie aérienne

BPR: La biomasse fraîche de la partie souterraine

LPA: La longueur de la partie aérienne

LPS: La longueur de la partie souterraine

chl a: la teneur de la chlorophylle a

chl b: La teneur de la chlorophylle b

chl(a+b): La teneur de la chlorophylle totale

chl(a/b): Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b

Moco: Molybdène cofacteur

^{99m}Tc: Technétium 99 métastable

SOMMAIRE

Introduction	1
1^{ère} partie : synthèse bibliographique	
<i>Chapitre I : salinité.....</i>	3
Introduction	3
I. Effet de la salinité sur les plantes	4
I.1. L'effet de la salinité sur la croissance.....	4
I.2. L'effet de la salinité sur l'eau dans la plante	5
I.3. L'effet de la salinité sur l'anatomie de la feuille	5
I.4. L'effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques et les protéines	5
I.5. L'effet de la salinité sur les lipides	6
I.6. L'effet de la salinité sur le taux des ions.....	6
I.7. L'effet de la salinité sur les enzymes antioxydantes	7
I.8. L'effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote.....	8
I.9. L'effet de la salinité sur l'ultrastructure du chloroplaste.....	8
I.10. L'effet de la salinité sur la photosynthèse.....	8
II. la perception du stress et la transmission du signal	9
II.1. Les produits de gènes inductibles du stress.....	10
II.2. Le signal du stress osmotique /oxydatif par les modules MAPK.....	10
II.3. Les molécules du signal secondaire dans la voie de transduction du signal	13
II.4. Le rôle de ABA dans la signalisation	14
II.5. Le signal dépendant du Ca²⁺ qui conduit à l'activation des gènes LEA	14
II.6. Le signal SOS dépendant du Ca²⁺ régulant l'homéostasie	15
III. La tolérance des plantes à la salinité.....	17
III.1. La régulation ionique et compartimentation	18
III.2. Biosynthèse de solutés compatibles.....	20
III.3. Synthèse et accumulation de la proline.....	23
III.4. Induction des enzymes antioxydantes.....	25

III.5. Induction des hormones végétales.....	25
III.6. Changement de la voie de la photosynthèse.....	26
III.7. Mécanisme de tolérance à la salinité.....	26
III.8. L'effet de la salinité sur les halophytes et les glycophytes.....	27
IV. La salinisation.....	28
IV.1. Définition.....	28
IV.2. Salinisation secondaire.....	28
IV.3. Causes et effets de la salinisation.....	29
IV.4. Rapport entre la salinité du sol et celle de l'eau d'irrigation.....	30
IV.5. Classification des sols.....	30
<i>Chapitre 2: L'espèce Phaseolus vulgaris L.....</i>	<i>35</i>
I. Caractéristiques botaniques de l'espèce	35
II. Climat, eau, sol.....	36
III. Production et importance de l'haricot.....	36
IV. Sensibilité de l'haricot	36
<i>Chapitre 3: Molybdène et Nutrition minérale.....</i>	<i>39</i>
Introduction	39
I. L'importance des oligoéléments dans la nutrition minérale	39
II. Le molybdène dans le sol.....	40
III. La géochimie du molybdène	41
IV. La disponibilité du molybdène dans les sols agricoles.....	41
V. Le molybdène en tant qu'élément essentiel dans la nutrition végétale.....	43
VI. Absorption et Transport du molybdène à l'intérieur des plantes.....	46
VII. Biologie du molybdène cofacteur	49
VII.1. La structure chimique du Moco.....	50
VII.2. Biosynthèse du Moco.....	51
VII.3. les molybdoenzymes végétales.....	54
<i>Chapitre 4: Technétium, Radioisotopie et Scintigraphie</i>	<i>56</i>
Introduction.....	56
I. Le technétium: Propriétés physico-chimiques.....	56
II. Le technétium dans le sol et la plante.....	58
III. La scintigraphie	59
IV. Générateur $^{99}\text{Mo}/^{99\text{m}}\text{Tc}$	60

2^{ème} partie: matériel et méthode

Introduction	63
I. Matériels utilisés.....	63
I.1. Matériel végétal	63
I.2. Les caractéristiques du sol.....	63
II. Le protocole expérimental	64
II.1. Le dispositif expérimental.....	64
II.2. Le schéma du dispositif expérimental.....	65
III. Les paramètres écophysologiques étudiées.....	66
III.1 Paramètres morphologiques.....	66
III.2. Paramètres physiologiques.....	66
III.3. Paramètres biochimiques.....	68
IV. Analyse statistique.....	69
V. Radioisotopie et scintigraphie	70

3^{ème} partie: Résultats et Discussions

<i>Chapitre 1: Les paramètres écophysologiques</i>	71
I. Les paramètres morphologiques.....	71
I.1. La biomasse sèche aérienne	72
I.2. La biomasse sèche racinaire	74
I.3. La biomasse fraîche de la partie aérienne	77
I.4. La biomasse fraîche de la partie souterraine.....	79
I.5. Longueur de la partie aérienne.....	81
I.6. Longueur de la partie souterraine.....	84
II. Les paramètres physiologiques.....	89
II.1. Teneur de la chlorophylle a	89
II.2. La teneur de la chlorophylle b	91
II.3. La teneur de la chlorophylle totale	93
II.4. Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b	95
II.5. La teneur des sucres soluble.....	98
II.5.1. La teneur des sucres soluble dans les feuilles.....	98
II.5.2. La teneur des sucres soluble dans les racines.....	100

II.6. La teneur de la proline	103
II.6.1. La teneur de la proline dans les feuilles.....	103
II.6.2. La teneur de la proline dans les racines.....	105
III. Les paramètres biochimiques.....	110
III.1. La teneur en ADN.....	110
III.2. La teneur en ARN.....	112
<i>Chapitre 2: Radioisotopie et Scintigraphie.....</i>	116
Conclusion et Perspectives.....	123

Références bibliographiques

Annexes

Introduction

En région méditerranéenne, la salinité constitue une contrainte dans beaucoup de périmètres de grandes cultures où la qualité de l'eau joue un rôle majeur et où la recherche de plantes adaptées à des seuils élevés de salinité devient un impératif pour la production agricole. La sélection variétale, nécessite la connaissance des mécanismes responsables de la tolérance du végétal à la salinité. (Arbaoui *et al.*, 2000).

Le développement de l'agriculture entraîne, inmanquablement, l'exportation de quantités importantes des différents éléments nutritifs du sol dont la restitution devient impérative surtout dans les sols des régions arides et semi-arides d'Afrique du Nord. (Rahmoune *et al.*, 2001)

Dans beaucoup de cas, les stress abiotiques ne se produisent pas indépendamment, et donc les stress environnementaux peuvent impliquer ainsi un complexe d'interaction de facteurs de stress. (Amane *et al.*, 1999)

L'effet négatif de la forte salinité peut être observé au niveau de toute la plante comme la mort de la plante et / ou la diminution de la productivité. Beaucoup de plantes développent des mécanismes soit pour exclure le sel de leurs cellules ou pour tolérer sa présence dans les cellules. (Parida et Das, 2005)

Le molybdène est un élément trace qui se trouve dans le sol et est nécessaire pour la croissance de la plupart des organismes biologiques végétaux et animaux. (Kaiser *et al.*, 2005)

Le haricot *Phaseolus vulgaris* L. est une plante sensible à la salinité et une source de protéines diététiques dans beaucoup de pays en développement, quant au secteur de culture, l'haricot représente la troisième plus importante récolte des légumineuses dans le monde. (Aydin *et al.*, 1997)

Les radioisotopes constituent des instruments de recherches sur, le métabolisme, le développement et la pathologie chez les végétaux, les animaux et l'homme. (Lot, 1955)

L'objectif de notre travail est d'étudier l'effet de la présence du molybdène dans le milieu de culture de l'haricot en condition de stress salin ainsi que de mettre en évidence les mécanismes de transport du Mo et du NaCl pour mieux maîtriser leurs actions et pour atténuer leurs effets sur la physiologie des végétaux et sur l'augmentation du rendement.

Notre travail est porté sur l'étude de la réponse de deux variétés (**tema** et **djedida**) de *Phaseolus vulgaris* L. soumises à un stress salin et à la présence du molybdène. Pour mettre en évidence la réponse des deux variétés nous avons procédé à un dosage des paramètres écophysologiques; morphologiques, physiologiques et biochimiques. Et pour étudier les mécanismes de transport du molybdène et les interactions ioniques qui existeraient entre le Mo et le NaCl nous avons remplacé le molybdène par un élément radioactif avec lequel il partage les mêmes mécanismes de transport et d'absorptions; c'est le technétium ^{99m}Tc ; pour cela nous avons utilisé la technique de scintigraphie.

Notre mémoire est structuré ainsi:

La 1^{ère} partie une synthèse bibliographique qui comporte :

Le chapitre 1 sur la salinité.

Le chapitre 2 est consacré à l'espèce *Phaseolus vulgaris* L.

Le chapitre 3 sur le molybdène et la nutrition minérale

Le chapitre 4 sur le technétium, radioisotopie et scintigraphie

La 2^{ème} partie matériels et méthodes

La 3^{ème} partie résultats et discussions

Et enfin une conclusion et perspectives.

Chapitre I : salinité

Introduction

Au Maghreb plus de 30% des eaux destinées à l'irrigation sont chargées en sel, et elles induisent, à la longue, une accumulation de toxines aussi bien dans la rhizosphère que dans les différentes parties de la plante. Ces toxines engendrent des dégâts au niveau des ultrastructures cellulaires contribuant, à la fois, à la réduction de la croissance et des rendements des variétés sensible. (Rahmoune et *al.*, 2008)

Dans beaucoup de cas, les stress abiotiques ne se produisent pas indépendamment, et donc les stress environnementaux peuvent impliquer ainsi un complexe d'interaction de facteurs de stress. La salinité et le gel peuvent induire des déficits en eau ; il est bien établi qu'une forte concentration de soluté dissout dans la zone racinaire abaisse le potentiel hydrique du sol, créant une situation semblable aux déficit hydrique dans le sol, et que le gel provoque dans le tissu végétal la formation de glace extracellulaire qui aura comme conséquence la déshydratation cellulaire. En conséquence il y a quelques caractéristiques de stress osmotique communs au déficit hydrique, à salinité et au stress causé par le froid. Cependant, le stress salin implique des effets spécifiques ioniques et osmotiques. (Amane et *al.*, 1999)

- **Notion de stress**

Claude Bernard fut le premier à dégager une notion physiologique du stress en 1868. Selon lui, les réactions déclenchées par le stress visaient à maintenir l'équilibre de notre organisme. L'ensemble de ces réactions internes a été nommé homéostasie par le physiologiste américain C.W. Bradford (1915). L'association de ces trois notions stress-homéostasie-adaptation constitue l'approche biologique du stress et permet notamment d'expliquer l'influence du stress qui est de permettre, lorsqu'il est appliqué dans certaines limites, l'adaptation à l'environnement, et donc au maintien de la vie.

Au niveau cellulaire, un stress est causé par la variation d'un paramètre environnemental qui entraîne la mise en place des mécanismes de régulation de l'homéostasie. Les organismes sont généralement soumis à deux types de stress : les stress biotiques (dus à une agression par un autre organismes) et les stress abiotiques (qui sont dus

principalement à des facteurs environnementaux) (Levitt, 1980, Zhu, 2002 ; Vincent, 2006).

I. Effet de la salinité sur les plantes

La salinité du sol ou de l'eau est causée par la présence d'une quantité excessive de sels. Généralement un taux élevé de Na^+ et Cl^- cause le stress salin. Le stress salin a un triple effet: il réduit le potentiel hydrique, cause un déséquilibre ionique ou des perturbation en homéostasie ionique et provoque une toxicité ionique. Cet état hydrique altéré conduit à une croissance réduite et limitation de la productivité végétale. Depuis que le stress salin implique aussi bien le stress osmotique qu'ionique (Hayashi et Murata, 1998 in Parida et Das, 2005), l'arrêt de la croissance est directement relié à la concentration des sels solubles ou au potentiel osmotique de l'eau du sol (Greenway et Munns, 1980 in Parida et Das, 2005).

La salinité est un facteur environnemental très important qui limite la croissance et la productivité (Allakhverdiev et *al.*, 2000b in Parida et Das, 2005).

Durant le début et le développement du stress salin à l'intérieur de la plante, tous les processus majeurs tels que : la photosynthèse, la synthèse des protéines, le métabolisme énergétiques... sont affectés. La première réponse est la réduction de la vitesse d'extension de la surface foliaire, suivi par l'arrêt de l'extension avec l'intensification du stress. (Parida et Das, 2005)

I.1. L'effet de la salinité sur la croissance

La réponse immédiate du stress salin est la réduction de la vitesse de l'expansion de la surface foliaire ce qui conduit à l'arrêt de l'expansion si la concentration du sel augmente (Wang et Nil, 2000). Le stress salin résulte aussi dans la diminution de la biomasse sèche et fraîche des feuilles, tiges et racines (Chartzoulakis et Klapaki, 2000). La salinité accrue est accompagnée par une réduction significative dans la biomasse racinaire, la hauteur de la plante, le nombre de feuilles par plante, la longueur des racines et la surface racinaire chez la tomate (Mohammad et *al.*, 1998). le taux élevé de NaCl se manifeste par une croissance dans la biomasse des racines, tiges et feuilles et une augmentation dans le ratio partie racinaire/partie aérienne chez le coton (Meloni et *al.*, 2001).

I.2. L'effet de la salinité sur l'eau dans la plante

Le potentiel hydrique et le potentiel osmotique des plantes deviennent de plus en plus négatifs avec l'augmentation de la salinité ainsi que la pression de la turgescence (Romeroaranda et *al.*, 2001 in Parida et Das, 2005).

Dans les conditions de concentrations élevées de salinité accrue, le potentiel hydrique de la feuille et la vitesse d'évaporation diminuent significativement chez l'halophyte *S. salsa* alors qu'il n'y a pas de changement dans le contenu relatif en eau (Lu et *al.*, 2002 in Parida et Das, 2005).

I.3. L'effet de la salinité sur l'anatomie de la feuille

La salinité cause une augmentation de l'épaisseur de l'épiderme, l'épaisseur du mésophylle, la longueur des cellules palissadiques le diamètre des cellules palissadiques dans les feuilles de l'haricot, du coton et de l'atriplex (Longstreth et Nobel, 1979 in Parida et Das, 2005). La salinité réduit aussi l'espace intercellulaire dans les feuilles (Delphine et *al.*, 1998 in Parida et Das, 2005).

L'épaisseur du mésophylle et de l'épiderme ainsi que l'espace intercellulaire diminuent significativement dans les feuilles traitées avec le NaCl de la mangrove *B. parviflora* (Parida et Das, 2005).

Le stress salin cause (1) le développement de la vacuolisation et un gonflement partiel du réticulum endoplasmique, (2) le gonflement de la mitochondrie, (3) la vésiculation et la fragmentation du tonoplaste et (4) la dégradation du cytoplasme par le mélange de la matrice cytoplasmique et vacuolaire des feuilles de la patate douce (*Ipomoea batatas*) (Mitsuya et *al.*, 2000 in Parida et Das, 2005).

I.4. L'effet de la salinité sur les pigments photosynthétiques et les protéines

Le taux de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles diminue en général sous les conditions de stress salin. Les feuilles les plus âgées commencent à développer une chlorose et finissent par tomber pendant une période prolongée de stress salin (Agastian et *al.*, 2000). Par contre, Wang et Nil (2000) ont rapporté que le contenu de la chlorophylle augmente sous les conditions de salinité chez *Amaranthus*. Chez *Grevilea*, la protochlorophylle, la chlorophylle et les caroténoïdes diminuent significativement sous le stress salin, mais la vitesse du déclin de la protochlorophylle, la chlorophylle est plus importante que celle de la chlorophylle *a* et les caroténoïdes. Les pigments anthocyanines

augmentent significativement dans ce cas de stress salin (Kennedy et De Fillippis, 1999 in Parida et Das, 2005).

Le contenu des protéines solubles des feuilles diminue en réponse à la salinité (Parida et *al.*, 2002). Agastian et *al.* (2000) ont rapporté que les protéines solubles augmentent à des niveaux bas de salinité et diminuent en hautes concentrations de salinité chez les mûres.

I.5. L'effet de la salinité sur les lipides

Les lipides sont la source la plus efficace du stockage de l'énergie, ils fonctionnent comme des isolateurs des hormones et organes délicats, et jouent un rôle important comme des constituants des structures de la plupart des cellules membranaires (Singh et *al.*, 2002). Ils ont aussi un rôle vital dans la tolérance à différents stress physiologiques chez une variété d'organismes comme les cyanobactérie.

L'insaturation des acides gras contrecarre le stress salin ou hydrique. Wu et *al.*, (1998) ont analysé le changement de la composition des lipides soumis à un stress salin dans la membrane plasmique des racines chez *Spartina patens* et ont rapporté que les pourcentages molaires des stérols et les phospholipides diminuent avec l'augmentation de la salinité, mais le ratio stérols/phospholipides n'est pas affecté par le NaCl.

I.6. L'effet de la salinité sur le taux des ions

L'absorption des hautes concentrations de NaCl engendre une compétition avec l'absorption d'autres ions, spécialement le K^+ , ce qui conduit à une déficience en K^+ . Le traitement accru de NaCl induit une augmentation dans le taux du Na^+ et Cl^- et une diminution dans le taux du Ca^{2+} , K^+ et le Mg^{2+} chez de nombreuses plantes (Khan, 2001 in Haouala et *al.*, 2007). La salinité fait augmenter le contenu de Na^+ , Ca^{2+} et Cl^- chez *Vicia faba* et le rapport K^+/Na^+ diminue (Gadallah, 1999 in Haouala et *al.*, 2007)

Les effets nutritionnels de la salinité incluent les deux actions primaires du sel sur les plantes: la toxicité directe due à l'accumulation excessive des ions dans les tissus et un déséquilibre nutritionnel provoqué par l'excès de certains ions. L'accumulation des ions Na^+ dans la plante limite l'absorption des cations indispensables tels que K^+ et Ca^{2+} . Il y aurait une compétition entre Na^+ et Ca^{2+} pour les mêmes sites de fixation apoplasmique. L'accumulation des ions Na^+ affecte l'absorption de K^+ et ceci en fonction de la concentration du premier élément, cependant, la présence de Na^+ en faible concentration peut augmenter l'absorption de K^+ , tandis qu'une concentration élevée en Na^+ diminue

l'absorption de K^+ chez le riz (Levitt, 1980 in Haouala et *al.*, 2007) et la canne à sucre (Nimbalkar, Joshi, 1975 in Haouala et *al.*, 2007). Cette absorption peut même s'arrêter complètement chez le haricot (Hamza, 1977 in Haouala et *al.*, 2007) et le laurier rose (Hajji, 1980 in Haouala et *al.*, 2007) cultivés en présence de chlorure de sodium (NaCl) à 12 g.l^{-1} .

I.7. L'effet de la salinité sur les enzymes antioxydantes

En cas de stress biotique ou abiotique, on observe chez les plantes une production rapide et massive d'espèces réactives de l'oxygène. De nombreuses études ont été menées, notamment chez les plantes, afin de préciser quels facteurs entraînent ce phénomène.

De nombreuses conditions environnementales ont ainsi été définies : la sécheresse, les stress thermiques (hautes et basses températures), l'exposition aux métaux lourds, aux ultraviolets, aux polluants aériens tels que l'ozone et le SO_2 , les stress mécaniques, les carences en nutriments, les attaques de pathogènes, la salinité et les fortes expositions à la lumière (Ben Naceur et *al.*, 2005).

Le stress salin cause un déficit hydrique comme conséquence à l'effet osmotique sur les activités métaboliques des plantes. Ce déficit hydrique cause un stress oxydatif à cause de la formation des espèces réactives de l'oxygène comme les superoxydes, les radicaux hydroxyle et peroxyde.

Les espèces réactives de l'oxygène qui sont le produit des stress hyperosmotique et ionique causent des dysfonctionnements dans la membrane et la mort cellulaire (Bohnert et Jensen, 1996 in Parida et Das, 2005). Les plantes se défendent contre ces espèces réactives de l'oxygène par l'induction de l'activité de certaines enzymes antioxydantes comme la catalase, la peroxydase, la glutathion réductase et la superoxyde dismutase, qui éliminent les espèces réactives de l'oxygène. L'activité des enzymes antioxydantes comme l'ascorbate peroxydase, la glutathion réductase, la monodéshydroascorbate réductase (MDHAR) et la déshydroascorbate réductase (DHAR) augmentent sous les conditions de stress salin chez le blé alors que l'ascorbate total et le contenu de la glutathion diminuent (Hernandez et *al.*, 2000 in Parida et Das, 2005).

I.8. L'effet de la salinité sur le métabolisme de l'azote

L'activité de la nitrate réductase (NRA) diminue dans les feuilles de beaucoup de plantes pendant le stress salin (Flores et *al.*, 2000). La première cause de la réduction de la NRA dans les feuilles est un effet spécifique associé à la présence du sel Cl^- dans le milieu externe. Cet effet de Cl^- semble être dû à la réduction de l'absorption du NO_3^- et par conséquent une concentration réduite du NO_3^- dans les feuilles, bien que l'effet direct du Cl^- sur l'activité de l'enzyme qui ne peut être écarté (Flores et *al.*, 2000).

Chez le maïs (*Zea mays*) le taux des nitrates diminue dans les feuilles, mais augmente dans les racines sous le stress salin et la NRA des feuilles diminue aussi dans la salinité (AbdElBaki et *al.*, 2000 in Parida et Das, 2005)

L'exposition des racines nodulées à NaCl des légumineuses comme le soja et l'haricot cause une réduction rapide de la croissance végétale. (Serraz et *al.*, 1998 in Parida et Das, 2005). L'activité de la nitrogénase diminue chez l'haricot par une exposition à courte durée à la salinité.

I.9. L'effet de la salinité sur l'ultrastructure du chloroplaste

Chez les plantes traitées avec le NaCl , la microscopie électronique a montré que la structure du thylacoïde du chloroplaste devient désorganisée, le nombre et la taille des plastoglobules augmentent et le taux d'amidon diminue (Hernandez et *al.*, 1999 in Parida et Das, 2005). Dans le mésophylle de la patate douce (*Ipomoea batatas*), les membranes des thylacoïdes sont gonflées et la plupart sont perdues sous un stress salin sévère (Mitsuya et *al.*, 2000 in Parida et Das, 2005).

I.10. L'effet de la salinité sur la photosynthèse

Le développement des plantes est le résultat de l'intégration et la régulation des processus physiologiques dont le plus dominant est la photosynthèse. La croissance du végétal autant que la production de biomasse est une mesure de la photosynthèse nette et comme les stress environnementaux affectent la croissance donc affectent la photosynthèse. Le stress salin cause des effets à long et à court terme sur la photosynthèse.

Les effets à court terme se manifestent après quelques heures jusqu'à un à deux jours de l'exposition au stress, et la réponse est importante ; il y a complètement arrêt de l'assimilation du carbone.

L'effet à long terme s'exprime après plusieurs jours de l'exposition au sel et la diminution de l'assimilation du carbone est due à l'accumulation du sel dans les feuilles en développement (Munn et Termatt, 1986 in Parida et Das, 2005), aussi on a rapporté qu'il y a suppression de la photosynthèse sous les conditions d'un stress salin (Kao et *al.*, 2001 in Parida et Das, 2005) et qu'elle ne diminue pas mais plutôt stimulée par de petites concentrations de sel (Kurban et *al.*, 1999 in Parida et Das, 2005). La diminution de la vitesse photosynthétique est due à plusieurs facteurs : (1) la déshydratation des membranes cellulaires ce qui réduit leur perméabilité au CO₂, (2) la toxicité du sel, (3) la réduction de l'approvisionnement en CO₂ à cause de la fermeture hydroactive des stomates, (4) la sénescence accrue induite par la salinité et (5) le changement dans l'activité des enzymes causé par le changement dans la structure cytoplasmique. (Iyengar et Reddy, 1996 in Parida et Das, 2005).

II. la perception du stress et la transmission du signal

Les plantes sont des organismes sessiles doivent faire face à une myriade de conditions environnementales qui changent tout le temps ce qui détermine leur croissance et leurs formes et qui permet leur survie ou conduit à leur mort. Ces changements sont désignés collectivement sous le nom de "stimuli" qui contiennent l'information qualitative et/ ou quantitative qui peut être sentie par la plante et convertie en réponses biologiques. La cascade entière des événements, commençant par la perception initiale d'un stimulus et qui se termine par une réponse biologique se nomme "signal cellulaire". (Mazars et *al.*, 2008)

Les pressions environnementales telles que la sécheresse et la salinité sont en étroite interaction avec les stress secondaires comme le stress osmotique et oxydatif. Dans le cas des plantes tolérantes, les processus déclenchés par les premiers signaux impliquent des contrôles de la transcription activant les mécanismes de réponse au stress qui maintiennent ou rétablissent l'homéostasie, facilitent la rétention ou l'accumulation de l'eau, protègent le fonctionnement du chloroplaste et l'intégrité de la membrane cellulaire. (Vinocur et Altman, 2005)

II.1. Les produits de gènes inductibles du stress

Les produits de gènes inductibles du stress sont classés en deux groupes. (I) Ceux qui protègent directement contre les stress et ceux-ci sont les protéines qui protègent les cellules de la déshydratation. Ils incluent les enzymes responsables de la synthèse de divers osmoprotecteurs comme les protéines de LEA (late embryogenesis Abundant), les protéines d'antigel, les chaperons et les enzymes de détoxification. (II) le deuxième groupe de produits des gènes inclut des facteurs de transcription, des protéines kinases, et des enzymes impliquées dans le métabolisme de phosphoinositide. Ce groupe de produits de gènes régule l'expression de gènes et les voies de transduction du signal. Les gènes inductibles du stress ont été employés pour améliorer la tolérance des plantes au stress par le transfert des gènes. Les voies de transduction du signal chez les plantes soumises aux stress environnementaux ont été divisées en trois types importants:

(I) le signal du stress osmotique/oxydatif qui utilise des modules de MAP Kinases (mitogen activated protein kinase) ; (II) signal dépendent du Ca^{2+} qui mène à l'activation des gènes de type LEA tels que (DRE) les éléments de réponse à la déshydratation / (CRT) des facteurs de transcription de réponse sensible au froid et (III) le signal dépendant de Ca^{2+} par la voie SOS (salt overly sensitive) ce qui a comme conséquence l'homéostasie ionique. (Kaur et Gupta, 2005)

II.2. Le signal du stress osmotique /oxydatif par les modules MAPK

Face au déficit hydrique et aux stress causés par la salinité, les plantes diminuent leur potentiel osmotique du cytosol et accumulent les solutés compatibles. Pour les glycophytes, la capacité de compartimentation du sodium et la biosynthèse d'osmolytes est limitée, cependant une plus grande production des osmolytes compatibles tels que la proline, la glycine, la bétaine et les polyols peut réduire les dommages causés par le stress aux cellules végétales. C'est une stratégie adaptative, ainsi les plantes transgéniques avec une production accrue d'osmolytes ou une dégradation moindre, ont montré une tolérance améliorée à la salinité et la sécheresse.

Les stress ioniques et osmotiques créent des stress secondaires comme le stress oxydatif qui est dû à la génération de ROS chez les plantes, par exemple, le peroxyde d'hydrogène, les radicaux hydroxyles et les anions superoxydes des plantes. La fonction majeure des solutés compatibles est de diminuer les dégâts du stress oxydatif.

Les plantes transgéniques surexprimant les enzymes qui ont une fonction d'épuration contre ROS comme la superoxyde dismutase, la catalase et la glutathion S-transférase (GST) ont montré une tolérance accrue au stress salin. (Kaur et Gupta, 2005)

Une connexion entre le stress osmotique et le stress oxydatif a été mise en évidence chez *Arabidopsis thaliana*, il a été montré que plusieurs composants de MAPK ont été activés ou leur expression des gènes est induite par le sel ou par d'autres stress.

En réponse au stress, on peut classer les gènes en deux classes; Les gènes à réponses précoces et les gènes à réponses tardives. Les premiers sont induits rapidement et transitoirement, tandis que les derniers sont activés plus lentement et leur expression est prolongée. Le système de phosphorylation de la MAPK sert de lien entre les récepteurs ascendants et les cibles descendantes, régulant de ce fait beaucoup de fonctions cellulaires importantes.

Les MAPK sont activées en réponse à la sécheresse et d'autres stress environnementaux. (Kaur et Gupta, 2005)

Les gènes des MAPK codent des polypeptides dont l'ordre et la fonction sont fortement conservés chez les eucaryotes. La cascade de MAPK consiste en trois protéines kinases fonctionnellement liées: MAPKKK, MAPKK et MAPK. Dans ce module phosphorylation, une MAPKKK est phosphorylée directement en aval du stimulus. La MAPKKK activée va alors phosphoryler et activer une MAPKK particulier, qui à son tour va phosphoryler et activer une MAPK. La MAPK activée est importée vers le noyau, où elle va phosphoryler et activer des composants spécifiques en aval des signaux, comme des facteurs de transcription pour induire des réponses cellulaires. (fig. 01)

Neuf gènes de MAPK ont été identifiés chez le riz. Chaque MAPK code une protéine kinase distincte qui joue un rôle comme intermédiaire dans la tolérance à la sécheresse.

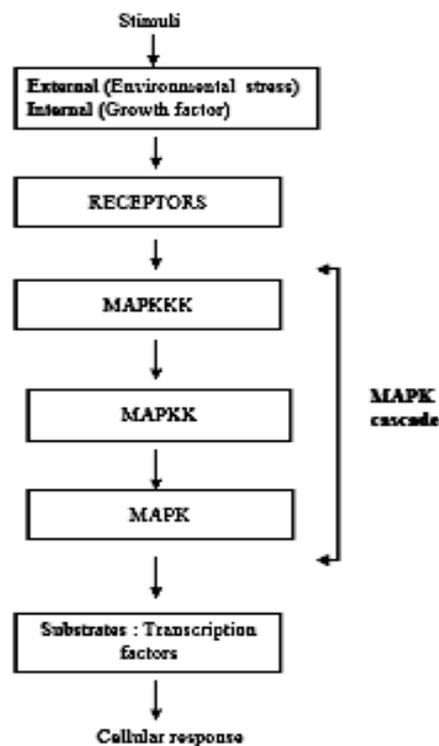


Figure 01: Modèle de cascade de MAPK. (Kaur et Gupta, 2005)

Le système de régulation de deux composants capteur récepteur impliquerait l'histidine kinase pour la perception de plusieurs stress environnementaux a été identifié chez les plantes. (Kaur et Gupta, 2005)

Quand un capteur extracellulaire perçoit un signal, le résidu de l'histidine cytoplasmique est autophosphorylé et la partie du phosphoryle passe à un récepteur aspartate, dans une réponse de régulation, ce qui peut constituer une partie de la protéine captrice ou une protéine séparée. Le système de deux composants peut se coupler avec une MAPK descendant ou phosphoryler directement des cibles spécifiques pour initier la réponse cellulaire. Il y a une évidence qui indique que les plantes activent rapidement les MAPK quand elles sont exposées à de multiples stimuli de stress abiotiques. (Kaur et Gupta, 2005)

La meilleure caractérisation des deux systèmes des deux composants de l'histidine kinase est le SLNI un osmocapteur (osmosensor) chez la levure avec XPDI-SSK1 régulateur de réponse, cette unité de signal des deux composants régule la cascade de MAPK de HOG (high osmolarity glycerol), qui a pour résultat la production de glycérol pour survivre au stress osmotique.

D'autres modules de MAPK (MAPK- MAPKK - MAPKKK) qui sont impliqués dans le signal du stress osmotique ont été identifiés chez l'alfa comme SIMKK-SIMK et chez le tabac comme Nt MEKZ-SIPK/WIPK. Le stress salin peut activer différents MAPK à des moments différents après l'apparition du stress. Le fait de comprendre la cascade de MAPK peut fournir un aperçu pour comprendre et résoudre les problèmes des stress hydrique et salin dans les cultures agricole. (Kaur et Gupta, 2005)

II.3. Les molécules du signal secondaire dans la voie de transduction du signal

Les stress abiotiques résultent d'une augmentation transitoire dans le Ca^{2+} cytoplasmique soit par afflux de l'espace apoplastique ou par libération des réserves internes. L'augmentation primaire dans le calcium cytoplasmique conduit à une production 1 (output1) et génère un signal secondaire qui initie une autre cascade d'événements de signaux et stimule un second tour de l'augmentation transitoire de calcium, ce qui résulte en la production 3 (output3). Les modules du signal secondaire comme les ROS peuvent aussi réguler la transduction du signal sans le calcium. (Kaur et Gupta, 2005)

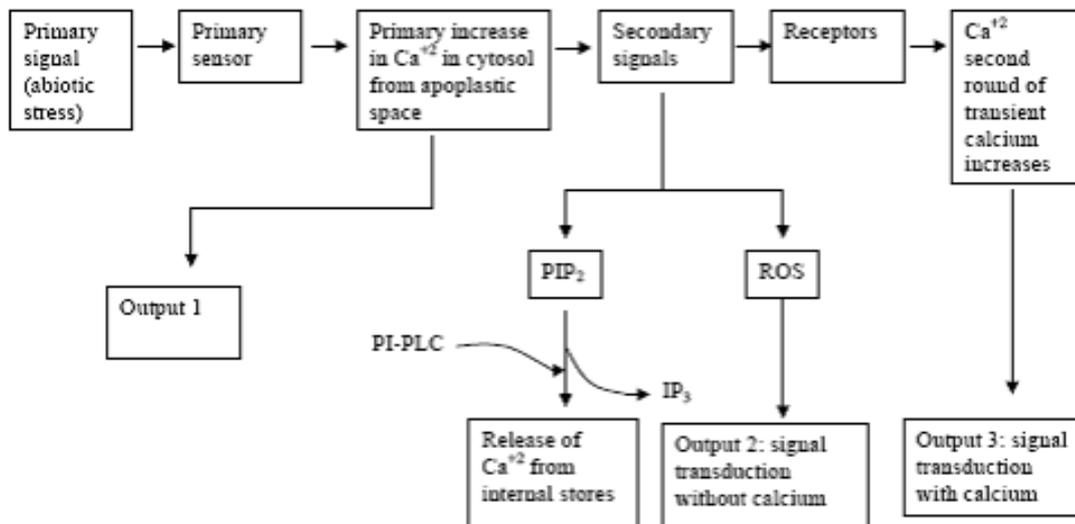


Figure 02: Rôle des molécules du signal secondaire dans les voies de transduction du signal soumis au stress abiotiques. (Kaur et Gupta, 2005)

II.4. Le rôle de ABA dans la signalisation

Les stress abiotiques provoquent une augmentation de la biosynthèse de l'ABA, qui est ensuite métabolisé rapidement après la suppression du stress. L'ABA est une molécule régulatrice qui est impliquée dans la tolérance au stress hydrique. La fonction principale de l'ABA est de réguler la tolérance au stress osmotique via des gènes de tolérance à la déshydratation cellulaire et régule la balance de l'eau dans la plante à travers les cellules de garde. L'ABA est aussi induit par la salinité. (Kaur et Gupta, 2005)

II.5. Le signal dépendant du Ca²⁺ qui conduit à l'activation des gènes LEA

Les gènes les plus couramment cités qui régulent le stress sont les gènes LEA (Late Embryogenesis Abundant) ou les gènes LEA-Like. Ils sont très exprimés dans les graines durant le stade de dessiccation et dans les tissus végétatifs en réponse au déficit hydrique. Il a été rapporté que la surexpression des gènes LEA individuels chez le riz transgénique lui confère une tolérance au stress. Les produits de ces gènes ont une ressemblance avec les protéines LEA et donc sont appelés les protéines LEA-Like, ces gènes ne s'expriment pas dans les conditions normales. Il a été montré que ces protéines ont un effet protecteur qui pourrait être dû à la prévention de la dénaturation des protéines clés en agissant comme des chaperons. (Kaur et Gupta, 2005)

II.6. Le signal SOS dépendant du Ca²⁺ régulant l'homéostasie

La restauration de l'homéostasie ionique dans les plantes perturbées par le stress salin est une réponse essentielle et cruciale. Pour faire face au stress ionique causé par le stress salin, les plantes doivent restreindre l'absorption du sel, augmenter l'extrusion, la compartimentation et le contrôle du transport tout au long des parties aériennes. Aussi, pour éviter le dommage cellulaire et la déficience nutritionnelle, les cellules végétales doivent maintenir une nutrition adéquate en K⁺ et un ratio favorable K⁺/Na⁺ dans le cytosol. (Kaur et Gupta, 2005)

Quand le gène ACA4 de la plante *Arabidopsis* qui code le Ca²⁺ ATPase vacuolaire est exprimé chez la levure, il accroît la tolérance à la salinité dans les cellules de la levure. Une réponse précoce au stress et détectable par le sodium se définit par l'augmentation dans la concentration du calcium libre dans le cytosol. (Kaur et Gupta, 2005). Le stress causé par le sodium est capté par un récepteur inconnu et le signal du calcium sert en tant qu'un second messager. Chez *Arabidopsis*, on suggère que cette protéine captrice du signal du calcium induit par la salinité est "Ca²⁺ binding protein SOS₃". Une perte de la fonction de cette protéine par mutation rend les plantes hypersensibles au stress salin.

L'extrusion du sodium est réalisée par un antiport Na⁺/H⁺ SOS₁ localisé dans la membrane plasmique. Une mutation dans SOS₁ rend les plantes sensibles au Na⁺. Un autre mécanisme pour réduire l'accumulation de Na⁺ cytoplasmique est réalisé par l'action des antiports Na⁺/H⁺ sur le tonoplaste. Le gradient qui conduit l'antiport est produit par le H⁺ ATPase et les pyrophosphatases du tonoplaste. (fig. 3)

Quel que soit le mécanisme de réponse des plantes aux stress abiotiques, une augmentation transitoire du Ca²⁺ cytosolique doit être ajoutée aux événements de signalisation descendants pour être un intermédiaire dans l'adaptation au stress. Chez *Arabidopsis*, dans le cas d'un stress salin, le signal du Ca²⁺ est perçu par la calcineurine-β-like, un capteur du Ca²⁺: SOS₃. (Kaur et Gupta, 2005)

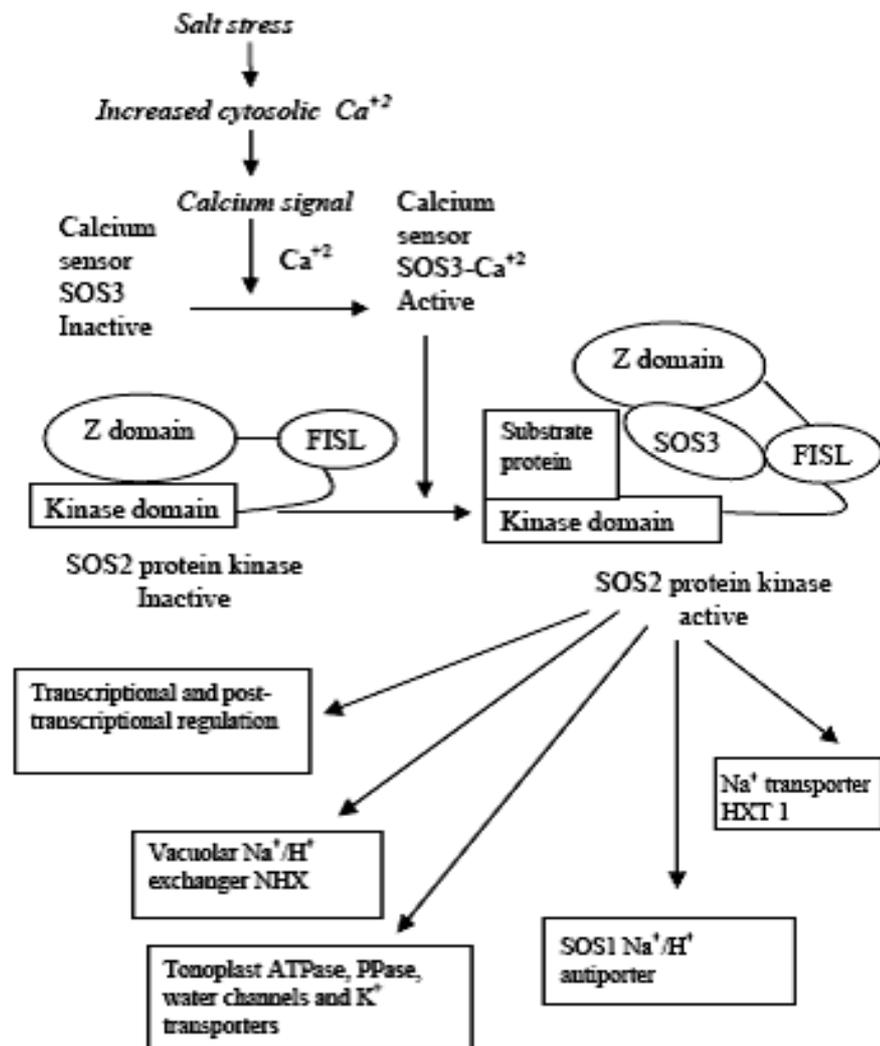


Figure 03: les voies qui montrent l'activation des protéines kinase SOS₂, SOS₃ et la régulation de l'homéostasie ionique. (Kaur et Gupta, 2005)

III. La tolérance des plantes à la salinité

Deux grandes stratégies de résistance au sel étaient connues chez les plantes : limiter l'entrée de sodium au niveau des racines ou séquestrer le sodium au niveau des feuilles.

un nouveau mécanisme de tolérance au sel : la plante protège ses feuilles, donc sa capacité de photosynthèse, en ré-exportant le sodium des feuilles vers les racines par le flux de sève descendant, de façon à rendre possible une ré-excrétion dans le sol. Les chercheurs ont identifié le gène qui permet ce transport de sodium des feuilles vers les racines chez l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana*. La modification de ce gène affecte fortement la résistance de la plante au sel. Il est donc raisonnable de penser que l'on pourra renforcer cette résistance en augmentant l'expression de ce gène. (Berthomieu et *al.*, 2003)

A l'échelle de la plante entière, les ions chlorure et sodium entrent par les racines, sont véhiculés par la sève xylémique jusqu'aux tiges et feuilles. Là, ils sont stockés (plantes inclusives), soit au contraire très peu retenus et mobilisés par la sève phloémique jusqu'aux racines (plantes exclusives) (Denden et *al.*, 2005)

La tolérance de la salinité est l'habilité des plantes à croître et compléter leur cycle de vie sur un substrat contenant la forte concentration de sel soluble. Les plantes qui peuvent survivre sur des concentrations élevées de sel dans la rhizosphère et croître normalement sont appelées halophytes. Dépendant de leur capacité à tolérer le sel, les halophytes sont caractérisées par une faible diversité morphologique et taxonomique avec une vitesse relative de croissance qui augmente jusqu'à 50% de l'eau de mer, ou les facultatives sont trouvées dans des habitat de salinité moindre tout au long des frontières entre les montagnes salines et non salines et sont caractérisées par une plus grande diversité physiologique qui leurs permet de faire face à des conditions salines et non salines.

Les plantes développent un nombre important de mécanismes biochimiques et cellulaires pour faire face au stress salin. Les stratégies biochimiques comprennent: (1) l'accumulation sélective ou l'exclusion des ions, (2) le contrôle de l'absorption racinaire des ions et leur transport dans les feuilles, (3) la compartimentation des ions au niveau cellulaire et au niveau de toute la plante, (4) la synthèse de solutés compatibles, (5) le changement dans le chemin de la photosynthèse, (6) l'altération de la structure membranaire, (7) l'induction des enzymes antioxydatives et (8) l'induction des hormones végétales.

Les mécanismes de tolérance au sel sont des mécanismes de faible et de haute complexité. Les mécanismes de faible complexité semblent impliquer des changements de beaucoup de voies biochimiques. Les mécanismes de haute complexité impliquent des changements qui protègent les processus importants tels que la photosynthèse et la respiration, par exemple, l'efficacité d'utilisation de l'eau, et ceux qui préservent des dispositifs importants tels que le cytosquelette, la paroi cellulaire, ou les interactions entre la membrane plasmique et la paroi cellulaire (Botella et autres, 1994 in Parida et Das, 2005) et les changements de la structure du chromosome et de la chromatine, c.-à-d., la méthylation d'ADN, polyploïdisation, amplification des séquences spécifiques, ou d'élimination d'ADN (Walbot et Cullis, 1985 in Parida et Das, 2005)

Il est cru que pour la protection des processus évolués, des mécanismes de faible complexité sont induits de façon coordonnée. (Bohnert et autres, 1995 in Parida et Das, 2005)

III.1. La régulation ionique et compartimentation

L'absorption ionique et la compartimentation sont importantes non seulement pour la croissance normale mais aussi pour la croissance sous des conditions de salinité (Adams et *al.*, 1992b in Parida et Das, 2005) parce que le stress perturbe l'homéostasie ionique. Les plantes qu'elles soient glycophytes ou halophytes, ne peuvent tolérer une grande quantité de sel dans le cytoplasme, et par conséquent sous des conditions de salinité, elles limitent l'excès de sel dans la vacuole ou compartimentent les ions dans différents tissus pour faciliter leurs formes métaboliques (Zhu, 2003).

Les glycophytes limitent l'absorption ou la translocation du sodium dans les tissus âgés qui servent de compartiments de stockage qui sont éventuellement sacrifiés. (Cheeseman, 1988 in Parida et Das, 2005). La suppression du sodium du cytoplasme ou la compartimentation dans les vacuoles est réalisée par des enzymes induites par le sel : le transporteur membranaire (antiport) Na^+/H^+ (Apse et *al.*, 1999 in Parida et Das, 2005).

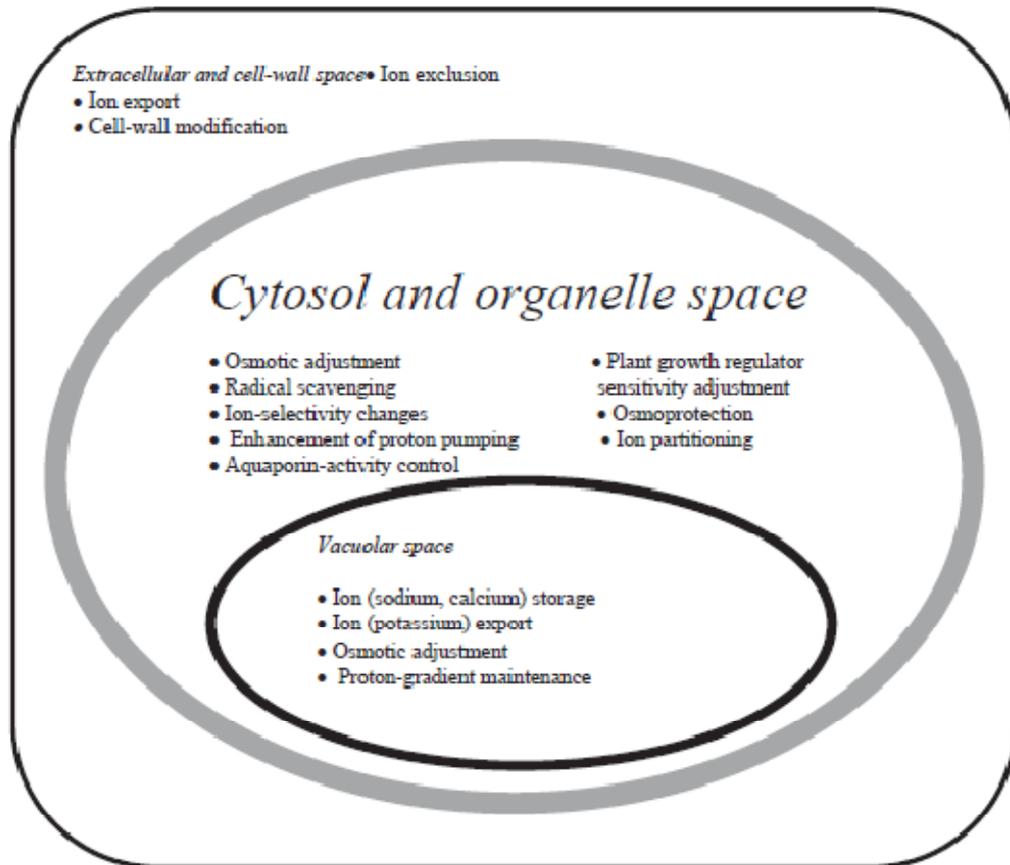


Figure 04: les fonctions biochimiques de la tolérance des plantes au stress salin. (Bohnert and Jensen, 1996 in Parida et Das, 2005)

Deux pompes H^+ électrogéniques, le type H^+ -ATPase vacuolaire (V-ATPase) et la pyrophosphatase vacuolaire (V-PPase), coexistent dans la membrane de plantes (Dietz et al., 2001 in Parida et Das, 2005). La V-ATPase est indispensable pour le développement des plantes dans des conditions normales du à son rôle en activant le transport secondaire, le maintien de l'homéostasie des solutés et probablement faciliter la fusion des vésicules.

Sous des conditions de stress : salinité, sécheresse, froid, anoxie, l'excès des métaux lourds dans le sol, la survie des cellules dépend fortement du maintien de l'activité de la V-ATPase.

Dans le stress salin, les plantes maintiennent de fortes concentrations de K^+ et de faibles concentrations de Na^+ dans le cytosol et cela par la régulation de l'expression et de l'activité des transporteurs de K^+ et Na^+ et les pompes H^+ qui produisent la force qui agit sur le transport. (Zhu et *al.*, 1993 in Parida et Das, 2005).

D'autres mécanismes pour la régulation du sel sont la sécrétion du sel et l'accumulation sélective du sel ou l'exclusion. La sécrétion du sel se produit par le développement de structures cellulaires uniques appelées les glandes excrétrices du sel. Ces glandes sécrètent le sel (spécialement le NaCl) des feuilles et maintiennent la concentration interne des ions à un niveau bas (Hagarth., 1999 in Parida et Das, 2005). L'exclusion du sel se produit dans les cellules pour réguler le taux du sel dans les feuilles de certaines halophytes (Levitt, 1980 in Parida et Das, 2005). L'accumulation sélective des ions ou des solutés qui donne comme résultat une augmentation dans la rétention de l'eau et /ou l'exclusion du sodium.

III.2. Biosynthèse de solutés compatibles

Pour adapter l'équilibre ionique dans la vacuole, le cytoplasme accumule des composés de petite masse moléculaire nommés solutés compatibles parce qu'ils n'interfèrent pas avec les réactions normales biochimiques (Zhifang et Loescher, 2003 in Parida et Das, 2005), en revanche ils remplacent l'eau dans les réactions chimiques. Ces solutés compatibles comprennent principalement la proline (Singh et *al.*, 2000 in Parida et Das, 2005), la glycine bêtaïne (Wang et Nil, 2000 in Parida et Das, 2005), les sucres (Pilon-Smits et *al.*, 1995 in Parida et Das, 2005) et les polyols (Bohnert et *al.*, 1995 in Parida et Das, 2005). Les polyols sont classifiés comme acycliques (mannitol) et cycliques (pinitol). Le mannitol, un sucre qui sert comme soluté soluble pour faire face au stress salin, est synthétisé via l'action du mannose-6-phosphate réductase (M6PR) chez le céleri (Zhifang et Loescher, 2003 in Parida et Das, 2005). Les polyols agissent en deux manières qui sont difficile à séparer : ce sont l'ajustement osmotique et osmoprotection. Dans l'ajustement osmotique, ils agissent comme des osmolytes pour faciliter la rétention de l'eau dans le cytoplasme et permettant la séquestration du NaCl à la vacuole ou l'apoplaste.

Les osmolytes protègent la structure cellulaire en interagissant avec les membranes, complexes protéiques, ou enzymes. Ces composés ont des caractéristiques de liaisons d'hydrogène qui leur permettent de protéger des macromolécules des effets néfastes de l'augmentation de la force ionique dans les milieux avoisinant (Crow et *al.*, 1992 in Parida et Das, 2005). Par une association étroite entre les protéines et les composants de la membrane, les polyols compensent la perte de l'eau pendant le stress (Yancey et *al.*, 1982 in Parida et Das, 2005).

Les hydrates de carbones comme les sucres (le glucose, le fructose, la saccharose et le fructane) et l'amidon s'accumulent sous le stress salin (Parida et *al.*, 2002). Chez *Vicia faba* la salinité cause la diminution des sucres solubles (Gadallah, 1999 in Parida et Das, 2005). Sous les conditions de salinité, le taux de l'amidon diminue dans les racine du riz mais ne change pas dans la partie aérienne (Parida et *al.*, 2002). Dans les feuilles de la tomate, le taux des sucres solubles et des saccharides solubles augmente significativement mais le taux de l'amidon n'est pas affecté par le traitement du NaCl (Khavarinejad and Mostafi, 1998 in Parida et Das, 2005)

La proline s'accumule dans les feuilles, les tiges et les racines de *Pringlea antiscorbutica* et cet osmolyte s'accumule 2 à 3 fois plus dans le cytoplasme que dans la vacuole (Aubert et *al.*, 1999 in Parida et Das, 2005).

Tableau 01: les réponses des produits accumulés en condition de stress salin et leurs fonctions dans la tolérance à la salinité. (Parida et Das, 2005)

Product group	Specific compound	Suggested function(s)	References
Ions	Sodium, chlorure	Osmotic adjustment Potassium exclusion/Export	Blumwald et al. (2000); Hasegawa et al. (2000); Nili et al. (1995) Koyro (2000) Khan et al. (2000a, b)
Proteins	Osmotin SOD/Catalase	Pathogenesis-related proteins Osmoprotection Radical detoxification	Singh et al. (1987); King et al. (1988) Bohnert and Jensen (1996) Bohnert and Jensen (1996); Allen et al. (1997); Hernandez et al. (2000)
Amino acids	Proline Glycine	Osmotic adjustment Osmoprotection	Khatkar and Khatkar (2000); Singh et al. (2000); Lin et al. (2002) Lippert and Galinski (1992)
Sugars	Glucose, fructose, sucrose Fructans	Osmotic adjustment Osmoprotection, carbon storage	Kezpeci and Galiba (2000) Bohnert and Jensen (1996); Pilon-Smits et al. (1995)
Polysols	Acyclic (e.g., mannitol) Cyclic (e.g., pinitol)	Carbon storage, osmotic adjustment Osmoprotection, osmotic adjustment Retention of photochemical efficiency of PSII Radical scavenging	Popp et al. (1985); Bohnert et al. (1995) Ford (1984); Bohnert et al. (1995) Sun et al. (1999) Smirnoff and Cumbes (1989); Orthen et al. (1994)
Polyamines	Spermine, spermidine	Ion balance, chromatin protection	Tiburico et al. (1993); SantaCruz et al. (1998)
Quaternary amines	Glycine betaine β -Alanine betaine, Dimethyl-sulfonio propionate, Choline- <i>o</i> -sulfate Trigonelline	Osmoprotection Preservation of thylakoid and plasma membrane integrity Osmoprotection Osmoprotection Osmoprotection	Khan et al. (2000a); Wang and Nil (2000) Rhodes and Hanson (1993) Rhodes and Hanson (1993) Hanson (1998); Trossat et al. (1998) Nuccio et al. (1999) Rajasekaran et al. (2001)
Pigments	Carotenoids, anthocyanins, betalains	Protection against photoinhibition	Foyer et al. (1994); Adams et al. (1992a); Kennedy and De Filippis (1999)

Mattioni (1997, in Parida et Das, 2005) a rapporté que chez le blé dur (*Triticum durum*) la plupart des acides aminés montrent une augmentation avec l'induction du stress salin ou hydrique. Mais la proline augmente nettement plus que les autres acides aminés et l'activité de l'enzyme D delta(1)-pyrroline-5 carboxylate réductase, impliquée dans la biosynthèse de la proline, augmente durant le stress hydrique et salin, alors que l'activité de la proline déshydrogénase impliquée dans le catabolisme de la proline est inhibé seulement durant le stress salin.

Le point commun chez les solutés compatibles est que ces composés peuvent être accumulés à des taux élevés sans perturber la biochimie intracellulaire (Bohert et Jensen 1996 in Parida et Das, 2005).

Tableau 02: classe des gènes mis en évidence lors du stress osmotique du *T.halophina* et exemple de protéines codées. (Wang et al., 2004)

<i>Classe de gènes</i>	<i>Exemples de gènes mis en évidence</i>
<i>Gènes de synthèse d'osmorégulateurs</i>	Trehalose-6-phosphate synthase , Betaine-aldehyde deshydrogénase Δ^1 - pyrroline -5- carboxylate
<i>Protéines de stress</i>	Cysteine proteinase Dehydrine
<i>"Reactive oxygen scavengers"</i>	L-Ascorbate peroxydase, Glutathione peroxydase
<i>Transporteurs transmembranaires</i>	Plasma membrane proton ATPase, Transporteurs potassium à haute affinité, ATP synthase vacuolaire (sous-unités H et C)
<i>Fluidité membranaire</i>	Lipid-transfer protéine 6
<i>Composants des voies de signalisation</i>	Serine/thréonine protéine kinase, CDPK9, Protéine phosphatase 2C (PP2C)
<i>Régulateurs de transcription</i>	Facteurs de transcription des gènes de la famille <i>myb</i> , Protéines à domaine doigt de zinc, Heat shock protéines
<i>Métabolisme</i>	Malate déshydrogénase cytosolique, NADP-dependent malate déshydrogénase, Glyceraldehyde-3-phosphate déshydrogénase

III.3. Synthèse et accumulation de la proline

L'accumulation des solutés compatibles induit une diminution du potentiel hydrique et permet l'absorption de l'eau de l'environnement (Kumara et *al.*, 2003 in Messedi et *al.*, 2006)

La proline désigné généralement sous le nom de soluté compatible chez les eubactéries, les algues, et les plantes supérieures. L'accumulation de la proline est due principalement à la synthèse de novo, et deuxièmement à un taux réduit du catabolisme, et finalement aux systèmes de transport spécifiques qui diffusent la proline aux endroits de besoin. Deux voies possibles de la synthèse de proline ont été démontrées chez les plantes. La première utilisant le glutamate et la deuxième emploie l'ornithine comme précurseur. La dégradation de proline chez les plantes a lieu dans des mitochondries et est catalysée par la proline déshydrogénase (ProDH), également appelée proline oxydase. On a démontré que la dégradation de la proline est inhibée sous le stress hydrique et salin. Une diminution dans le niveau de ProDH ARN m et de l'activité de ProDH a pour conséquence l'accumulation de la proline. (Messedi et *al.*, 2006).

La proline et les sucres solubles se sont significativement accumulés dans les feuilles sous l'effet du sel. Ils participeraient aux phénomènes d'ajustement osmotique. Le transport ou/et l'utilisation de l'amidon ont été perturbés causant son accumulation dans les chloroplastes. Le stress salin a provoqué aussi une désorganisation des membranes thylakoïdiennes et une accumulation de globules lipidiques au niveau du stroma. (Ben Khaled et *al.*, 2003)

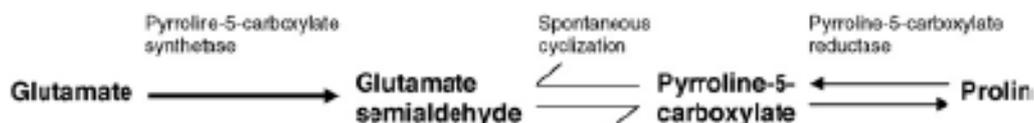


Figure 05: La voie de biosynthèse de la proline chez les végétaux supérieurs. (Ashraf et Foolad, 2007)

III.4. Induction des enzymes antioxydantes

Le stress salin est complexe et implique un déficit hydrique à cause des effets osmotiques sur une large variété d'activités métaboliques (Cheeseman, 1988 in Parida et Das, 2005). Ce déficit hydrique conduit à la formation des espèces réactives d'oxygène (ROS) comme le superoxyde, le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂), le radical hydroxyl (OH) et l'oxygène singulet (O₂) (Eltner, 1987 in Parida et Das, 2005). Les espèces d'oxygènes cytotoxiques activées peuvent perturber sérieusement le métabolisme à travers un dommage oxydatif des lipides, des protéines ou des acides nucléiques (Linn, 1988 in Parida et Das, 2005). Les plantes se défendent contre ces espèces réactives de l'oxygène avec l'induction des activités de certaines enzymes antioxydantes comme la catalase, peroxydase, glutathion réductase et la superoxyde dismutase ce qui élimine les ROS.

III.5. Induction des hormones végétales

La concentration élevée du sel déclenche une augmentation dans les taux des hormones végétales, comme l'ABA et les cytokinines (Vaidyanathan et al., 1999 in Parida et Das, 2005). L'acide abscissique est responsable de l'altération des gènes induits par le stress salin. Les gènes inductibles de l'ABA sont prévus de jouer un rôle important dans le mécanisme de la tolérance au sel chez le riz (Gupta et al., 1998 in Parida et Das, 2005). Pendant le stress salin il y a une augmentation au niveau de la production de l'ABA et l'éthylène chez *Citrus sinensis* (Gomez-Cadenas et al., 1998 in Parida et Das, 2005). Il s'est avéré que l'ABA vient alléger l'effet inhibiteur du NaCl sur la photosynthèse, la croissance et la translocation des assimilats (Popov et al., 1995 in Parida et Das, 2005). L'ABA favorise le passage de la forme C3 à la forme CAM chez *M. crystallinum* pendant le stress salin (Thomas et al., 1992 in Parida et Das, 2005). L'ABA favorise la fermeture des stomates en changeant le flux des ions dans les cellules de gardes sous les conditions de stress salin. On a montré que l'augmentation de l'absorption de Ca²⁺ est liée à l'augmentation de l'ABA dans le cas du stress salin et donc contribue au maintien de l'intégrité membranaire, ce qui permet aux plantes de réguler l'absorption et le transport dans le cas d'excès de la salinité à long terme (Chen et al., 2001). Il a été rapporté que l'ABA réduit la libération de l'éthylène et l'abscission foliaire en condition de stress chez le *Citrus* probablement en diminuant l'accumulation de l'ion toxique Cl⁻ dans les feuilles (Gomez-Cadenas et al., 2002).

III.6. Changement de la voie de la photosynthèse

Le stress salin inhibe la photosynthèse par la réduction du potentiel hydrique. Donc le but principal de la tolérance à la salinité est d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'eau en conditions de la salinité. Pour cette fin, les halophytes facultatives comme *M. crystallinum* changent leur mode de photosynthèse de C3 en CAM (Cushman et al., 1989 in Parida et Das, 2005). Ce changement permet aux plantes de réduire la perte de l'eau par l'ouverture des stomates la nuit, donc réduire la perte de l'eau par la transpiration sous des conditions de salinité prolongée. Il y a aussi changement du mode C3 au mode C4 en réponse à la salinité chez les espèces tolérantes à la salinité comme *Atriplex lentiformis* (Zhu and Meinzer, 1999 in Parida et Das, 2005).

III.7. Mécanisme de tolérance à la salinité

Les adaptations physiologiques ou métaboliques au stress salin au niveau cellulaire sont les réponses principales soumises à des analyses moléculaires et qui ont conduit à l'identification d'un large nombre de gènes induits par le sel (Shinozaki et al., 1998 in Parida et Das, 2005). Des exemples de gènes/ protéines induits par le stress salin sont donnés dans le tableau 03.

Tableau 03: Exemples de gènes/protéines induits par le stress salin. (Parida et Das, 2005)

Plant species	Salt responsive genes/proteins	Characteristic feature(s)	Reference
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Sal 1</i>	Induced by salt stress, overexpression in <i>Arabidopsis</i> or yeast overcomes Na ⁺ and Li ⁺ toxicity, homologous to <i>hal 1</i> of yeast	Quintero et al. (1996)
<i>Brassica napus</i>	<i>Bnd 22</i>	22 kDa protein, level increased by progressive or rapid water stress and salinity	Reviron et al. (1992)
<i>Citrus cinensis</i>	Salt associated 23 to 25 kDa protein	Induced by salt stress, ABA, and water stress	Benhayyim et al. (1993)
<i>Dunaliella salina</i>	<i>P 150</i>	150 kDa protein, induced by salt stress, de novo synthesized protein	Sadaka et al. (1991)
<i>Hordeum vulgare</i>	26 and 27 kDa proteins (salt-induced polypeptides SIP S1-S4)	Salt stress induced S ₁ -S ₄ polypeptides but water deficit did not induce S ₂ polypeptides	Hurkman and Tanaka (1988)
<i>Lycopersicon esculantum</i>	<i>hva 1</i> TAS-12	Induced by ABA, drought, NaCl, cold, and heat treatment Salt and water stress induced lipid transfer protein	Hong et al. (1992) Torres-Schumann et al. (1992)
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	le-16 gene <i>ppc-1</i> and <i>ppc-2</i>	Induced by drought, PEG, salinity, cold, and heat stress Encodes PEP carboxylase, induced by salt and water stress, exogenous ABA is a poor substitute for NaCl to induce it	Plant et al. (1991) Cushman et al. (1989)
	<i>Isogenes</i> <i>hmt 1</i>	Encodes myo-inositol <i>o</i> -methyl transferase 1; induced by NaCl and osmotic stress	Vernon and Bohnert (1992)
	<i>Inps 1</i>	Encodes myo-inositol 1-phosphate synthase; shows significant homology to corresponding genes in plants and yeast	Ishitani et al. (1996)
<i>Nicotiana tabacum</i>	26- and 43-kDa polypeptides	Levels increase in both NaCl, and PEG-induced water stress adapted cells but are not detected in unadapted	Singh et al. (1985)
	58-, 37-, 35.5-, 34-, 26-, 21-, 19.5-, and 18-kDa polypeptides	Increased levels with increased NaCl tolerance	Singh et al. (1985)
	30-kDa polypeptide	Heat shock at 38 °C induces cross tolerance to salt stress	Harrington and Alm (1988)
	Vitronectin and fibronectin-like proteins	Found in membranes and cell wall of NaCl-adapted cells	Zhu et al. (1993)
	Osmotin	26-kDa protein, protein level enhanced in both NaCl- and PEG-induced water stress adapted cells but not in unadapted cells	Singh et al. (1987)
<i>O. sativa</i>	<i>RAB21</i>	Induced when plants are subjected to water stress, <i>rab21</i> mRNA and protein accumulate in rice embryos, leaves, roots, and callus derived suspension cells upon treatment with NaCl and/or ABA	Mundy et al. (1990)
	<i>salT</i>	mRNA accumulates rapidly in shoots and roots of mature seedlings with ABA salts, PEG, NaCl, and KCl; no induction in leaf lamina	Claes et al. (1990)
	<i>em</i>	Induced by ABA and salt stress, salt interacts synergistically with ABA	Bostock and Quatrano (1992)

La tolérance au sel est un ensemble de caractères multigéniques et un nombre de gènes classés en différents groupes fonctionnels sont responsables de l'expression des protéines du stress salin: (1) les gènes pour des enzymes photosynthétiques, (2) les gènes pour la synthèse des solutés solubles, (3) les gènes pour des enzymes de séquestration vacuolaire, et (4) les gènes pour piéger des radicaux.

III.8. L'effet de la salinité sur les halophytes et les glycophytes

L'eau est une source indispensable pour les végétaux. Sa présence est une condition incontournable pour que toute la plante puisse se développer et assurer ses fonctions physiologiques vitales. (Calu, 2006). Cependant, cette ressource n'est pas toujours facile d'accès dans le sol, suivant le milieu naturel. Ainsi les plantes présentes sur des surfaces sèches ou salées vont se retrouver exposées à un stress hydrique important, contre lequel elles devront lutter pour survivre. Dans le cas d'un stress salin, une double problématique se pose à l'organisme végétal: d'un côté la présence du sel, en abaissant le potentiel hydrique du sol, menace l'approvisionnement en eau de la plante. De l'autre, l'absorption du sel dans les tissus menace le bon fonctionnement physiologique des cellules.

Suivant la production de biomasse des végétaux en présence de sel, quatre grandes tendances ont été discernées:

Les halophytes vraies: dont la production de biomasse est stimulée par la présence de sels. Ces plantes présentent des adaptations poussées et sont naturellement favorisées par ces conditions: *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*...

Les halophytes facultatives, montrant une légère augmentation de la biomasse à des teneurs faibles en sels: *Plantago maritima*, *Aster tripolium*... (Calu, 2006)

Les non-halophytes résistantes, supportant de faible concentration de sel: *Hordeum sp*...(Calu, 2006)

Les glycophytes, sensibles à la présence de sel: *Phaseolus vulgaris*, *glycine max*...

La réduction dans le taux de la chlorophylle observé avec l'intensité du stress salin pourrait être attribuée aux conditions dans lesquelles se trouvent les stomates car durant le stress salin, la concentration du CO₂ diminue dans le chloroplaste à cause de la réduction dans la conductance stomatique. (Gama et al., 2007)

Tableau 04: la différence entre les halophytes et les glycophytes vis-à-vis des mécanisme de tolérance à la salinité. (Parida et Das, 2005)

Halophytes	Glycophytes
1. Salinity has a smaller effect upon the extent to which stomata limit photosynthesis.	1 Higher.
2. High water use efficiency.	2 Comparatively less.
3. Low internal CO ₂ concentration.	3 Comparatively less.
4. Low light saturated photosynthetic rate.	4 It is less.
5. Efficient accumulating solutes.	5 Less efficient.
6. Low level of Na ⁺ and Cl ⁻ ions in the cytoplasm and chloroplast.	6 It is higher.

IV. La salinisation

IV.1. Définition:

La salinisation est le processus par lequel les sels solubles s'accumulent dans le sol et elle a été identifiée comme un processus majeur de la dégradation des terres. Les causes techniques les plus importantes à l'origine de la diminution de la production sur de nombreux périmètres irrigués, particulièrement dans les zones arides et semi-arides. Il est estimé, à partir de diverses données disponibles que : Le monde perd au moins 3 ha de terres arables chaque minute à cause de la salinité du sol. (IPTRID, 2006)

IV.2. Salinisation secondaire:

1) C'est un processus d'enrichissement d'un sol en sels solubles causé par l'approvisionnement en eau pour l'irrigation et qui aboutit à la formation d'un sol salin. L'irrigation altère le bilan hydrique du sol en générant un apport d'eau supplémentaire ; cet apport est toujours associé à un apport de sels. En effet, même une eau douce de la meilleure qualité contient des sels dissous et, si la quantité de sels apportée par cette eau peut sembler négligeable, les quantités d'eau apportées au fil du temps entraînent un dépôt cumulé de sels dans les sols qui peut s'avérer considérable. Les échanges de cations entre le sol et l'eau d'irrigation sont le début de la salinisation du sol.

2) L'accumulation de sels solubles à la surface ou en dessous de la surface du sol à des concentrations qui ont des effets négatifs sur la croissance des plantes et/ou sur les sols. Ceci se produit du fait de l'évaporation qui abandonne sur le sol les sels dissous dans l'eau. La salinisation peut aussi être causée par la remontée capillaire des eaux souterraines salines ou résulter d'une irrigation réalisée avec de l'eau saline. (IPTRID, 2006)

IV.3. Causes et effets de la salinisation

Les rares précipitations, l'évaporation élevée, l'irrigation avec de l'eau saline, et les pratiques culturelles sont parmi les facteurs principaux qui contribuent à la salinité croissante. La salinisation secondaire, en particulier, aggrave le problème où une fois que les superficies agricoles productives deviennent impropres à la culture due à la qualité inférieure de l'eau d'irrigation. (Ashraf et Foolad, 2007)

La salinité excessive affecte la rhizosphère et limite la répartition des plantes dans leur habitat naturel. Le fort éclaircissement et les rares pluies dans les régions semi-arides et arides accentuent la salinisation des périmètres irrigués et les rendent impropres aux cultures. (Denden et *al.*, 2005)

L'eau saline occupe 71% de la surface de la terre. Environ la moitié des systèmes d'irrigation existant du monde sont sous l'influence de la salinisation. De tels sols défavorables de faible fertilité sont généralement peu convenables pour la production agricole, entraînant la réduction inacceptable de rendement. En raison du besoin accru de distribution de production alimentaire et d'augmentation des sols affectés par salinité, la recherche sur des réponses des plantes à la salinité a rapidement augmenté en quelques dernières décennies (Madhava Rao et *al.*, 2006). Le phénomène d'invasion marine, qui peut s'étendre sur plusieurs kilomètres à l'intérieur des terres est d'un grand risque pour les régions côtières tributaires des eaux souterraines pour leur approvisionnement en eau. Sous certaines conditions, l'eau salée se propage à l'intérieur des terres et contamine les eaux de la nappe située à proximité de la mer. Par ailleurs, l'invasion des eaux douces par les eaux salées aura pour effet une dégradation des sols et une salinisation par suite des irrigations avec ces eaux.

En Algérie, ce problème s'est peu posé dans le passé mais durant les dernières années, on a décelé des intrusions des eaux marines dans les nappes côtières d'Annaba et d'Oran (phénomène analogue au niveau de la sebkha). L'exploitation intensive et anarchique des nappes par l'agriculture a créé localement des problèmes de pollution et de dégradation du sol. (Morsli, 2007)

Dans le cadre d'une étude effectuée par Mâalem et Rahmoune, (2009), les résultats obtenus montrent que les trois espèces du genre *Atriplex* (*A. halimus*, *A. canescens* et *A. nummularia*) étudiées pourront être très prometteuses en programmes de réhabilitation des zones dégradées pastorales et des sites salés dans les régions arides

IV.4. Rapport entre la salinité du sol et celle de l'eau d'irrigation

L'étude pédologique nous a montré que la plupart des sols irrigués sont affectés par la salinité. Cette dernière est liée à la salinité de l'eau d'irrigation. La salinité développée au niveau du sol va de paire avec celle de l'eau d'irrigation. Plus la conductivité électrolytique de l'eau d'irrigation est forte plus la teneur en Na augmente, provoquant ainsi un enrichissement net en sodium soluble. Lorsque la conductivité croît, le faciès chimique passe du type (Ca, Cl) au type (Na, Cl).

Les résultats ont montré que la salinisation était la conséquence d'une irrigation avec des eaux assez concentrées en sel. Bien que dans certains endroits, les eaux ne soient pas très salées, ce sont pourtant elles qui ont donné naissance aux différentes manifestations de salinisation à cause des caractéristiques spécifiques des sols (sols argileux). (Morsli, 2007)

IV.5. Classification des sols

Basé sur la concentration en sel et le rapport Na : (Ca + Mg), les sols ont été classifiés comme salin, sodique ou salin-sodique. La concentration totale en sels est habituellement mesurée par la conductivité électrique, EC dans les unités de dS m⁻¹, où 1 dS m⁻¹ est approximativement égal à une concentration de 10 mM du sel qui dissocie en deux ions monovalents quand ils sont en solution (par exemple NaCl). Les sols salins sont généralement définis en tant que ces sols ayant une EC de 4 dS m⁻¹ ou plus. Des sols sodiques sont définis en tant que ces sols qui ont un rapport d'adsorption de sodium (SAR) supérieur à 15. Le SAR est calculé comme suit : $SAR = [Na^+]/[Ca^{2+} + Mg^{2+}]^{1/2}$ (Cramer, 2002)

Tableau 05: Caractéristiques des sols salin et alcalin (Maillard, 2001)

Caractéristiques	Sols salins	Sols alcalins
Chimique	Dominé par des sels solubles neutres : chlorure et sulfates de sodium, calcium et magnésium.	Peu de sels solubles neutres mais généralement des quantités appréciables de sels capables d'hydrolyse alcaline telle que les carbonates de sodium (Na_2CO_3).
	pH de l'extrait de sol saturé généralement de moins de 8.2 (8.7 dans d'autres ouvrages).	Le pH de l'extrait de sol saturé de plus de 8.2 (ou 8.7) et atteignant souvent 9 ou 10
	Une électro-conductivité (EC) de l'extrait de sol saturé de plus de 4 dS/m à 25°C est en général la limite acceptée. Cependant le "Soil Science Society of America" établit une limite à 2 dS/m	Le pourcentage de Sodium échangeable (Exchangeable Sodium Pourcentage ou ESP) de 15 est la limite admise au-delà de laquelle le sol est qualifié d'alcalin. La Ec est généralement de moins de 4 dS/m mais peut être plus important au cas où des quantités de Na_2CO_3 seraient présentes.
	Généralement pas de relation bien définie entre le pH de l'extrait de sol saturé et l'ESP ou le coefficient d'absorption du Sodium (Sodium Absorption Ratio ou SAR) de l'extrait de sol saturé.	Bonne relation entre le pH du sol et l'ESP ou CAS de telle sorte que le pH peut être utilisé comme index approximatif du degré d'alcalinité.
	Des quantités appréciables de composés calciques solubles peuvent se trouver (tel que le gypse).	Le gypse est pratiquement toujours absent

Physique	En présence excessive de sels solubles neutres. La fraction argileuse est floculée et le sol est stable.	Un excès en Sodium échangeable couplé à des valeurs de pH élevées rend l'argile dispersée et une instabilité structurale du sol.
	La perméabilité à l'eau et à l'air de ces sols est généralement comparable à ceux des sols « normaux ».	La perméabilité à l'eau et l'air est restreinte. Les propriétés physiques de ces sols s'aggravent avec l'augmentation du pH et du sodium échangeable.
Effet sur la croissance des plantes	La croissance des plantes est affectée par l'action des sels solubles sur la pression osmotique de la solution du sol résultant en une diminution de disponibilité en eau	La croissance des plantes est affectée par l'action de dispersion du sodium échangeable dégradant les propriétés physiques du sol.
	Toxicité des ions tels que les ions Na, Cl, B, etc.	A travers le pH élève du sol causant des déséquilibres nutritionnels incluant notamment une déficience en Calcium A travers la toxicité d'ions tels que les ions Na, CO ₃ , Mo, etc.
Amélioration du sol	L'amélioration des sols salins se fait par le lessivage des sels solubles dans la zone racinaire du sol. L'application d'amendements n'est généralement pas nécessaire.	L'amélioration des sols alcalins se fait essentiellement par remplacement du Sodium sur le complexe échangeable du sol par du Calcium à travers des amendements, le lessivage et le drainage des sels après réaction avec l'amendement et le Sodium échangeable
Distribution géographique	les sols salins dominant dans les régions arides à semi – arides	Les sols alcalins se trouvent principalement dans les régions semi – arides et sub – humides

Tableau 06 : Classe de la salinité des sols (Maillard, 2001)

Classe	Conductivité de l'extrait de sol saturé (dS/m)
Non salins	0 - 2
Légèrement salins	2 - 4
Modérément salins	4 - 8
Fortement salins	8 - 16
Très fortement salins	> 16

Tableau 07: Classification de l'eau selon Maillard, 2001. (Maillard, 2001)

Classe	EC en dS/m	Concentration en sels totale en mg/l	Type d'eau
Non saline	< 0.7	< 500	Eau potable et irrigable
Légèrement saline	0.7 – 2	500 – 1500	Eau d'irrigation
Modérément saline	2 – 10	1500 - 7000	Première eau de drainage et eau souterraine
Très saline	10 – 25	7000 – 15 000	Seconde eau de drainage et eau souterraine
Très fortement saline	25 – 45	15 000 – 35 000	Eau souterraine très salée
Saumure	>45	>45 000	Eau de mer

Chapitre 2: L'espèce *Phaseolus vulgaris* L.

I. Caractéristiques botaniques de l'espèce

Le haricot *Phaseolus vulgaris* L. est une plante annuelle appartenant à l'ordre des Fabales et à la famille des Fabacées dont les feuilles sont trifoliées.

Le système racinaire est constitué d'une racine principale et de nombreuses racines latérales qui se tiennent horizontales sur 10 cm de long. L'état structural du sol influence la profondeur d'enracinement de la plante (de 30 cm en conditions défavorables à 1 m dans d'excellentes conditions) et aussi son alimentation hydrique, déterminante pour la croissance de la plante. Une bonne implantation racinaire permet d'éviter des problèmes de flétrissement de la plante en cas de fortes chaleurs. Sur celles-ci se développent des nodosités formées par des bactéries du genre *Rhizobium*. Ces bactéries fixent l'azote de l'air en puisant l'énergie nécessaire dans les sucres que la plante leur fournit. Cet azote est restitué à la plante sous forme de composés azotés assimilables. (Renard et *al.*, 2007)



(a)



(b)

Photo 01: l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. (a): tiges, feuilles et fleurs de l'haricot; (b): feuilles et gousses. (Anonyme 1)

II. Climat, eau, sol

Le haricot est une plante exigeante sur le plan des températures : il craint les gelées et nécessite des températures supérieures à 10 – 12 °C pour se développer. La période de culture du haricot est donc exclusivement estivale. L'eau joue un rôle important pour l'élaboration du rendement et la qualité de la récolte (apparition d'un fil au niveau de la nervure de la gousse si manque d'eau en fin de cycle). La plante n'a pas d'exigences particulières concernant le type de sol mais est sensible aux pH bas (optimum entre 6.1 et 7.4). Un sol bien aéré favorise le développement des nodosités. (Renard et *al.*, 2007)

Le haricot est sensible à la carence en molybdène, en zinc et en manganèse en sol calcaire. Il est également sensible à l'excès de bore et est très peu tolérant à la salinité.

III. production et importance de l'haricot

En 2006, la production mondiale de l'haricot, selon les statistiques publiées par la FAO, s'est élevée à 28,6 millions de tonnes, dont 19,6 de haricots secs (68 %), 6,4 de haricots frais (22 %) et 2,6 de haricots verts (9 %). En 2002, ces chiffres étaient respectivement de 25,7, 18,3, 5,7 et 1,7 millions de tonnes. Entre 1961 et 2006, la production totale de haricots a doublé passant de 14,4 à 28,6 millions de tonnes, progressant assez régulièrement au taux de 1,5 % par an. (Anonyme 2)

Le haricot *Phaseolus vulgaris* est une source de protéines diététiques dans beaucoup de pays en développement (Durante et Gius, 1997 in Bayuelo-Jiménez et *al.*, 2002). Quant au secteur de culture, l'haricot représente la troisième plus importante récolte des légumineuses dans le monde. (Aydin et *al.*, 1997)

IV. Sensibilité de l'haricot

La salinité réduit la croissance des plantes de *Phaseolus vulgaris* de 25 %. La concentration de sel de 100 mM affecte négativement l'activité nitrogénase, ainsi que l'activité de la glutamine synthétase et la glutamate synthase. D'autre part, la réduction en N total des plantes n'est pas significative. L'inhibition des enzymes du catabolisme des purines implique la diminution du contenu nodulaire des uréides et l'augmentation des acides aminés. (Khadri et *al.*, 2001)

Environ 20 à 30% des régions productives de haricot dans le Moyen-Orient sont affectés par salinité de sol (Bayuelo-Jiménes et *al.*, 2002b in Gama et *al.*, 2007). Sous de telles situations, on s'attend à un faible rendement car l'haricot commun est extrêmement sensible à la salinité et enregistre des pertes de rendement dans des sols de moins de 2 dSm-1 de salinité (Läuchli, 1984 in Gama et *al.*, 2007)

Cependant, l'haricot et d'autres légumineuses sont considérés comme des cultures appropriées pour le perfectionnement de la bioproduktivité et la récupération des terres marginales, parce qu'elles ne sont pas seulement source de fourrage, les fruits et les graines riches en protéines, mais également connu pour l'enrichissement du sol en azote par l'association symbiotique avec rhizobium (Alexandre, 1984 in Gama et *al.*, 2007). Donc, ils contribuent beaucoup à l'amélioration de la fertilité du sol dans les zones tropicales et subtropicales où la plupart des sols sont déjà salins (Bayuelo-Jiménes et *al.*, 2002a in Gama et *al.*, 2007)

La salinité a exercé des effets nuisibles non seulement sur la biomasse, mais également sur d'autres paramètres morphologiques tels que l'hauteur de la plante, le nombre de feuilles, la longueur des racines (Gama et *al.*, 2007)

Chez l'haricot, les quatre phospholipides majeurs, appelés : phosphatidylcholine (PC), phosphatidylethanolamine (PE), phosphatidylsérine (PS) et phosphatidylglycérol (PG), ont été analysés. Le contenu de ses phospholipides diminue ou ne change pas comme conséquence sous l'effets du stress salin mais le taux des PC et PE dépend de la concentration du calcium présent dans le milieu (Cachorro et *al.*, 1993)

Dans une étude effectuée sur plusieurs espèces sur le genre *Phaseolus*, la salinité a un effet significatif sur la concentration des tissus en Na⁺, K⁺, Ca²⁺ et Cl⁻ et sur leur vitesse d'absorption, en plus de l'effet toxique des concentrations élevée en Na⁺ et Cl⁻ dans le tissus végétaux, les changements qui se passent dans les conditions de salinité de l'absorption de nutriments semblent contribuer dans la réduction de la croissance. (Bayuelo-Jiménes et *al.*, 2003)

L'addition de 1µM de ABA à la solution nutritive avant l'exposition au stress salin réduit l'effet négatif du sel. Il se pourrait que l'application de ABA améliore la réponse de *Phaseolus vulgaris* sous les conditions du stress salin comme le processus de la fixation de l'azote et les enzymes de l'assimilation de l'ammonium et le catabolisme de la purine (Khadri et *al.*, 2006).

Des travaux menés sur la tomate et le haricot sur l'addition d'éléments nutritifs (le fer et des oligoéléments) aux eaux naturelles salines permet de diminuer l'effet de la salinité en favorisant l'absorption hydrique des espèces étudiées. (Snoussi et *al.*, 2004).

On a montré que sur des feuilles de *Phaseolus vulgaris* L. que la salinité (100 mM NaCl) du milieu réduit la capacité photosynthétique indépendamment de la fermeture des stomates. En effet, il apparaît que la salinité entraîne une réduction du pool de ribulose-1,5-biophosphate (RuBP) en influençant sa capacité de régénération. La salinité induit également une diminution de l'activité RuBP carboxylase, lorsque le RuBP est limitant, par un mécanisme inconnu, ne faisant intervenir ni l'inactivation de l'enzyme ni la synthèse d'un inhibiteur. (Seemann et Sharkey, 1986)

L'haricot est une plante sensible, mais pour cette espèce comme pour beaucoup d'autre, l'approvisionnement en calcium additionnel est crucial pour la tolérance à la salinité. (Lahaye and Epstein, 1971 in Munns et *al.*, 2002). La salinité abaisse le potentiel hydrique des racines, et ceci cause rapidement des réductions de taux de croissance, avec une suite des changements métaboliques identiques à ceux provoqués par le stress hydrique (Munns et *al.*, 2002)

Chapitre 3: Molybdène et Nutrition minérale

Introduction

Des bactéries jusqu'aux mammifères, le molybdène est crucial pour leur survie. Les enzymes qui utilisent de la chimie redox distinctive de ce métal sont impliquées dans plusieurs réactions métaboliques dans les cycles de carbone, l'azote et le soufre. Et pour qu'il soit disponible pour ces réactions, les anions molybdate qui sont solubles dans l'eau doivent être liés et transportés depuis l'environnement jusqu'à la cellule et manipulés pour que leurs propriétés chimiques soient exploitées dans le bon contexte. (Hunter, 2004)

I. L'importance des oligoéléments dans la nutrition minérale

Bien que les éléments mineurs ou oligo-éléments soient utilisés en faible quantité par les plantes, ils ne sont pas moins indispensables que les macroéléments.

En effet, ils sont nécessaires à un métabolisme normal pour assurer une bonne croissance. Plus précisément, les éléments mineurs contribuent à différentes fonctions physiologiques des plantes à des concentrations faibles (Parent et Rivest, 2003 in Esteves, 2006).

En matière de fertilisation, on distingue trois types d'éléments nutritifs. (Tab.08)

Tableau 08. Les types d'éléments nutritifs pour les végétaux. (Esteves, 2006)

Eléments majeurs	Eléments secondaires	Eléments mineurs	Indésirables
N (Azote) P (Phosphore) K (Potassium)	Ca (Calcium) Mg (Magnésium) S (Soufre)	Zn (Zinc) Cu (Cuivre) Mn (Manganèse) Fe (Fer) B (Bore) Mo (Molybdène)	As (Arsenic) Cd (Cadmium) Hg (Mercure)

II. Le molybdène dans le sol

Les concentrations du Mo dans l'environnement sont généralement faibles. Les teneurs dans le sol sont d'environ 0.2 mg. kg^{-1} sec, dans l'eau entre 0.01 et 0.001 mg.l^{-1} selon qu'il s'agit d'eau de mer ou de rivière (Coughtrey et Thome, 1983 in Calmon et Métivier, 2003)

Le molybdène peut se trouver dans le sol:

- comme faisant partie de la structure de certains minéraux ; ces derniers comprennent MoS_2 dans les sols à conditions réductrices, le molybdate Ca et des oxydes de molybdène hydraté. Le molybdène peut aussi être associé aux oxyde de Fe sous des formes adsorbées ou semi cristalline (Taylor et Giles, 1970 in Loué, 1993).
- soit sous forme d'anion échangeable absorbé par les colloïdes du sol. Selon Hodgson (1963), le molybdène est surtout présent sous la forme MoO_4^{2-} adsorbée.
- Lié à la matière organique.

La teneur normale en Mo total de la plupart des sols se situe entre 0.5 et 5 ppm , voisine de la représentation (approximative) de Mo (1.5 ppm) dans la lithosphère.

En fait, Mo total varie beaucoup en fonction de la roche mère.

Comme pour les autres éléments, la teneur en Mo total des sols ne rend pas bien compte de la disponibilité de l'élément pour les plantes (Little et Kerridge ,1978 in Loué, 1993). Cependant, dans les sols très pauvres en Mo total, cette valeur peut être un indicateur valable de Mo disponible. Les valeurs de Mo assimilable ne sont, en effet, pas étroitement liées à celles de Mo total. Le molybdène de la solution du sol peut représenter des fractions très variables du molybdène total. Ainsi des pourcentages très différents de 60% sur certains sols de Californie et de seulement 1% sur es sols déficients de Floride sont cités (Mengel et Kirkby, 1982 in Loué, 1993). La teneur en Mo de la solution du sol est très variable. Des teneurs très faibles, de l'ordre de 2×10^{-8} à 8×10^{-8} ont été rapportées (Lavy et Barber-1964 in Loué, 1993). Le molybdène assimilable est en moyenne de 0.2 ppm (Cheng et Oullette, 1973 in Loué, 1993). Le molybdène se trouve dans le sol surtout sous forme d'oxyde de MoO_4^{2-} .

Le pH du sol est le facteur principal qui détermine l'assimilabilité du molybdène par les plantes. Les relations de solubilité de Mo en fonction du pH, décrites par Lindsay (1972, in Loué, 1993) expliquent cette influence du pH.

La solubilité du MoO_4^{2-} est estimée à partir de la réaction :

$\text{MoO}_4^{2-} + \text{sol} \rightleftharpoons \text{Mo sol} + 2\text{OH}^-$, en utilisant une concentration totale Mo de $10^{-7.5}$ M à pH 6.5, d'après les études de Lavy et Barber (1964). La teneur en MoO_4^{2-} est multipliée par 100 pour une élévation d'une unité pH. Il apparaît évident que le chaulage des sols acide augmente la solubilité de Mo. (Loué, 1993)

Selon Follett et Barber (1967), les molybdates Fe contrôleraient la solubilité de Mo. La diminution d'assimilabilité de Mo du fait de l'adsorption est nettement moins prononcée dans les sols modérément acides à faible teneur en oxydes Fe que dans les sols lessivés très riches en oxydes. (Loué, 1993)

III. La géochimie du molybdène

La teneur moyenne des roches ignées est de 1 à 2 ppm Mo, avec un léger enrichissement dans les granites. Des minéraux classiques des roches ignées, la biotite présente la teneur en Mo la plus élevée mais, quantitativement, ce sont les feldspaths qui comportent le plus de Mo. (Loué, 1993).

Le molybdène est un métal rare (0.001% de l'écorce terrestre). Ses principaux minerais sont la molybdénite (MoS_2), la wulfénite (PbMoO_4), la molybdite ($\text{MoO}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$), la powellite $\text{Ca}(\text{MoW})\text{O}_4$. Actuellement, seule la molybdénite est exploitée. (Calmon et Métivier, 2003)

IV. La disponibilité du molybdène dans les sols agricoles

Le molybdène est présent dans la lithosphère à des niveaux moyens jusqu'à 2.3 mg/kg, mais peut augmenter en concentration (300mg/kg) dans les schistes qui contiennent de la matière organique (Reddy et al., 1997 in Kaiser et al., 2005). Dans les sols agricoles, le molybdène est présent sous différents complexes selon la spéciation chimique de la zone du sol. Les formes minérales du molybdène dans les roches comme molybdénite (MoS_2), wulfénite (PbMoO_4) et ferrimolybdénite [$\text{Fe}(\text{MoO}_4)$]. (Reddy et al., 1997 in Kaiser et al., 2005). Dans un sol où le Mo est modérément disponible (0.122 ppm), le Mo s'accumule plusieurs fois plus dans les parties végétatives que dans la graine. L'application de 50 ppm de sulfure réduit le taux du Mo dans la plante au tiers par rapport à son taux en absence de sulfure. (Pasricha et Randhawa, 1972)

La concentration approximative du molybdène total est de 0.2-5 mg/kg dans les sols agricoles (Balík et *al.*, 2006)

Quand le Mo a été apporté dans le sol à des niveaux faibles de Fe, la biomasse végétale diminue. L'apport du Mo à des niveaux élevés de Fe augmente la biomasse. (Olsen et Watanbe, 1979).

La libération du molybdène des formes minérales solides se fait par un processus qui s'appelle " weathering " il implique des réactions de solution et d'oxydation continues (Gupta, 1997a in Kaiser et *al.*, 2005). Le molybdène dissous disponible pour les plantes se trouve généralement sous la forme d'anion soluble MoO_4^- (Lindsay, 1979 in Kaiser et *al.*, 2005). Au dessus d'un $\text{pH} = 4.23$ le MoO_4^- est un anion commun suivi dans un ordre décroissant par $\text{MoO}_4^- > \text{HMO}_4^- > \text{H}_2\text{MO}_4^0 > \text{MoO}_2(\text{OH})^+ > \text{MoO}_2^{+2}$ (Lindsay, 1979 in Kaiser et *al.*, 2005).

Une fois dans la solution, l'anion du molybdate MoO_4^- est sujet aux réactions normales d'adsorption / désorption d'anion qui dépendent de la chimie spécifique de la solution du sol. MoO_4^- peut adsorber sur des oxydes métalliques chargé positivement (Fe, Al, Mn), des minéraux d'argile, des composés organiques dissous et les carbonates.

A chaque fois qu'il y a augmentation d'une unité de $\text{pH} = 3$, la solubilité du MoO_4^- augmente approximativement 100 fois principalement par l'adsorption diminuée des oxydes métalliques (Lindsay, 1979 in Kaiser et *al.*, 2005). Par conséquence, l'application de la chaux aux sols agricoles a été un outil important pour ajuster le pH du sol et augmenter le taux de molybdate soluble. Le MoO_4^- soluble peut aussi former des complexes ioniques avec des ions divers de la solution comme: Na, K, Ca, et Mg et peut aussi former des complexes avec la matière organique, particulièrement les acides humiques et fulviques (Jenne, 1997 in Kaiser et *al.*, 2005). La formation de ces complexes peut diminuer la quantité de MoO_4^- liés par des oxydes métallique, en augmentant la quantité de MoO_4^- disponible dans la solution (Reddy et *al.*, 1997 in Kaiser et *al.*, 2005) .

L'humidité du sol influence aussi la disponibilité du MoO_4^- comme les sols humides mal drainés (ex: les marais de tourbe, des sols riches organiques marécageux) ont tendance à accumuler MoO_4^- à des niveaux élevés (Kubota et *al.*, 1963 in Kaiser et *al.*, 2005).

V. Le molybdène en tant qu'élément essentiel dans la nutrition végétale

Les végétaux ont besoin de tous les éléments nutritifs essentiels dans des proportions équilibrées. Le manque continu d'un ou de plusieurs éléments nutritifs peut causer un désordre nutritionnel ou même la mort du végétal. Les espèces végétales diffèrent de point de vue besoin en molybdène ou en cuivre (Gupta & Lipsett, 1981 in Kaiser *et al.*, 2005). Selon Gupta (1997) le besoin de pois en Mo est moyen, tant dis qu'en Cu est faible (Ayala *et al.*, 1992 in Kaiser *et al.*, 2005).

Le molybdène est un élément trace qui se trouve dans le sol et est nécessaire pour la croissance de la plupart des organismes biologiques végétaux et animaux. Le Mo est un élément de transition qui peut exister sous différents états d'oxydation à partir de 0 jusqu'à 6 dont le sixième est l'état le plus souvent trouvé dans la plupart des sols agricoles. Le molybdène lui-même semble être catalytiquement inactif dans les systèmes biologiques jusqu'à ce qui soit lié dans un complexe à un composé de ptérine unique appelé Mo cofacteur Moco. Il a été rapporté la présence du Moco dans des graines de pois (Svetsov *et al.*, 1992 in Hristoskova *et al.*, 2006).

Le molybdène est un oligoélément nécessaire pour la nitrate réductase parce qu'il entre dans le Mo cofacteur relié à l'enzyme en formant du domaine du Moco dans la structure de l'enzyme nitrate réductase (Mendel, 1997). La diminution du taux de l'activité de la nitrate réductase chez les plantes déficientes en Mo a été observé par plusieurs auteurs (Hille, 1996; Gupta, 1997; Mendel, 1997; Yaneva *et al.* 2000 in Hristoskova *et al.*, 2006). Les changements dans l'activité de la glutamine synthétase dans les feuilles de pois qui résultent des concentrations réduites de Mo suivent la même tendance que la nitrate réductase. Ainsi il a été rapporté (Oaks, 1994 in Hristoskova *et al.*, 2006) qu'une dépendance directe existe entre l'activité de la nitrate réductase (NR) et de la glutamine synthétase (GS), donc un taux réduit de l'activité de la NR va conduire à une diminution de la vitesse de l'activité de la GS chez les végétaux supérieurs.

La déficience en Mo conduit à une diminution de la chlorophylle des feuilles de l'épinard. Gupta (1997) a rapporté à propos de la chlorose des plantes qui est due à l'incapacité des plantes à former la chlorophylle à cause de la déficience en Mo. (Hristoskova *et al.*, 2006) Quand les plantes croissent avec une déficience en Mo, un nombre de phénotypes variés se développent et qui empêchent la croissance des végétaux. La plupart de ces phénotypes sont liés à la réduction de l'activité des molybdoenzymes.

Les enzymes qui entrent dans l'assimilation de l'azote comme la nitrate réductase impliquée dans la réduction du N-nitrate en N-ammoniacal (Hochmuth et *al.*, 1991), et l'enzyme de fixation de l'azote : la nitrogénase qui se trouve dans les bactéroïdes des nodules des légumes. D'autres molybdoenzymes ont été identifiés chez les végétaux comme : la xanthine déshydrogénase/oxydase qui entre dans le catabolisme de la purine et de la biosynthèse de l'uréide chez les légumes, l'aldéhyde oxydase entre dans la biosynthèse de l'ABA et la sulfite oxydase qui transforme le sulfite en sulfate. (Kaiser et *al.*, 2005)

L'exigence de molybdène pour la croissance des plantes a été d'abord démontrée par Arnon et Stout (1939) en utilisant la tomate en culture hydroponique (Kaiser et *al.*, 2005). Les plantes cultivées dans la solution nutritive sans le molybdène ont développés des phénotypes caractéristiques comme des taches de lésions sur les feuilles et la morphologie altérée de la feuille où les lamelles sont devenues involuées, un phénotype généralement connu sous le nom de 'whiptail'. Le seul oligoélément qui pourrait éliminer ces phénotypes s'est avéré être le molybdène. Le premier cas annoncé de déficience en molybdène dans un contexte agricole s'est produit dans des herbes de pâturage mélangées du mont Lofty ranges au sud de l'Australie (Anderson, 1942 in Kaiser et *al.*, 2005). Les pastoralistes locaux ont rapporté des échecs significatifs des pâturages bien irrigués contenant le trèfle souterrain (*Trifolium subterraneum*), le ray gras anglais et *Phalaris tuberosa*.

Ces pâturages avaient été semés sur des sols de terreau sablonneux (roche riche en fer), qui avaient un taux réduit d'azote, légèrement acides (le pH 5.5-6), riches en oxydes de fer et avaient reçu des traitements de superphosphate en quantités significatives dans les années précédentes (Anderson, 1946 in Kaiser et *al.*, 2005). On a noté alors que le trèfle pourrait se développer dans ces sols après chaulage ou quand la cendre de bois était présente (Anderson, 1942). Plus tard on a identifié que le molybdène était l'oligoélément le plus abondant qui se trouve dans les extractions solubles et insolubles de la cendre de bois. Bientôt ensuite, Davies (1945) et Mitchell (1945) ont démontré que le phénotype "whiptail" dans le chou-fleur pourrait être surmonté avec l'addition de molybdène au sol. Walker (1948) a observé que la tomate cultivée dans des sols de serpentines déficients en molybdène pourrait être rapidement sauvée (le retour de couleur verte, la perte de chinage) avec l'application du molybdate de sodium directement au sol, ou par infiltration foliaire. (Kaiser et *al.*, 2005)

En revanche, la toxicité du molybdène chez les plantes dans la plupart des conditions agricoles est rare. Chez la tomate et le chou-fleur, les plantes cultivées sur des concentrations élevées de molybdène auront des feuilles qui accumulent des anthocyanines et deviennent pourpres, tandis que chez les légumineuses, il a été démontré que les feuilles deviennent jaunes (Bergmann, 1992 ; Gupta, 1997b in Kaiser et *al.*, 2005). Le plus grand souci avec les niveaux élevés de molybdène chez les plantes c'est les récoltes utilisées pour la production de pâturage ou d'ensilage. Les ruminants, qui consomment les tissus végétaux contenant un taux élevé en molybdène, peuvent souffrir d'une molybdénose, un désordre qui induit les insuffisances en cuivre (Scott, 1972 Kaiser et *al.*, 2005). Heureusement ce désordre peut être contrôlé en maintenant directement des rapports proportionnés de Mo/Cu dans le régime du rumen ou en changeant la disponibilité du molybdène aux plantes par des changements de disponibilité dans le sol (ajustement de pH). (Kaiser et *al.*, 2005)

Selon les recherches effectuées par Simmons (1989) la biosynthèse de l'ABA, à un certain stade de développement du végétal, dépend de l'un des molybdoenzymes qui pourrait être l'aldéhyde oxydase. (Walker-Simmons et *al.*, 1989)

L'acide abscissique (ABA), l'auxine, et le nitrate sont des molécules importantes dans le signal cellulaire en réponse aux changements environnementaux. L'une des molécules nécessaire à la synthèse et le métabolisme de ces composés est le Moco (molybdène cofacteur). La voie de la biosynthèse du Moco régule le métabolisme de l'auxine, l'ABA et le nitrate pour influencer les réponse du végétal à l'environnement (Porch et *al.*, 2006)

Les travaux d'une équipe chinoise (Yu et *al.*, 2006) ont montré que pendant la biosynthèse de la chlorophylle, la transformation de ALA (acide δ -aminolévulinique) à Uro III (uroporphyrinogène III) a été bloqué sous la déficience en molybdène, ce qui résulte en une inhibition de la biosynthèse de la chlorophylle et ce qui conduit à la diminution de la chlorophylle chez le cultivar de blé d'hiver.

La voie de biosynthèse de la chlorophylle est: Glu (glutamate) \rightarrow ALA (acide δ -aminolévulinique) \rightarrow BPG (porphobilinogène) \rightarrow Uro III (uroporphyrinogène III) \rightarrow Proto IX (protoporphyrine IX) \rightarrow Mg-Proto IX (Mg-protoporphyrine IX) \rightarrow Pchl (protochlorophylle) \rightarrow Chl a (chlorophylle a) \rightarrow Chl b (chlorophylle b). (Porra 1997 in Yu et *al.*, 2006).

La biosynthèse de la chlorophylle pourrait être bloquée à n'importe quelle étape. Les intermédiaires de la biosynthèse de la chlorophylle ont été étudiés pour voir à quel niveau sont affectés par la déficience en molybdène. (Yu et *al.*, 2006). Les résultats montrent que la déficience en molybdène n'affecte pas les étapes de biosynthèse au niveau la membrane thylakoïdale mais les affecte au niveau de la matrice chloroplastique. Le blocage de la transformation de ALA vers Uro III conduit à une diminution de la biosynthèse de la chlorophylle sous des conditions de déficience en molybdène et basses températures, ce qui en retour résulte en jaunissement des plantules et une diminution dans le rendement chez le blé d'hiver. L'application du molybdène a été recommandée pour promouvoir la biosynthèse de la chlorophylle et augmente le rendement chez le blé d'hiver dans les sols avec une déficience en molybdène. (Yu et *al.*, 2006).

Le Mo peu contribué considérablement à la tolérance au stress hydrique chez le blé inoculé avec *Azospirillum*. (Abd El Samad et *al.*, 2005)

VI. Absorption et Transport du molybdène à l'intérieur des plantes

Le Mo est un élément essentiel pour les végétaux supérieurs et est impliqué dans la composition des molybdoenzymes comme la nitrate réductase, l'aldéhyde oxydase, la xanthine déshydrogénase et la sulfite oxydase. La privation du Mo du substrat est létale pour les végétaux supérieurs. Par exemple, la déficience en Mo se manifeste par des symptômes de chlorose, une nécrose et un rendement réduit en graines chez le blé d'hiver cultivé sur un sol déficient en Mo. (Kaiser et *al.*, 2005)

Les mécanismes contrôlant le transport du molybdène chez les végétaux et chez les organismes supérieurs demeurent inconnus. A ce jour, les systèmes de transport du Mo ont été identifiés et caractérisés seulement chez les Procaryotes (bactéries) et quelques Eucaryotes inférieurs (Mendel and Hoesch, 2002). Chez les bactéries, le système de transport du Mo consiste à de multiples systèmes de transport qui assurent un transfert effectif du Mo à la cellule. D'après des études sur *E coli*, il existe trois systèmes (fig. 06), un système de transport primaire haute affinité ABC-type (Mod ABC) (Maupin_Furlow et *al.*, 1995 in Kaiser et *al.*, 2005) et deux systèmes secondaires qui incluent un sulfate transporteur ABC-type et un anion transporteur non spécifique. (Maupin_Furlow et *al.*, 1995; Self et *al.*, 2001 in Kaiser et *al.*, 2005)

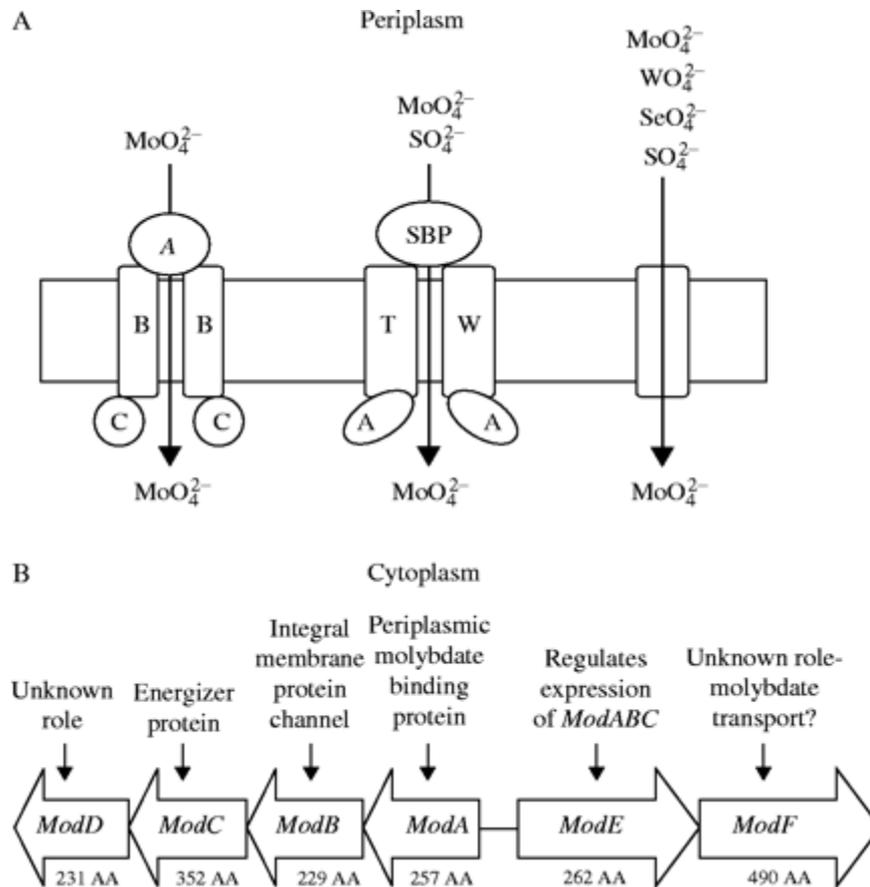


Figure 06: Système de transport chez *E. coli*. (Kaiser et al., 2005)

((A) le transport du molybdate chez *E. coli* implique trois systèmes. (B) Diagramme du *mod* opéron présent in *E. coli*.)

Cependant, il y a des similarités dans les réponses physiologiques au molybdène entre les systèmes procaryotiques et eucaryotiques, notamment l'interaction proche avec le transport du Sulfate. Le Sulfate est un anion de même taille que le molybdate, et l'évidence conclut par les études faites sur les procaryotes suggère que les systèmes de transport et les canaux des anions séléniates sont capables du transport de molybdate (Self et al., 2001 in Kaiser et al., 2005). Stout et Meagher (1948) ont démontré pour la première fois que chez la tomate, l'absorption du molybdate (⁹⁹Mo) dans une solution tampon simple sel unique a été sensiblement augmentée en présence de phosphate et inhibé par le sulfate.

(Kaiser et *al.*, 2005). Et dans une même solution nutritive où le phosphate et le sulfate étaient présents, le sulfate demeure être un concurrent efficace à l'absorption du molybdate (Stout et *al.*, 1952 in Kaiser et *al.*, 2005). En revanche, l'absorption du molybdate dans la tomate a augmenté quand du phosphore était éliminé de la solution nutritive ce qui peut être rapidement inversé avec un réapprovisionnement en phosphore (Hauwinkel et *al.*, 1992 in Kaiser et *al.*, 2005). De cette étude il paraît que le molybdate est lié et transporté à la membrane plasmique en utilisant un système de transport de phosphore. Depuis l'observation initiale de Stout et Meagher (1948), le sulfate s'est avéré être un régulateur efficace de l'absorption du molybdène chez beaucoup de plantes et sous plusieurs conditions de croissance (Kaiser et *al.*, 2005)

La même taille des deux anions et la concentration relative dans la solution du sol contribuent très probablement à la compétition observée avec le sulfate. Par contre l'effet du sulfate sur l'absorption du molybdate n'est pas seulement dû à l'interface sol/racine. Les plantes du soja ont montré une diminution du niveau de molybdène dans les parties aériennes des plantes quand l'approvisionnement en sulfate augmente (Sing et Kumar, 1979 in Kaiser et *al.*, 2005) même si le molybdène a été appliqué par voie foliaire (Kannan et Ramani, 1978 in Kaiser et *al.*, 2005)

L'influence des autres ions sur l'absorption du molybdate est mal comprise. Dans les racines excisées de riz, l'absorption du molybdène a été augmentée en présence de 0.1 mM de FeSO₄ mais pas en présence de FeEDDHA (Patel et *al.*, 1988 in Kaiser et *al.*, 2005). Le molybdate est fortement mobile une fois dans la plante où l'absorption foliaire et la translocation se fait rapidement. Williams (2004) a montré que le molybdate appliqué par voie foliaire était rapidement distribué dans toute la plante y compris la translocation vers la tige et les racines en 24h. (Kaiser et *al.*, 2005)

Broadrick et Giller (1991), a montré une bonne réponse de croissance des plantes à partir d'une application foliaire de molybdène dans le champ. La mobilité du molybdène dans les tissus végétaux semble être génétiquement contrôlée. (Kaiser et *al.*, 2005)

Normalement la mobilité dans le phloème diffère entre les nutriments et peut être divisée en trois catégories: la mobilité élevée dans le phloème pour N, P, K, S, Mg, Cl, la mobilité variable dans le phloème pour Zn, Cu, Mo, Co et la mobilité difficile dans le phloème pour Mn, Ca (Hu; 1993 in Yu et *al.*, 2002). La mobilité du Mo dans le phloème varie de relativement immobile à mobile de façon variable et dépend du génotype, l'état du Mo dans la plante, et le stade de développement. Il existe des sites de fixation du Mo dans le phloème (Yu et *al.*, 2002)

La mobilité de MoO_4^{2-} absorbé par les racines et les feuilles a été comparée avec celle de l'élément librement mobile Rb^+ . Malgré que l'absorption de MoO_4^{2-} par les racines de l'haricot était presque aussi élevée que celle de Rb^+ , son transport vers la partie aérienne était considérablement moindre. Quand on alimente les premières feuilles par le MoO_4^{2-} , sa majorité a été transportée vers la tige et les racines ce qui montre que le MoO_4^{2-} était mobile. On suppose que l'absorption du molybdate par les racines excisées du riz est un processus actif puisque il était hautement inhibé par les inhibiteurs métabolique. La présence de Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} , Cl, ou SO_4^{2-} dans le milieu d'absorption réduit l'absorption du MoO_4^{2-} qu'elle a été augmenté remarquablement par la présence of Fe^{2+} . (Kannan et Ramani, 1978)

Dans le sol la présence d'un élément peut influencer l'absorption d'un autre élément par la plante, les interactions sont de types synergiques ou antagoniques. (Rahmoune et *al.*, 1988) Une réaction d'antagonisme entre le Cd et le Zn est un phénomène important, généralement les cations bivalents et trivalents semblent concurrencer pour les mêmes sites d'absorption. (Rahmoune et *al.*, 2000)

VII. Biologie du molybdène cofacteur (Moco)

Plus de 50 enzymes sont connues pour contenir le Mo la plupart d'eux appartiennent aux bactéries, alors que chez les plantes seulement quatre sont trouvées; nitrate réductase – nitrogénase – la xanthine déshydrogénase – aldéhyde oxydase. (Mendel, 2007)

VII.1. La structure chimique du Moco

La structure chimique du cofacteur indiquée ici est celle du molybdoptérine-guanine dinucléotide ou MGD, présent dans *Rhodobacter sphaeroides* IL106. On reconnaît facilement la position du molybdate Mo (VI), lié à deux atomes de soufre (thiolène), et à droite la structure d'un nucléotide à guanine. Chez certaines espèces la guanine est remplacée par d'autres bases. Les cofacteurs portant du molybdène forment une famille de produits. La moitié gauche de la formule montrée ici comporte un cycle pyrane, qui est fermé par un atome d'oxygène. Le cycle peut être ouvert (avec apparition d'un OH) par un mécanisme d'oxydoréduction réversible qui ferait partie du fonctionnement du cofacteur. (Pelmont, 2005)

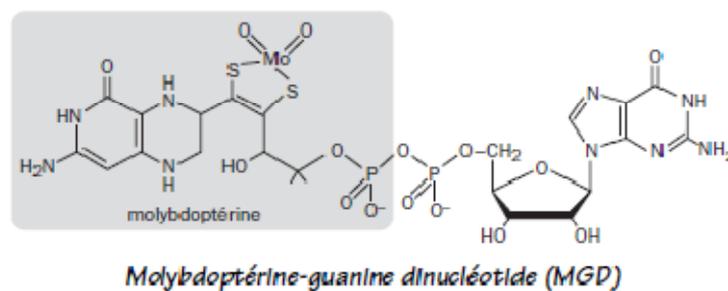


Figure 07: structure de la molybdoptérine-guanine dinucléotide (MGD) (Pelmont, 2005)

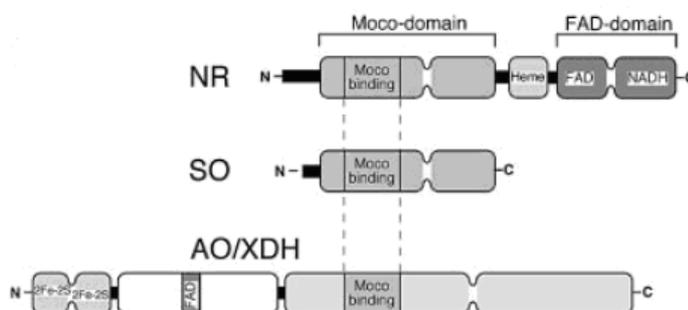


Figure 08: la structure du Moco. (Mendel et Hansch, 2002)

L'ensemble du MGD est donc une structure formée par deux nucléotides soudés par leurs phosphates comme dans la structure du NAD ou du FAD. Les précurseurs sont deux unités indépendantes de GMP (guanosine-monophosphate). L'un de ces nucléotides est transformé en molybdoptérine sous l'action d'une synthase, qui introduit les atomes de soufre et autorise ainsi la mise en place du molybdate. L'opération est suivie de la soudure des deux nucléotides. Le molybdate est la principale source de Mo dans les eaux et le sol, où son abondance est modeste, soit 0,04 à 0,2 ppm, bien moindre que celle du fer ou du manganèse. (Pelmont, 2005)

VII.2 Biosynthèse du Moco

Le molybdène cofacteur est une partie des sites actifs de toutes les molybdoenzymes, sauf la nitrogénase. Le molybdène cofacteur consiste en une molybdoptérine, une pyranoptérine phosphorylée avec un ene-dithiolate qui contient du molybdène. Le molybdène cofacteur Moco en tant qu'un centre catalytique joue un rôle important dans les cycles du carbone, soufre et l'azote. (Mendel, 2007)

Le molybdène cofacteur est synthétisé par une voie de biosynthèse hautement conservatrice. Chez les plantes, la protéine multi-domaines CnxI catalyse l'insertion du molybdène dans la molybdoptérine. ((Kuper et *al.*, 2004)

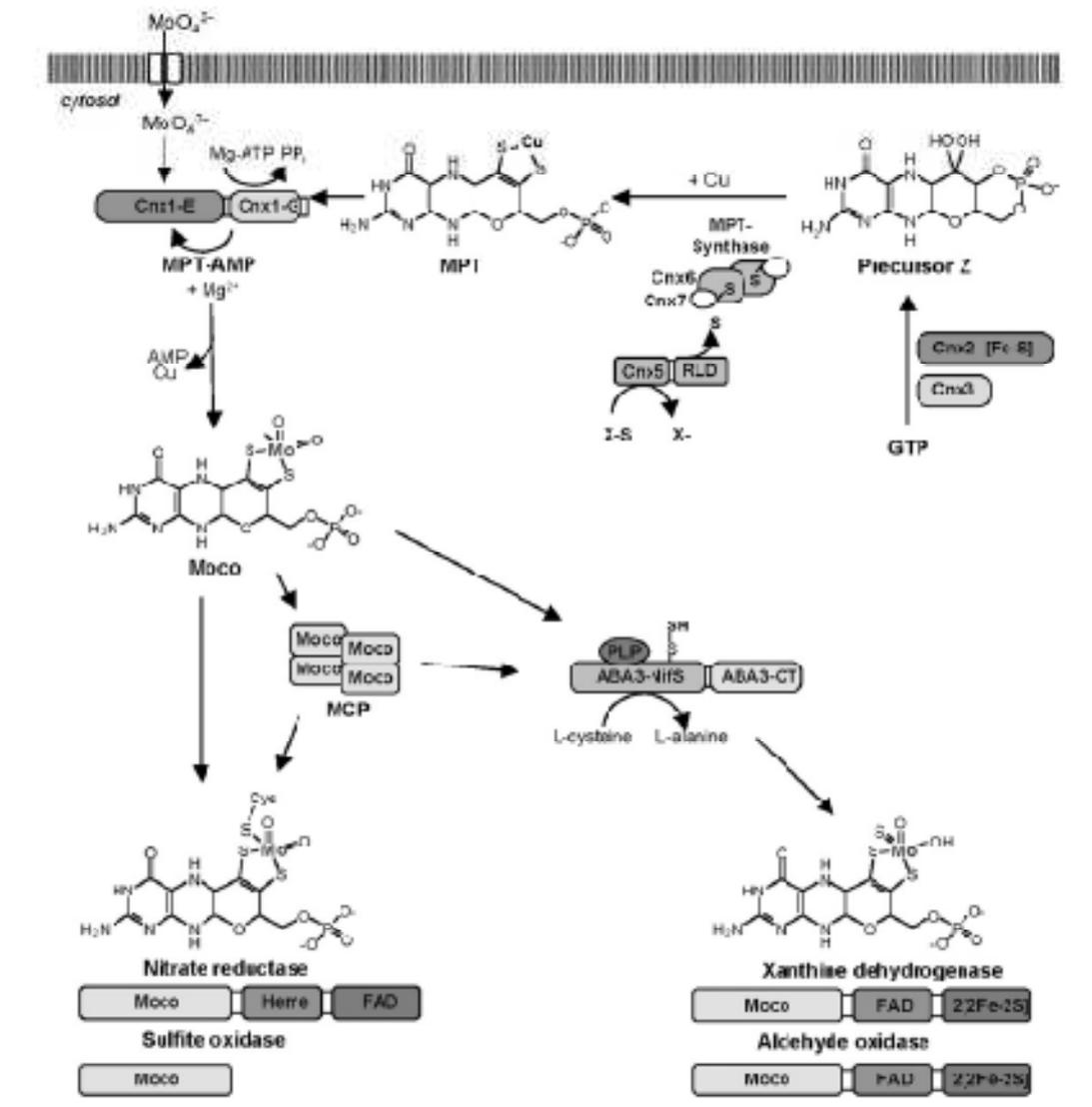


Figure 09 : Biosynthèse et distribution du Moco chez les végétaux. (Mendel, 2007)

Etape1: conversion de GTP au précurseur Z

Un dérivé de guanosine (probablement GTP) est transformé en composé libre de soufre de ptérine, le précurseur Z (fig. 09). La technique de RMN appliquée sur le GTP a démontré que chaque atome de carbone du ribose et de l'anneau de guanine est incorporé au précurseur Z (Wuebbens et Rajagopalan, 1995 ; Rieder et *al.*, 1998 in Mendel, 2007). Cette réaction est catalysée par Cnx2 et Cnx3, l'un d'entre eux (Cnx2) contient des faisceaux de fer-soufre.

Etape2: Synthèse de molybdoptérine

Dans la seconde étape, le soufre est transféré au précurseur Z afin de produire le MPT. Cette réaction est catalysée par l'enzyme MPT synthétase. Après que la MPT synthétase ait transféré les deux soufres au précurseur Z, il doit être resulfuré afin de réactiver l'enzyme pour le prochain cycle de réaction de la conversion du précurseur Z (fig. 09). Cette resulfuration est catalysé par Cnx5 impliquant une adénylation de MPT synthétase suivi de transfert de soufre (Matthies et *al.*, 2005 in Mendel, 2007). Cnx5 est une protéine de deux domaines se composant d'un domaine de N-terminal responsable de l'adénylation de MPT synthétase. Le donneur du soufre mobile réactif est jusqu'ici inconnu. (Mendel, 2007)

Etape3: Adénylation de la molybdoptérine

Dans la troisième étape, le Mo doit être transféré à MPT afin de former le Moco, de ce fait liant le système d'absorption du molybdate à la voie de MPT. Chez les plantes, cette étape est catalysée par la protéine Cnx1 à deux domaines. Son domaine C-terminal (= Cnx1-G) a été connu pour lier MPT étroitement (Schwarz et autres, 1997), pourtant sa structure cristalline (Kuper et autres, 2004) a indiqué une conclusion inattendue : une réaction originale intermédiaire, MPT adénylé (MPT-AMP) (fig. 09) a été trouvée. Plus tard on a démontré que Cnx1-G adényle le MPT. (Mendel, 2007)

Etape 4: Insertion du molybdène

La structure cristalline du Cnx1-G a révélé une autre conclusion inattendue, à savoir un cuivre lié à MPT dithiolate sulphurs. Jusqu'ici, la fonction de ce nouveau ligand de MPT est inconnue mais le cuivre doit avoir un rôle dans le transfert du sulfure au précurseur Z, en protégeant le MPT dithiolate de l'oxydation, et/ou en présentant un groupe approprié pour l'insertion de Mo. L'origine de ce cuivre n'est encore pas claire, mais il est raisonnable de supposer qu'il est lié au groupe dithiolate le groupe juste après que ce dernier a été constitué, i.e. à la fin de l'étape 2 de la biosynthèse de Moco. Dans l'étape finale de la biosynthèse de Moco, MPT-AMP est transférée au domaine de N-terminal de Cnx1 (= Cnx1-E) qui clive l'adénylate dans une voie dépendante de molybdène (les lamas et *al.*, 2006), libère le cuivre, et insère le Mo, et donc aboutissant au Moco actif (fig. 09). (Mendel, 2007)

VII.3 Les molybdoenzymes végétales

La xanthine déshydrogénase (XDH)

La xanthine déshydrogénase (XDH) est une enzyme clef dans la dégradation de purine qui oxyde l'hypoxanthine à la xanthine et de la xanthine à l'acide urique par libération simultanée d'électrons à partir du substrat. XDH est en activité comme homodimère de deux sous unités identiques (150 kDa pour le monomère), chacun étant subdivisé en trois domaines distincts (fig. 1) : un domaine de N-terminal avec une taille de 20 kDa , un domaine de 40 kDa et un C-terminal requis pour la liaison et la dimérisation du Moco. XDH chez les plantes a également une activité NADH oxydase (Yesbergenova et *al*, 2005 in Mendel, 2007) et donc peut avoir des fonctions physiologiques additionnelles dans le métabolisme de l'oxygène réactif parce qu'une augmentation des activités de XDH et simultanément la production de ROS ont été observé lors des interactions plante-pathogène (Montalbini, 1992 in (Mendel, 2007), en cas de stress hydrique (Yesbergenova et *al*, 2005 in Mendel, 2007), et en cas de sénescence (Pastori et Rio, 1997 ; Hesberg et autres, 2004 in Mendel, 2007).

L'aldéhyde oxydase (AO)

Les enzymes d'aldéhyde oxydase sont très semblable aux enzymes de XDH (fig. 09) comme elles partagent un haut degré de séquences homologues, ont presque la même masse moléculaire, lient les mêmes cofacteurs, forment des dimères, et agissent également en tant qu'hydroxylases. Les enzymes AO peuvent être alignées sur leur longueur entière avec des enzymes de XDH, et l'analyse phylogénétique a prouvé que les protéines AO ont dérivé de XDH après les duplications de gène antiques (Rodriguez Trelles et *al*, 2003 in Mendel, 2007).

Les enzymes AO sont les oxydases strictes qui ne peuvent pas lier NAD⁺ et emploient exclusivement l'oxygène moléculaire comme accepteur d'électron, de ce fait produisant le peroxyde d'hydrogène (Badwey et *al*, 1981 ; Yesbergenova et *al*, 2005 in Mendel, 2007). Un isoforme AO (AAO₃) agit mieux avec de l'aldéhyde abscissique comme un substrat. l'aldéhyde abscissique est le précurseur natif de l'hormone végétale l'acide abscissique qui est essentiel pour beaucoup de processus de développement aussi bien que pour une série de réponses aux stress abiotiques et biotiques (Seo et Koshiba, 2002 ; Mauch-Maniet Mauch, 2005 ; Verslues et Zhu, 2005 in Mendel, 2007).

Nitrate réductase

Le cofacteur nucléotidique à molybdène fut découvert à l'origine dans un mutant nit-1 de *Neurospora crassa*. Sa nitrate réductase était sans action mais un mélange de constituants à faible masse moléculaire pouvait la réactiver. Les mutants de ce type ont souvent des défauts multiples au niveau des diverses enzymes maintenant répertoriées comme molybdo-enzymes. La nitrate réductase en fait partie. (Pelmont, 2005)

Exemples	Fonction catalytique	Localisation
Nitrate réductase	Réduction des nitrates en nitrites	Procaryotes, végétaux
Séléniate réductase	Réduction des séléniates en sélénites	Bactéries (<i>Thauera</i>)
Arséniate réductase	Réduction des arséniates en arsénites	Bactéries (<i>Chrysiogenes</i>)
Formiate déshydrogénase	Oxydation du formiate en CO ₂	Procaryotes
2-oxocarboxylate réductase	Réduction en (2R)-hydroxycarboxylate	Bactéries (<i>P. vulgaris</i>)
Sulfite réductase	Réduction de l'hydrosulfite en sulfure	Procaryotes, vég., an.
FormylMF* déshydrogénase	Oxydation du formylMF	Méthanogènes
TMAO** réductase	Réduction du TMAO en triméthylamine	Bactéries
DMSO*** réductase	Réduction du DMSO en diméthylsulfure	Bactéries
Polysulfure réductase	R. respiratoire du polysulfure en sulfure	Bactéries (<i>Wollnella</i>) [3]
Aldéhyde oxydoréductase	Conversion aldéhyde/acide	Bactéries (<i>Desulfovibrio</i>)
Sulfite oxydase	Oxydation du sulfite en sulfate	Animaux
Xanthine oxydase	Oxydation des purines en acide urique	Animaux, champignons
Aldéhyde oxydase	Oxydation des aldéhydes en acides	Animaux

* Formylméthanoformane, ** Triméthylamine-N-oxyle, *** Diméthylsulfoxyde

Figure 10: Exemples des molybdoenzymes, leurs fonction et localisation (Pelmont, 2005)

Chapitre 4: Technétium, Radioisotopie et Scintigraphie

Introduction

Les radioisotopes constituent des instruments de recherche sur le métabolisme, le développement et la pathologie chez les végétaux, les animaux et l'homme. (Lot, 1955)

Le technétium (Tc, Z = 43) est un métal de transition artificiel. Parmi la trentaine d'isotopes actuellement identifiés, aucun n'est stable et seul le technétium-99m (^{99m}Tc) est utilisé en clinique. Le technétium présente un intérêt médical pour l'analyse scintigraphique car c'est un émetteur gamma pur de 140 keV parfaitement adapté aux γ -caméras avec une demi vie de 6,023 heures permettant d'administrer aux patients une forte activité, avec pour conséquence de bonnes images scintigraphiques sans risque d'irradiation excessive. Il est produit par un générateur de molybdène ($^{99}\text{Mo}/^{99m}\text{Tc}$) permettant l'obtention du technétium ^{99m}Tc quotidiennement et pour un coût limité. (Ardisson et *al.*, 2005)

Des expériences ont été effectuées pour comparer le comportement de l'absorption des plantes du technétium et le rhénium des solutions nutritives. Les plantes de radis ont montré la même absorption et distribution de ^{99m}Tc et de ^{183}Re . Ces résultats suggèrent l'utilisation possible du Re comme analogue de produit chimique du Tc dans la solution du sol dans les expériences de l'absorption des plantes. (Tagami et Uchida, 2004)

I. Le technétium: Propriétés physico-chimiques

Le technétium (du grec technos, artificiel) est un élément du groupe VII B, de numéro atomique 43. Il a été découvert par Perrier et Segré en 1937, après qu'ils aient noté la présence d'activité β lors de l'irradiation du molybdène par des deutons générés par le cyclotron de Berkeley (fig. 11). Tous les isotopes du technétium connus sont radioactifs, le plus stable (^{98}Tc) a une période de 4,2 millions d'années alors qu'elle n'est que de quelques dixièmes de seconde (0,83 s) pour le moins stable (^{110}Tc). Les plus intéressants sont le ^{99m}Tc (6,02 h) pour ses applications médicales et le ^{99}Tc ($2,1 \cdot 10^5$ ans) pour son utilisation en chimie macroscopique. Ce dernier est actuellement obtenu par extraction des produits de fission de l'uranium 235. (Belhadj-Tahar et Darbieu, 2003).

Caractéristiques chimiques

En solution, le technétium est stable aux degrés d'oxydation VII, IV, 0, voire III. Le couple redox VII / IV joue un rôle essentiel au niveau de sa spéciation dans l'environnement. En conditions oxydantes et à pH supérieur à 4, la forme Tc (VII) est la plus stable, sous la forme de l'anion pertechnétate TcO_4^- . En conditions réductrices (anoxiques), ce sont les formes Tc(IV), principalement TcO_2 et Tc_2S_7 , qui sont stables. (Colle et al., 2004)

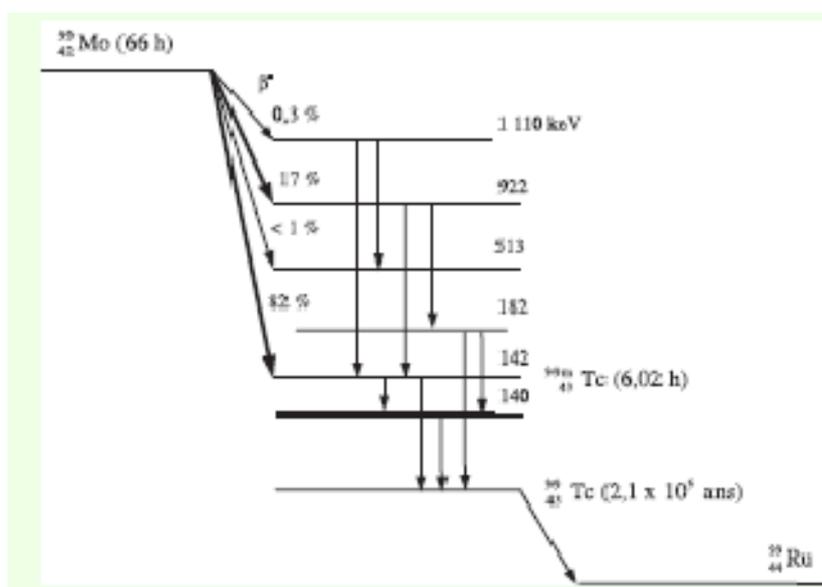


Figure 11: Schéma de décroissance du molybdène 99 (^{99}Mo) vers le technétium 99m ($^{99\text{m}}\text{Tc}$). (Belhadj-Tahar et Darbieu, 2003)

II. Le technétium dans le sol et la plante

Dans les sols cultivés la forme oxyde du technétium $^{99}\text{TcO}_4^-$, est très mobile (Echevarria et *al.*, 1995 in Simonoff et *al.*, 2003). Il est accumulé dans les feuilles spécialement dans les cellules contenant de la chlorophylle où en partie il est réduit et incorporé dans certains acides aminés dans les chloroplastes (Degenkolb et *al.*, 1994 in Simonoff et *al.*, 2003).

Les plantes absorbent ^{99}Tc sous la forme de pertechnétate (TcO_4^-) et l'absorption racinaire implique des processus passifs aussi bien qu'actifs qui sont communs à d'autres anions tels que le sulfate, le phosphate, le séléniate, et le molybdate (Cataldo et *al.*, 1986 in Simonoff et *al.*, 2003). Le pertechnétate est mobile dans le xylème et rapidement transféré aux parties aériennes (Echevarria et *al.*, 1995 in Simonoff et *al.*, 2003). Il est accumulé dans des feuilles et particulièrement en cellules chlorophylliennes. (Simonoff et *al.*, 2003)

Chez la tomate, TcO_4^- et NO_3^- utilisent le même transporteur (Krijger et *al.*, 2000 in Simonoff et *al.*, 2003). Le Tc serait la plupart du temps situé dans les organes chlorophylliens où il serait réduit par des processus photosynthétiques (Myttenaere et *al.*, 1986 in Simonoff et *al.*, 2003). Quand le Tc est absorbé par des racines, il se déplace aux parties aériennes, la plupart du temps aux feuilles, sans accumulation dans la tige (Shinonaga et *al.*, 1998 in Simonoff et *al.*, 2003)

On trouve le Tc dans les feuilles sous forme TcO_4^- qui est la forme prédominante. (Echevarria et *al.*, 1997)

Les membranes plasmiques des racines ont généralement une différence de potentiel électrique interne négative environ de -150 mV produit par un H^+ -ATPase, qui pompe dehors des ions de H^+ . A la plupart des concentrations trouvées dans les solutions du sol et les cellules racinaires, le potentiel de membrane tend à conduire l'absorption des cations. En revanche, l'accumulation des anions tels que TcO_4^- est fortement contre le gradient électrochimique et exige le transport actif. (Bennett et Willey., 2003)

L'absorption du Tc et du Re (le rhénium, un analogue chimique du Tc) a été observée et les résultats montraient que leur absorption se passe non seulement avec le débit de l'eau et le transport actif mais aussi avec le transport actif des cations qui constituent des nutriments comme le K^+ . (Tagami et Uchida, 2005)

Dans l'étude effectuée par Krijger et *al* (1999), on a démontré que le Tc est présent principalement sous la forme de pertechnétate TcO_4^- dans le xylème, indiquant le transport similaire avec le molybdène. (Krijger et *al.*, 1999) d'où l'intérêt que nous apportons à cet élément pour l'étude du transport du molybdène chez le haricot et la substitution de ce dernier par le technétium.

III. La scintigraphie

C'est une technique d'imagerie médicale parfois appelée "gammagraphie" qui permet de visualiser, après injection d'une substance radioactive, l'intérieur de l'organisme afin de détecter d'éventuelles pathologies. Elle consiste à observer, à l'aide d'une caméra sensible aux rayonnements radioactifs, le déplacement d'une substance radioactive. Les explorations scintigraphiques sont basées sur le principe de l'imagerie par émission des photons. Elles consistent à visualiser une structure anatomique ou fonctionnelle de l'organisme en localisant la répartition spatiale et temporelle d'un traceur radioactif au moyen d'un détecteur externe appelé ; caméra à scintillation, (gamma-caméra). (Amersham, 2001)

Après traitement informatique du signal vidéo, une image apparaît sur un écran à partir de laquelle on peut observer la structure de l'organe étudié ou le mouvement d'un fluide à l'intérieur de celui-ci.

Mécanisme de la gamma-caméra

Après administration, le plus souvent par voie intraveineuse, le traceur se fixe sur l'organe cible pour émettre des photons dans toutes les directions. Après avoir traverser l'organisme, certains d'entre eux sont détectés par la caméra, cette détection comporte différentes étapes :

1. Sélection par un collimateur des seuls photons émis perpendiculairement à la caméra, ceci est indispensable pour estimer la position initiale des photons.
2. Interaction des photons avec un cristal NaI: cette étape permet de transformer les photons en électrons puis les électrons en lumière visible (scintillation), chaque photon est à l'origine de plusieurs centaines de photons lumineux émis dans toutes les directions.

3. Transformation des photons lumineux en courant électrique au niveau de la photocathode des photomultiplicateurs situés en arrière du cristal.
4. Sélection spatiale et énergétique des photons, la transformation précédente aboutit à la formation de signaux à partir desquels il est possible de déterminer précisément la position initiale de chaque photon émis, ainsi que son énergie.
5. A la suite de cette sélection, il est possible de reconstituer l'image de la distribution des photons dans l'organe étudié.

IV. Générateur $^{99}\text{Mo}/^{99\text{m}}\text{Tc}$

Le molybdène 99 se transmute en technétium 99m par désintégration β^- qui fait augmenter le numéro atomique du molybdène (42 protons) donnant ainsi le technétium 99m (43 protons). Le technétium 99m est un élément métastable qui se transforme en technétium 99 en émettant un rayonnement γ de 140 keV et de période 6 h. A son tour, le technétium 99 donne le ruthénium après une désintégration β^- (d'énergie 0,3 MeV et de période 210 000 ans) (fig. 11). Notons qu'environ 87 % des transformations de ^{99}Mo donnent du $^{99\text{m}}\text{Tc}$, les 13 % qui restent donnant directement du ^{99}Tc .

Un générateur $^{99}\text{Mo}/^{99\text{m}}\text{Tc}$ (fig. 12) est constitué par une colonne d'alumine sur laquelle est adsorbé très fortement le molybdate polymérisé $(^{99}\text{Mo}_7\text{O}_{24})_6^-$. Après la transformation radioactive, le pertechnétate $^{99\text{m}}/^{99}\text{TcO}_4^-$ formé se désolidarise du polymère et peut être facilement élué de la colonne par une solution de sérum physiologique. Ce système stérile est protégé par plusieurs centimètres de plomb pour la radioprotection. (Belhadj-Tahar et Darbieu, 2003)

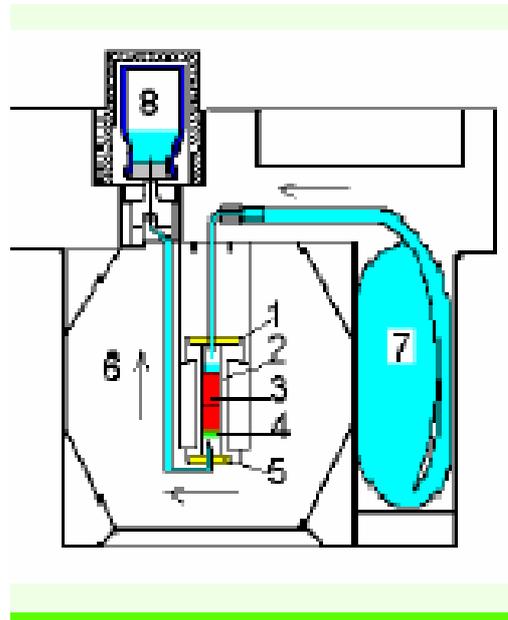


Figure 12: Générateur $^{99}\text{Mo}/^{99\text{m}}\text{Tc}$; (1 : capsule métallique, 2 : colonne de verre, 3 : alumine, 4 : filtre, 5 : capsule métallique, 6 : blindage de plomb, 7 : soluté physiologique (NaCl) 8 : flacon élution) (Belhadj-Tahar et Darbieu, 2003)



Photo 02 : La gamma caméra



Photo 03: La cellule d'élution



Photo 04 : Générateur $^{99}\text{Mo}/^{99m}\text{Tc}$

Introduction

Cette étude a été menée dans le but de déterminer les changements écophysologiques de deux variétés de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. soumises l'effet de la salinité et la présence du molybdène. Pour mettre en évidence la réponse de ces deux variétés, nous avons étudié les paramètres écophysologiques de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. par le dosage des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques, et mettre en évidence l'interaction entre le NaCl et l'anion molybdate. Le transport du molybdène à l'intérieur de la plante sera suivi par l'élément radioactif : le technétium, grâce au radioisotope ^{99m}Tc par la technique de scintigraphie.

I. Matériels utilisés

I.1. Matériel végétal

Les expérimentations ont été menées dans une serre sous des conditions semi contrôlées, sur des plantules de deux variétés **tema** et **djedida** d'haricot *Phaseolus vulgaris* L. âgées entre 4 et 9 semaines. Les plants sont issus de graines plantées dans des pots en plastiques de 35 cm de hauteur et 20 cm de diamètre remplis de terre végétale, irrigués en raison de 250 ml pour maintenir les pots à leur capacité au champs. A partir de 5 semaines de leur semis, les plantules sont soumises aux différents traitements en NaCl et en Mo pendant un mois, puis on procède aux différentes analyses des paramètres.

La variété **tema** se caractérise par une gousse longue et rectiligne de couleur vert brillant très uniforme. La graine est de couleur marron mouchetée en rose clair.

La variété **djedida**, la graine est de couleur marron foncé.

I.2. Les caractéristiques du sol

Une texture du sol dont la granulométrie donne les résultats suivants, appartient à la classe texturale Limono-argileuse:

- Sable grossiers (Diamètre entre 0.2 et 2 mm) :12.8%
- Sables fins (Diamètre entre 20 microns et 0.2 mm) : 8.4%
- Limons grossiers (Diamètre entre 2 et 20 microns) : 19.1%

- Limons fins (Diamètre entre 20 et 50 microns) : 22.9%
- Argiles (Diamètre inférieur à 2 microns) : 36.8%
- M.O (Matière organique) : 1.67%

Le pH analysé varie de 7.74 et 7.54 avec une moyenne de 7.64, et avec une conductivité électrique de 166 μ s/cm

II. Le protocole expérimental

II.1. Le dispositif expérimental

Les plantes des deux variétés sont soumises aux différents traitements de NaCl et de Mo; Le premier traitement consiste à appliquer les différentes concentrations de NaCl:

T0 correspond à une concentration en NaCl de 0 g/l

T1 correspond a une concentration en NaCl de 3 g/ l

T2 correspond a une concentration en NaCl de 6 g/ l

T3 correspond a une concentration en NaCl de 9 g/ l

T4 correspond a une concentration en NaCl de 12 g/ l

Le deuxième traitement consiste à appliquer les différentes concentrations de Mo:

M0 correspond à une concentration en Mo de 0 ppm

M1 correspond à une concentration en Mo de 0.1 ppm

M2 correspond à une concentration en Mo de 0.2 ppm

M3 correspond à une concentration en Mo de 0.4 ppm

Les plantes sont irrigué comme suit:

(M0T0) La solution d'irrigation contient 0 ppm en Mo et 0 g/l en NaCl et ce traitement constitue le témoin de notre expérimentation.

(M0T1) La solution d'irrigation contient 0 ppm en Mo et 3 g/l en NaCl

(M0T2) La solution d'irrigation contient 0 ppm en Mo et 6 g/l en NaCl

(M0T3) La solution d'irrigation contient 0 ppm en Mo et 9 g/l en NaCl

(M0T4) La solution d'irrigation contient 0 ppm en Mo et 12 g/l en NaCl

(M1T0) La solution d'irrigation contient 0.1 ppm en Mo et 0 g/l en NaCl

(M1T1) La une solution d'irrigation contient 0.1 ppm en Mo et 3 g/l en NaCl

- (M1T2) La solution d'irrigation contient 0.1 ppm en Mo et 6 g/l en NaCl
 (M1T3) La solution d'irrigation contient 0.1 ppm en Mo et 9 g/l en NaCl
 (M1T4) La solution d'irrigation contient 0.1 ppm en Mo et 12 g/l en NaCl
 (M2T0) La solution d'irrigation contient 0.2 ppm en Mo et 0 g/l en NaCl
 (M2T1) La solution d'irrigation contient 0.2 ppm en Mo et 3 g/l en NaCl
 (M2T2) La solution d'irrigation contient 0.2 ppm en Mo et 6 g/l en NaCl
 (M2T3) La solution d'irrigation contient 0.2 ppm en Mo et 9 g/l en NaCl
 (M2T4) La solution d'irrigation contient 0.2 ppm en Mo et 12 g/l en NaCl
 (M3T0) La solution d'irrigation contient 0.4 ppm en Mo et 0 g/l en NaCl
 (M3T1) La solution d'irrigation contient 0.4 ppm en Mo et 3 g/l en NaCl
 (M3T2) La solution d'irrigation contient 0.4 ppm en Mo et 6 g/l en NaCl
 (M3T3) La solution d'irrigation contient 0.4 ppm en Mo et 9 g/l en NaCl
 (M3T4) La solution d'irrigation contient 0.4 ppm en Mo et 12 g/l en NaCl

Le nombre des pots utilisé :

20 traitements X 2 variétés X 3 répétitions= 120 pots

II.2. Le schéma du dispositif expérimental

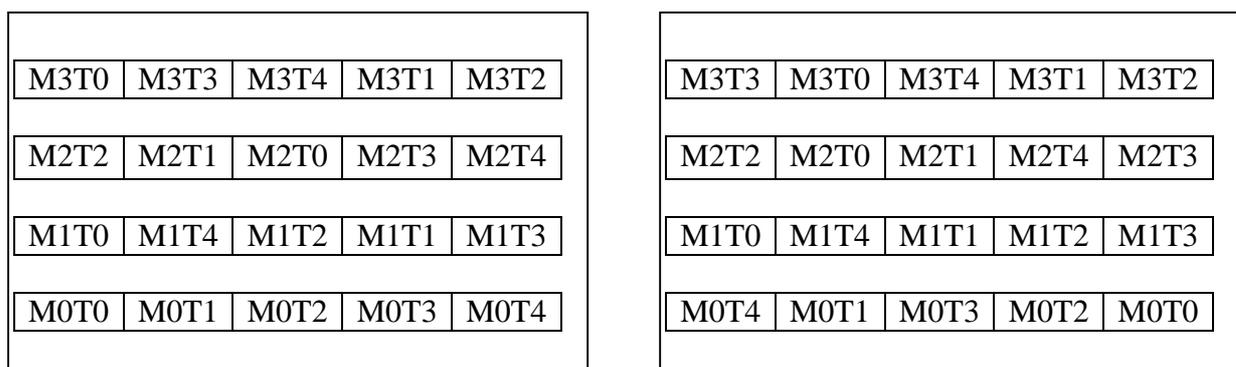


Figure 13: Schéma du dispositif expérimentale des deux variétés (a) La variété tema (b) la variété djedida

III. Les paramètres écophysologiques étudiées

Les plantes sont traitées pendant un mois, à la fin on procède au dosage des paramètres morphologiques, physiologiques et biochimiques.

III.1 Paramètres morphologiques

Mesure de la partie aérienne et souterraine (LPA, LPS, BPA, BPR)

Vers la fin du traitement on enlève la plante du pot et on sépare la partie aérienne de la partie racinaire, on les lave et on procède à la mesure de la longueur de chaque partie avec une règle graduée et on pèse les deux parties séparément avec une balance de précision.

Mesure du poids sec de la partie aérienne et souterraine (BSA, BSR)

On fait sécher les deux parties dans une étuve à 80°C pendant 24h. puis on les pèse avec une balance de précision.

III.2. Paramètres physiologiques

Dosage de la chlorophylle

L'extraction de la chlorophylle a et b est réalisée selon la méthode de Francis et al (1970). Qui consiste en une macération des feuilles (0.1g) dans 10 ml d'un mélange de l'acétone et de l'éthanol (75 % et 25%) de volume et de (80% et 40%) de concentration ; les feuilles sont coupées en petits morceaux et mises dans les boîtes noires (pour éviter l'oxydation de la chlorophylle par la lumière), 48h plus tard, on procède à la lecture des densités optiques des solutions avec un spectrophotomètre, à deux longueurs d'ondes : (645 et 663 nm).

La détermination des teneurs est réalisée selon les formules

$$\text{Chl a } (\mu\text{g/g MF}) = 12,7 \times \text{DO}_{(663)} - 2,59 \times \text{DO}_{(645)} \times V / (1000 \times W) .$$

$$\text{Chl b } (\mu\text{g/g MF}) = 22,9 \times \text{DO}_{(645)} - 4,68 \times \text{DO}_{(663)} \times V / (1000 \times W) .$$

$$\text{Chl(a+b)} (\mu\text{g/g MF}) = \text{Chl a} + \text{Chl b}$$

V : volume solution extraite et W le poids de matière fraîche de l'échantillon

Dosage des sucres solubles

Nous avons procédé au dosage des sucres solubles dans les feuilles des plantes selon la méthode de Dubois, (1956). Pour l'extraction des sucres solubles :

Mettre 100 mg de matière fraîche végétale dans des tubes à essai puis ajouter 2 ml d'éthanol à 80%. Laisser les tubes fermés au repos pendant 48h.

Faire évaporer l'alcool en mettant les tubes à essai dans un bain Marie à 70°C.

Après refroidissement, on ajoute 20 ml d'eau distillée dans chaque tube à essai.

Prendre 1 ml de la solution et ajouter 1 ml de phénol à 5 % et bien agiter.

Ajouter 5 ml d'acide sulfurique concentré, dans chaque tube à essai puis les passer au vortex, puis les laisser au repos pendant 10mn puis les passer au bain Marie pendant 15 mn à 30°C. Procéder à la lecture au spectrophotomètre à la longueur d'onde de 490 nm.

La détermination de la teneur des sucres solubles est réalisée selon la formule:

$$\text{Sucres solubles } (\mu\text{g/g MS}) = \text{DO}_{490} \times 1.657$$

Dosage de la proline

La proline est dosée selon la technique utilisée par Troll et Lindesly (1955) simplifiée et mise au point par Dreier et Goring (1974) et modifiée par Monneveux et Nemmar (1986).

Le principe est la quantification de la réaction proline-ninhydrine par mesure spectrophotométrique. La proline se couple avec la ninhydrine en formant un complexe coloré. L'intensité de la coloration est proportionnelle à la quantité de proline dans l'échantillon.

On met 100 mg de matière fraîche végétale dans des tubes à essai et on ajoute 2 ml de Méthanol à 40 %. Les tubes couverts (pour éviter la volatilisation de l'alcool) sont portés à l'ébullition au bain-marie à 85 °C pendant 60 min.

Après refroidissement, 1 ml de la solution a été prélevé de chaque tube et mis dans de nouveaux tubes auxquels, nous avons ajouté 1 ml d'acide acétique et 25 mg de ninhydrine.

Ensuite, on ajoute, dans chaque tube, 1 ml d'un mélange contenant;

120 ml d'eau distillée,

300 ml d'acide acétique,

80 ml d'acide orthophosphorique

On porte les tubes à essai à ébullition au bain Marie durant 30 min.

Après refroidissement des solutions, on ajoute 5 ml de toluène dans chaque tube. Après agitation au vortex deux phases apparaissent. On prélève la phase supérieure à la qu'elle on ajoute 5 mg du sulfate de sodium, puis on les laisse au repos pendant 48h.

On procède à la lecture de la densité optique des échantillons avec le spectrophotomètre à la longueur d'onde de 528 nm.

La détermination de la teneur de la proline est réalisée selon la formule:

$$\text{Proline } (\mu\text{g/g MS}) = \text{DO}_{528} \times 0.62$$

III.3. Paramètres biochimiques

Dosage de l'ADN et ARN

L'ADN et l'ARN ont été dosés selon la technique utilisée par Burton, (1956).

Mettre 0.2g de matière sèche végétale dans des tubes à essai aux quels on ajoute 2 ml d'acide perchlorique (0.5N). Incuber dans le bain Marie pendant 20mn à 90°C. Ensuite passer les tubes à essai dans la centrifugeuse pendant 10 mn à 2000 tours /mn. A la fin de la centrifugation on obtient une solution contenant à la fois de l'ADN et de l'ARN

Dosage de l'ADN

On prend 0.5 ml de la solution récupérée à la quelle on ajoute 0.5 ml d'acide perchlorique et 2 ml de diphenylamine dans des tubes à essai.

On couvre les tubes et on les laisse au repos à l'obscurité pendant 18h, ensuite on procède à la lecture de la densité optique des échantillons avec le spectrophotomètre à la longueur d'onde de 600 nm.

Préparation du réactif à la diphenylamine

Dissoudre 500mg de diphenylamine dans 49 ml d'acide acétique et 1 ml d'HCl concentré.

La détermination de la teneur de l'ADN est réalisée selon la formule:

$$\text{ADN } (\mu\text{mol/g MS}) = (\text{DO}_{600} - 0.015) / 0.005986$$

Dosage de l'ARN

On ajoute 1 ml d'eau distillée à 0.5 ml de solution récupérée et 1.5 ml d'orcinol dans des tubes à essai, lesquels on porte à ébullition dans le bain Marie pendant 45 mn.

Après refroidissement à l'eau de robinet, on procède à la lecture de la densité optique des échantillons avec le spectrophotomètre à la longueur d'onde de 675 nm.

Préparation du réactif à l'orcinol

Dans un Erlenmeyer on ajoute 3 mg de chlorure de cuivre à 100 mg d'orcinol, sur lesquels on verse 50 ml d'HCl

La détermination de la teneur de l'ARN est réalisée selon la formule:

$$\text{ARN } (\mu\text{mol/g MS}) = (\text{DO}_{675} - 0.0071) / 0.0061$$

Pour le dosage de l'ADN et de l'ARN, il a été effectué sur des individus qui ont subi le traitement en molybdène en concentration M0 et M2 ces essais sont réalisés en deuxième partie après avoir obtenu les résultats concernant les autres paramètres et comme la concentration M2 paraissait la concentration optimale pour la croissance de l'haricot, alors nous l'avons choisi pour le dosage de ces deux paramètres

IV. Analyse statistique

Les données obtenues sont soumises à une analyse de la variance à un et à deux facteurs fixes de classification, les moyennes sont comparées selon la méthode de Newman et Keuls (Dagnelie, 1999), basée sur la plus petite valeur significative, réalisés par le logiciel Minitab version 13.31. On considère que les résultats sont significatifs quand $P \leq 0,05$. Les graphes présentés et les tableaux des groupements des moyennes sont réalisés par le logiciel Excelstat 2008-2009.

V. Radioisotopie et scintigraphie

Expérimentation

Nous avons essayé de suivre le transport du molybdène chez le haricot et nous l'avons substitué par le ^{99m}Tc dont le cheminement est suivi par la technique de scintigraphie.

Le molybdène a été substitué par le ^{99m}Tc grâce à sa radioactivité et les similarités dans leurs formes anioniques (MoO_4^- et TcO_4^-) assimilables par les plantes ainsi que les mécanismes de transport à l'intérieur de celles-ci.

Les plantules des deux variétés de l'haricot sont âgées entre 6 à 9 semaines et de hauteur moyenne de 10 cm, cultivées sur un substrat solide arrosé avec une solution contenant différentes quantités de NaCl (0, 3, 6, 9 et 12 g/l).

Avant de placer les plantules sur la table de scintigraphie, elles sont arrosées avec un volume de 30ml d'eau auquel on ajoute 2ml de pertechnétate de sodium (activité spécifique de 14.8 M Bq/ml ; 0.4 mCi/ml).

Avant d'obtenir cette activité spécifique (0.4 mCi/ml), nous avons essayé d'autre activités spécifiques (0.2 et 0.3 mCi/ml) mais nous n'avons pas pu avoir une bonne acquisition des images.

Nous avons procédé à une mesure de la distance parcourue par le ^{99m}Tc pendant 5 heures dans les plantules d'haricot normales et stressées par la salinité (3, 6, 9, 12g/l de NaCl). On arrive à définir la distance par un marqueur radioactif qu'on place à chaque fois sur la plante. On prépare la solution radioactive à injecter à partir du générateur $^{99}\text{Mo}/^{99m}\text{Tc}$, dans la cellule d'élution.



Photo 05 : La plantule de l'haricot sur la table de la gamma-caméra

Chapitre 1: Les paramètres écophysologiques

I. Les paramètres morphologiques

Pour mettre en évidence la réponse des plantules de l'haricot soumises au stress salin et à la présence du molybdène dans leur milieu de culture nous avons mesuré des paramètres morphologiques tel le poids frais et sec de partie aérienne (BPA) et (BSA) le poids frais et sec de la partie souterraine (BSA) et (BSR) et la longueur de la partie aérienne et de la partie souterraine (LPA) et (LPS).

Visuellement on peut remarquer l'effet dépressif du sel sur les deux variétés en absence du molybdène et on remarque aussi que la partie aérienne de la variété tema et bien plus développé que celle de la variété djedida.



Témoin	3g/l	6g/l	9g/l	12g/l	Témoin	3g/l	6g/l	9g/l	12g/l
Comparaison des plants de la variété djedida selon les différents traitements de salinité ([NaCl] (g/l))					Comparaison des plants de la variété tema selon les différents traitements de salinité ([NaCl] (g/l))				

Figure 14: comparaison entre les deux variétés soumises aux différentes concentrations en NaCl et en absence du molybdène

I.1. La biomasse sèche aérienne (BSA)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A1) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse sèche aériennes de cette variété ce qui met en évidence l'influence du NaCl et du molybdène, en effet, le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir onze groupements homogènes (annexe 3 tableau A53). Le groupe (A) dominant est représenté par les moyennes mesurées chez les individus qui ont reçu le traitement M3 de molybdène et dans l'absence de sel dans leur milieu de culture avec une valeur de 0.769 g. Le deuxième groupe (B) est représenté par les traitements (M0T4) avec la valeur de 0.744 g par rapport à la valeur la plus petite 0.159 g du groupe (J) représenté par le témoin (M0T0).

En absence de la salinité l'apport du molybdène en concentration de M3= 0.4ppm a augmenté la biomasse sèche aérienne de 80%. En présence de salinité (T1) c'est la concentration M2=0.2ppm du groupe (C) qui donne la moyenne la plus élevée avec 0.562g qui représente 71% d'augmentation par rapport au témoin.

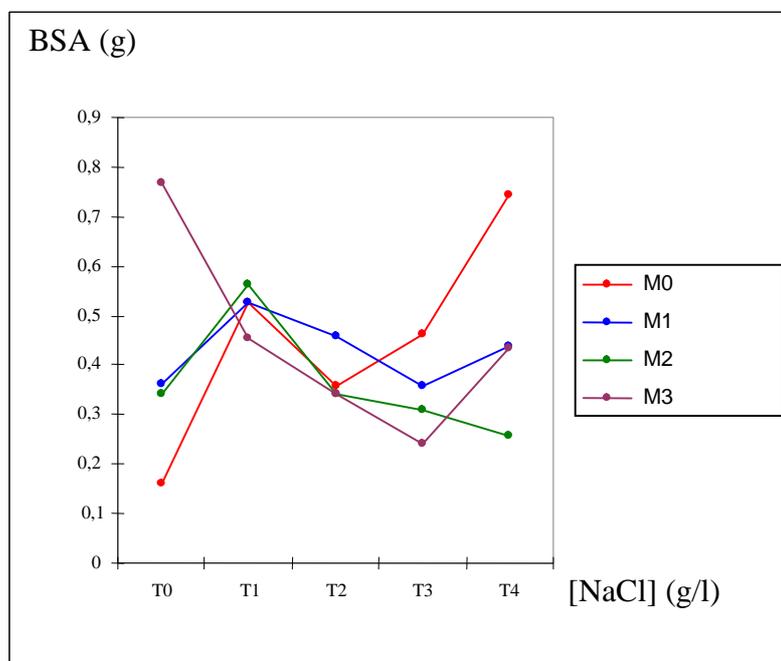


Figure 15: la biomasse sèche aérienne de la variété djedida

La variété tema

Pour cette variété, l'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A2) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse sèche aériennes de cette variété ce qui met en évidence l'influence du NaCl et du molybdène, en effet, le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir dix groupements homogènes (annexe 3 tableau A54). Le groupe dominant est représenté par les individus qui ont reçu la concentration de M1=0.1ppm en absence de salinité (M1T0) avec une moyenne de 1.576g ce qui constitue une augmentation de 69% par rapport au témoin. Le deuxième groupe (B) est représenté par le témoin avec une moyenne de 0.923g.

Tous les groupes restant (C, D, E, EF, FG, G, H et I) sont au dessous du témoin donc les concentrations M1, M2 et M3 en présence de salinité constituent une toxicité ce qui est traduit par une diminution de la biomasse sèche aérienne mais on remarque que les concentrations élevées du Mo et du NaCl qui représentent les moyennes les plus faibles des groupe(E: M0T4- M1T2-M2T0- M0T3), (EF: M2T2), (FG: M1T3- M3T4), (G: M3T2- M2T3), (H: M2T4) et (I:M1T4) avec une diminution de la BSA de 65%, 69%, 72%, 74%, 77%, et 90% respectivement.

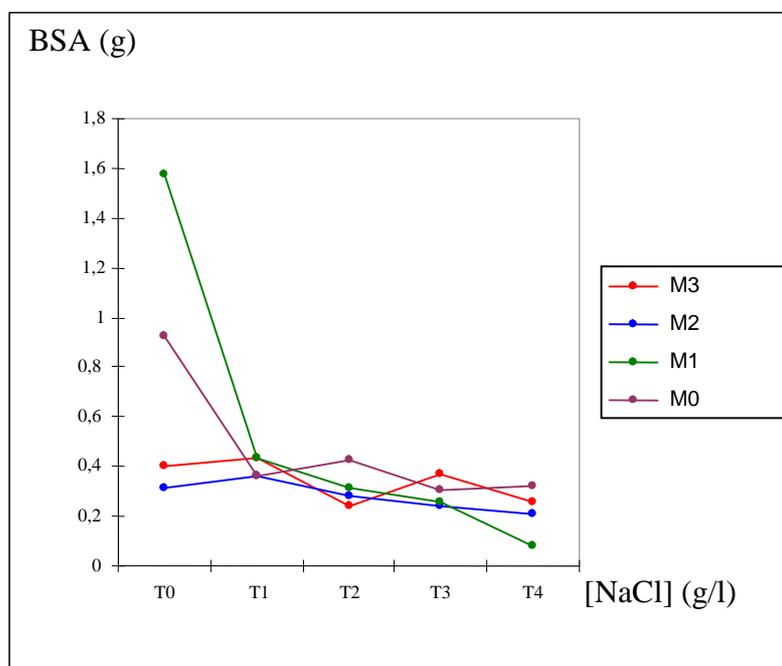


Figure 16: la biomasse sèche aérienne de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A33) entre les deux variétés ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la salinité et à la présence du molybdène. La variété tema présente une valeur plus élevée de la BSA pour son groupe (A) par rapport à la variété djedida.

I.2. La biomasse sèche racinaire (BSR)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A3) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse sèche aériennes de cette variété ce qui met en évidence l'influence du NaCl et du molybdène, en effet, le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir quinze groupements homogènes (annexe 3 tableau A55). Il y a quatre groupes (A - B - C - D) qui incluent les valeurs des moyennes les plus élevées par rapport au témoin représenté par le groupe (E). Le groupe dominant (A) est représenté par les traitements (M0T1) avec une valeur de 0.091g, le 2^{ème} groupe (B) avec une valeur de 0.088g représenté par les traitements (M0T2), le 3^{ème} groupe (C) avec une moyenne 0.085g pour les traitements (M2T0) et le 4^{ème} groupe (D) représenté par les traitements (M2T1) avec une moyenne 0.078g, donc il y a une augmentation de 65%, 60%, 54%, 41% respectivement des groupe (A), (B), (C), (D) par rapport au témoin .

Les autres traitements donnent les valeurs des moyennes les de la BSR les plus faibles par rapport au témoin et qui sont les groupes: F, G, GH, HI, HIJ, IJ, J, K, L, M. (annexe 3 tableau A55).

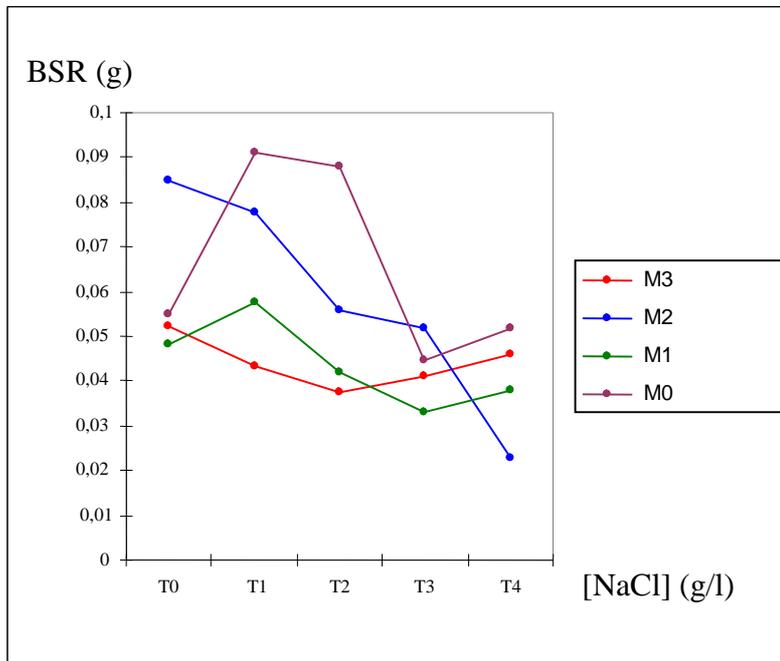


Figure 17: la biomasse sèche racinaire de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A4) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse sèche aérienne de cette variété sous l'effet du NaCl et du molybdène, en effet, le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir onze groupements homogènes (annexe 3 tableau A56). Le premier groupe (A) dominant avec les traitements qui donnent la valeur la plus élevée est celle du témoin avec 0.088g, le groupe (B) représenté par les individus qui ont reçu les traitements (M2T1) avec une moyenne de 0.068g, le groupe (C) représente les traitements (M2T0 - M1T0 - M3T0 - M2T4 - M3T2 - M2T2).

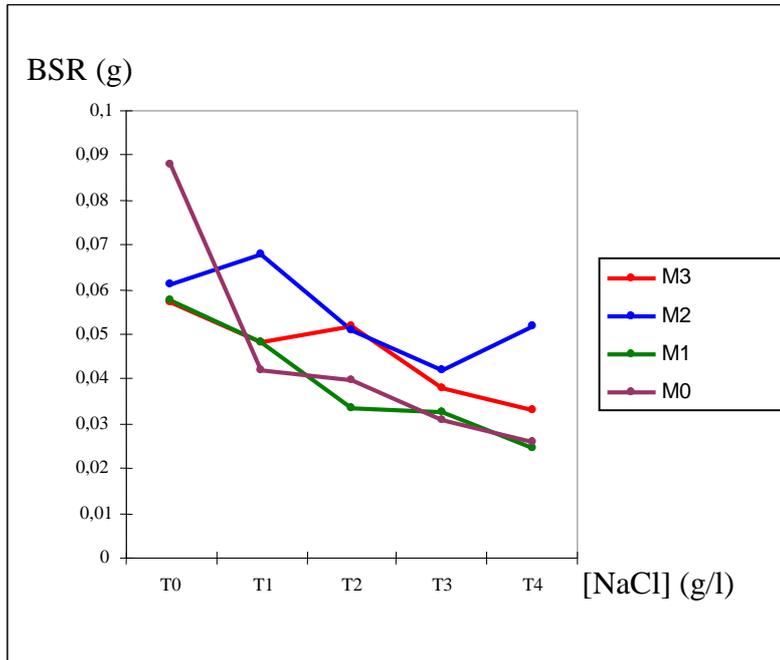


Figure 18: la biomasse sèche racinaire de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A34) entre les deux variétés ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés répondent différemment face aux différents traitement de NaCl et le molybdène. La variété djedida présente une valeur plus élevée de la BSR pour son groupe (A) par rapport à la variété tema.

I.3. La biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A5) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de cette variété en présence du stress salin et du molybdène, en effet, le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir neuf groupements homogènes (annexe 3 tableau A57).

Le premier groupe (A) dominant avec les traitements (M3T0) c'est-à-dire en absence du stress salin qui donnent la valeur la plus élevée de la BPA, 5.257g et qui est cinq fois supérieure par rapport au témoin représenté par le groupe (EFG), suivi du 2^{ème} groupe (AB) représenté par les traitements ((M1T1) avec une moyenne de 4.511g qui est quatre fois supérieure par rapport au témoin. Le 3^{ème} groupe (BC) est représenté par les traitements (M1T2 – M3T1 – M0T1).

En absence du stress salin c'est la concentration de M3= 0.4ppm qui a donné la moyenne la plus élevée et avec l'augmentation du stress (T1=3g/l) c'est la concentration M1=0.1ppm qui a donnée la 2^{ème} moyenne la plus élevée par rapport au témoin.

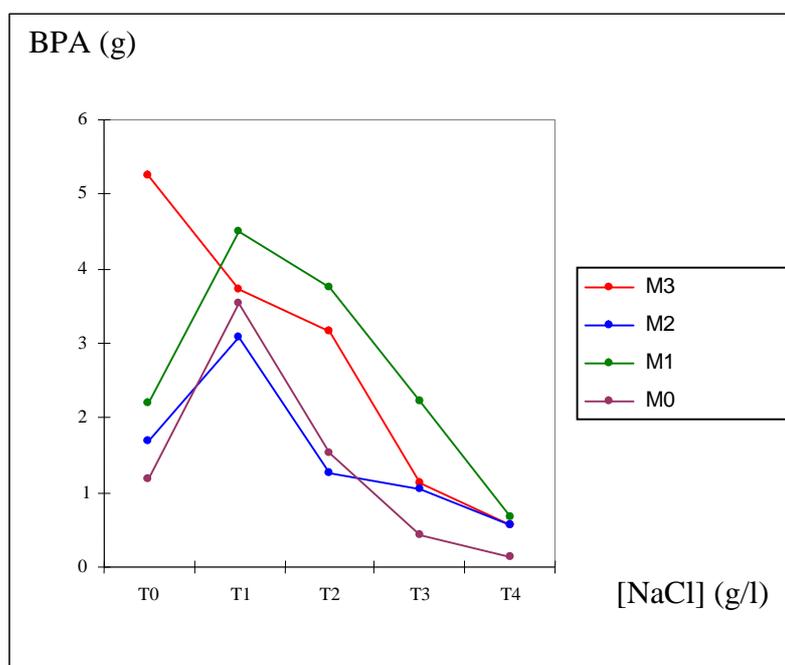


Figure 19: la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A6) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de cette variété en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir seize groupements homogènes (annexe 3 tableau A58). Le premier groupe (A) est représenté par les traitements (M1T0) avec une valeur de moyenne de 5.540g, le 2^{ème} groupe (B) est représenté par le témoin avec une moyenne de 3.371g, le 3^{ème} et le 4^{ème} groupes (C) et (D) sont représentés par les traitements (M3T1) et (M1T1) avec les valeurs des moyennes de 3.677g et 3.349g respectivement.

En absence du stress salin la concentration de M1=0.1ppm provoque une augmentation de 47% de la BPA par rapport au témoin.

Les traitements (M3T1) qui donne une valeur de 3.677g représente une diminution de 2.4% qui reste négligeable par rapport au témoin et (M1T1) provoque une diminution de 11%, on remarque l'effet positif du molybdène en concentration de M1 en absence du stress salin et en concentration de M3 en présence du sel.

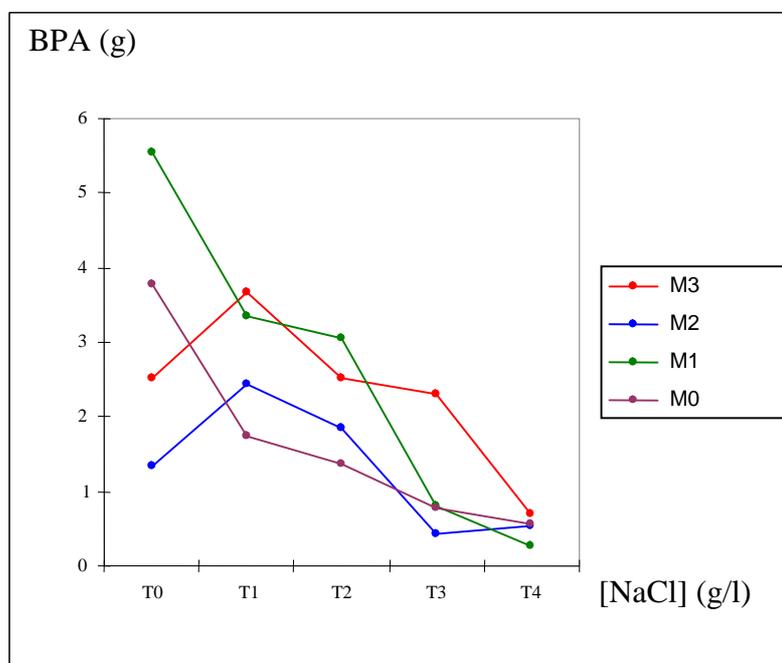


Figure 20: la biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 2 tableau A35) entre les deux variétés mais il existe une différence très hautement significative pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés répondent de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

I.4. La biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR):

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A7) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de cette variété en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir onze groupements homogènes (annexe 3 tableau A57). Le premier groupe (A) est représenté par les traitements (M0T2), dominant, et qui donne la valeur de la moyenne la plus élevée avec 1.769g ce qui constitue une augmentation de plus de 100% de la BPR par rapport au témoin qui est représenté par le groupe (G) avec la valeur la plus faible de 0.012g.

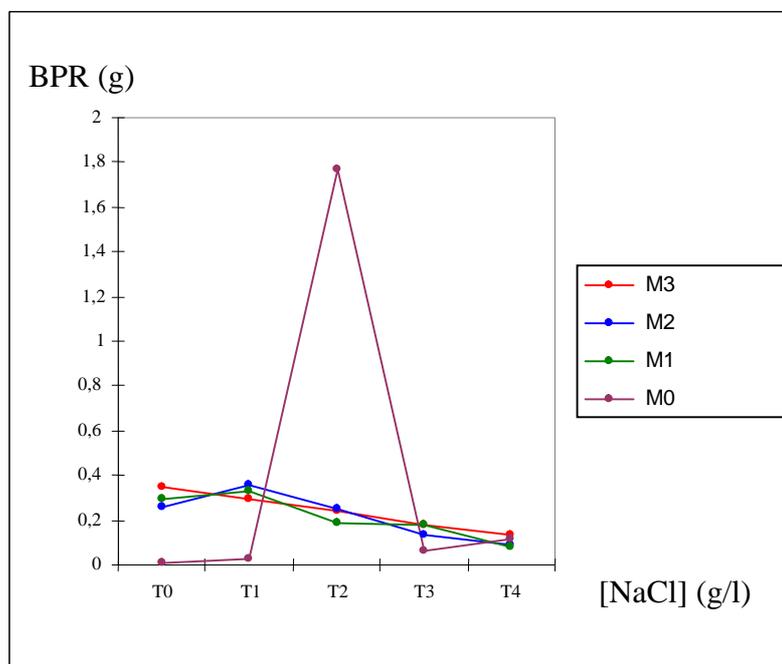


Figure 21: la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A8) entre les différentes moyennes mesurées de la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de cette variété en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir neuf groupements homogènes (annexe 3 tableau A53). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 0.316g de BPR et représenté par les traitements (M2T1 – M3T0) ce qui constitue une augmentation de 5% par rapport au témoin qui fait partie du groupe (AB) avec les traitements (M1T1 – M3T3). La valeur de la moyenne la plus faible est représentée par le traitement (M1T4). En absence du NaCl, la concentration du molybdène de M3=0.4ppm donne la valeur la plus importante de la BPR et en présence du NaCl (T1=3g/l) c'est la concentration de M2=0.2ppm qui donne une valeur de même importance de la BPR.

La valeur la plus faible est donnée par les individus qui ont reçu la plus grande concentration de sel (12g/l) et sans apport de molybdène.

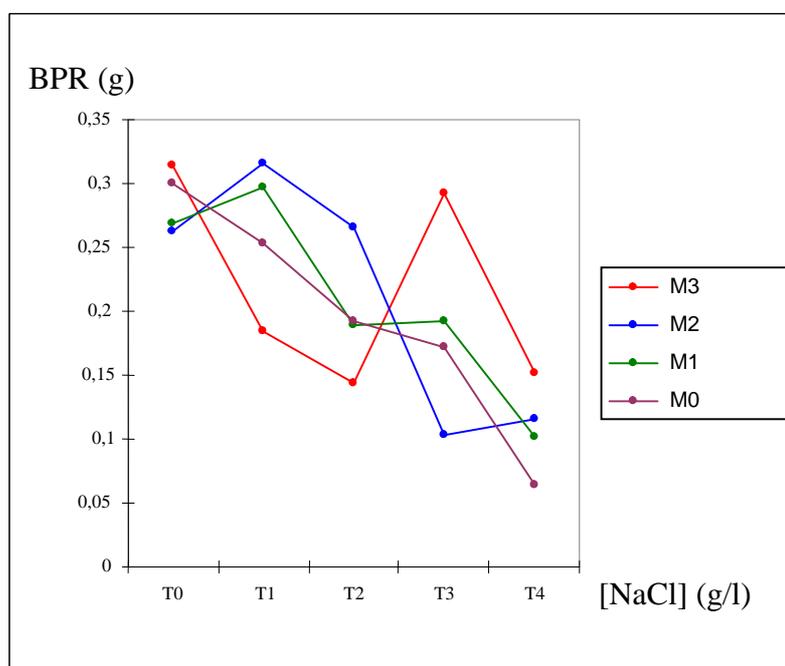


Figure 22: la biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A36) entre les deux variétés et pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

I.5. Longueur de la partie aérienne (LPA)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A9) entre les différentes moyennes mesurées de la longueur de la partie aérienne (LPA) de cette variété en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir dix groupements homogènes (annexe 3 tableau A61). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 18.833cm représenté par les traitements (M2T1) ce qui constitue une augmentation de 51% , le groupe (B) représenté par les traitements (M3T0 – M3T2), le groupe (BC) représenté par les traitements M3T1 – M0T2 – M2T2). La présence du molybdène dans le milieu de culture des plantes provoque des augmentations par rapport au témoin ce qui confirme son effet positif sur cette variété.

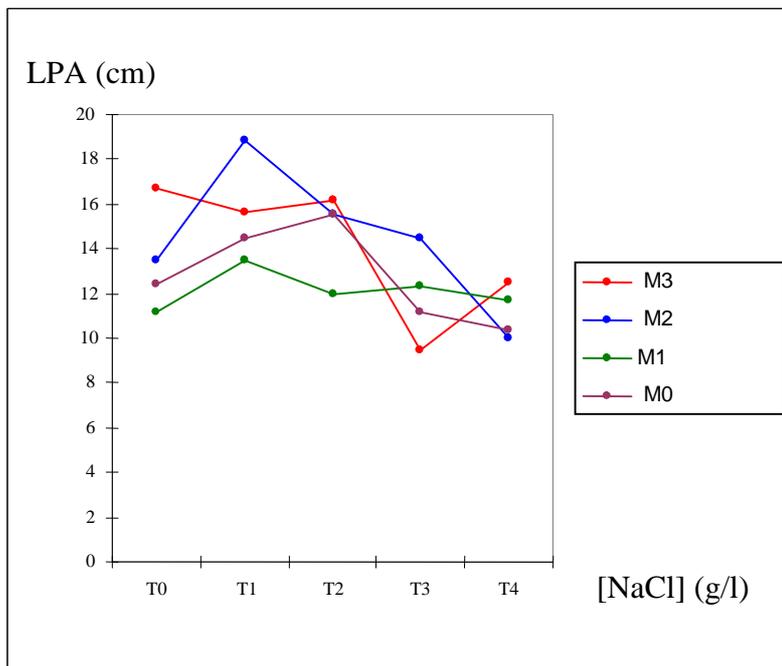


Figure 23: La longueur de la partie aérienne (LPA) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A10) entre les différentes moyennes mesurées de la longueur de la partie aérienne (LPA) de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir treize groupements homogènes (annexe 3 tableau A62). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 21.5 cm représenté par les traitements (M1T0) ce qui constitue une augmentation de 14% par rapport au témoin représenté par le deuxième groupe (B). Tous les autres traitements présentent des valeurs inférieures à celle du témoin.

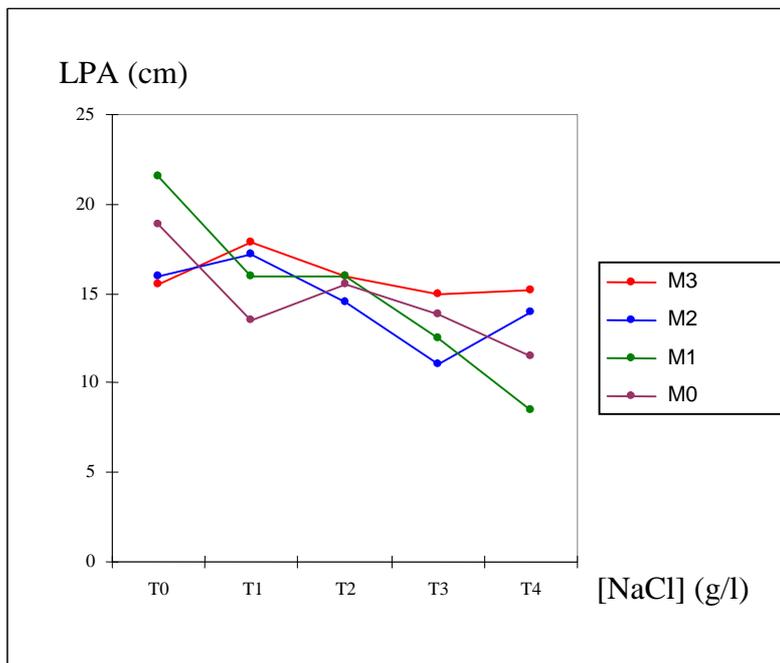


Figure 24: La longueur de la partie aérienne (LPA) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A37) entre les deux variétés et pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre

I.6. Longueur de la partie souterraine (LPS)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A11) entre les différentes moyennes mesurées de la longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir huit groupements homogènes (annexe 3 tableau A63). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 16 cm représenté par les traitements (M0T1) ce qui constitue une augmentation de 118% par rapport au témoin qui avec d'autre traitement représente le groupe (EF).le deuxième groupe (B) est représenté par (M0T2 – M1T1) avec une valeur de moyenne de 13 cm ce qui constitue une augmentation de 77% de la LPS. La présence du molybdène dans le sol de culture des plantes a fait augmenter leurs longueurs pour ainsi résister au stress salin d'une manière à rechercher en profondeur l'eau libre de sel.

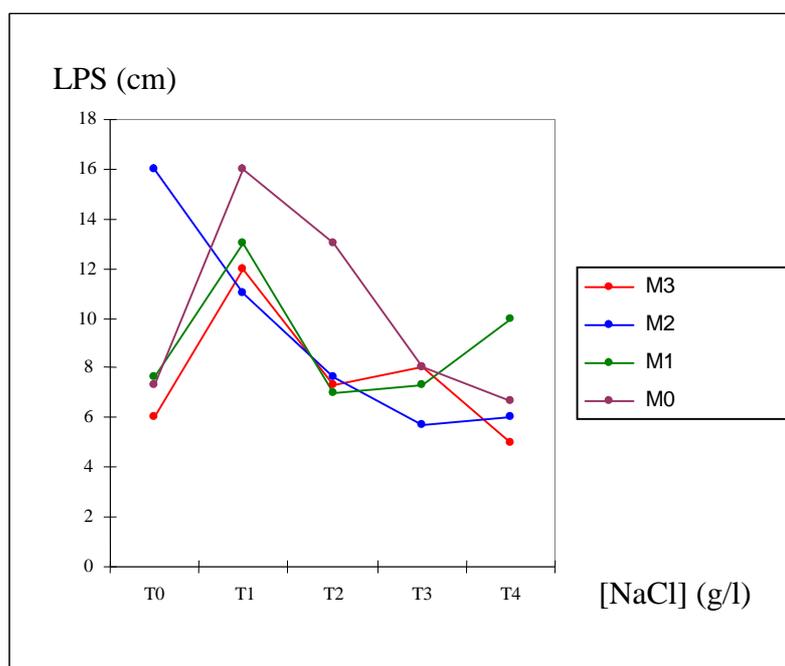


Figure 25: La longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A12) entre les différentes moyennes mesurées de la longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir quatorze groupements homogènes (annexe 3 tableau A64). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 11 et 10.5 cm représenté par les traitements (M3T1) et (M2T1) et qui, indique que ces concentrations provoquent une augmentation de 37% de la LPS de cette variété, le deuxième groupe (AB) est représenté par les traitements (M3T3) et (M0T3) avec une moyenne de 9.5 cm ce qui correspond à une augmentation de 18% de la LPS.

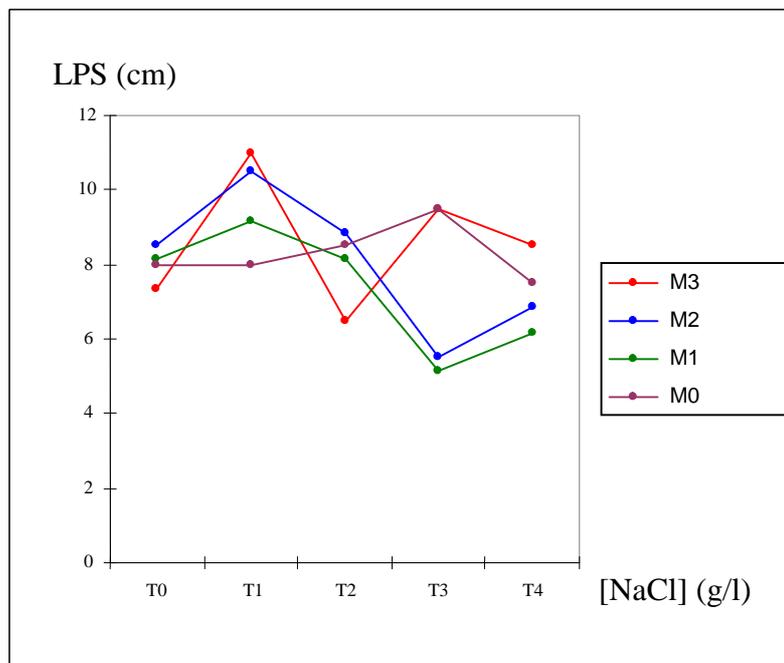


Figure 26: La longueur de la partie souterraine (LPS) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A38) entre les deux variétés et pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

Après avoir analysé les données qui concernent les paramètres morphologiques des deux variétés, on constate que les valeurs les plus élevées de la partie aérienne concerne la variété tema alors que la variété djedida semble développer un système racinaire plus important que celui de la variété tema, cela est dû à leur différence génotypique qui confère à chacune des caractéristiques propres et lui permettent de s'adapter à des situations nouvelles et différentes de stress.

Les stress abiotiques sont responsables d'une perte de rendement estimé à 50% pour les cultures les plus répondues (Bray et *al.* 2000 in Vincent , 2006). Ils constituent donc des facteurs limitants non négligeables. Ces stress se traduisent par des changements morphologiques, physiologiques, biochimiques et moléculaires qui affectent négativement la croissance de la plante et sa productivité (Ben Naceur et *al.*, 1998, 2001 ; Semmadi et Rahmoune, 1995; Wang et *al.*,2001).

La présence du molybdène a nettement fait augmenter la BPA des deux variétés par la concentration de 0.1 ppm et 0.2 ppm surtout en présence du stress salin avec les concentrations de 3, 6 et 9 g/l de NaCl. La BPR de la variété djedida prend la valeur la plus élevée en absence du molybdène et en concentration de 6g/l de sel alors que la BPA diminue fortement sous le stress salin et c'est la présence du molybdène qui cause son augmentation. Ce qui semble être en concordance avec les résultats trouvés par (Ben Khaled et *al.*, (2003) dans un travail effectué sur le trèfle; La croissance pondérale de la partie aérienne a été réduite de 20 % à 4 g.l₁ et de 44 % à 6 g.l₁. Le développement du système racinaire a été moins sensible. (BEN KHALED et *al.*, 2003)

La salinité réduit la croissance des plantes de *Phaseolus vulgaris* de 25 % (Khadri et *al.*, 2001).

L'haricot est extrêmement sensible à la salinité et on enregistre des pertes de rendement dans des sols de moins de 2 dSm⁻¹ de salinité (Läuchli, 1984 in Gama et *al.*, 2007)

Chez *Phaseolus vulgaris*, la concentration de 50 mM de NaCl cause un arrêt de croissance due à la réduction en photosynthétats causée par le sel (Brugnoli et Lauteri, 1991 in Gama et al., 2007).

Les réductions dans la biomasse de *Phaseolus vulgaris* sous des conditions de salinité étaient indicatives des limitations graves de croissance.

D'après les résultats que nous avons obtenus l'action favorable du molybdène sur les deux variété tema et djedida parait évidente mais on constate que dans certains paramètres tel que (BSA, BSR et LPA) la concentration M3 (0.4ppm) constituerait une toxicité car elle cause la diminution de ces paramètres. D'autres travaux effectués sur l'action du molybdène sur l'haricot et d'autres plantes mettent en évidence son effet positif.

La combinaison du molybdène et l'azote a augmenté le rendement d'haricot de 90% à 200%. (Amane et al., 1999)

Une études menée sur l'haricot affecté par une maladie appelée (angular leaf spot); l'application du Mo diminue la région dans laquelle progresse la maladie sur la feuille de 38% et fait augmenter la photosynthèse foliaire de 26%, et la biomasse de 51%. (De Jesus et al., 2004)

La fertilisation foliaire de l'haricot avec du molybdène ou le molybdène combiné avec du bore au début de la formation des bourgeons floraux a eu comme conséquence une augmentation de 5% de rendement en cosses (gousses) et graines, comparé au témoin et une augmentation de 3% du poids de graine par plante et le rendement en semences. (Janeczek et al., 2004)

La fertilisation foliaire avec des taux de molybdène de 14 à 100 g ha⁻¹ a augmenté le rendement en semence même de 40 % (Janeczek et al., 2004)

La production de biomasse sèche et le taux de protéine chez l'espèce *Trifolium pratense L.* a significativement augmenté quand la concentration du molybdène augmente dans les racines. (Lopez et al., 2007)

L'application combinée de P et Mo fait augmenter la biomasse sèche racinaire. L'application du Mo augmente la concentration du Mo et P dans la partie aérienne (Basak et al., 1982)

Chez le haricot mungo, (*Vigna radiata*), l'application foliaire du Mo augmente significativement le rendement en graines par 12.2%. L'application de 1.0 kg Mo/ha dans le sol et le traitement des graines avec 3.5g de Na₂MoO₄ /kg de graines a aussi augmenté le rendement en graines par 8.2% et 9.3% respectivement. Le taux des protéines en graine et le nombre des nodules par plantes augmentent avec les concentrations accrues du Mo. (Srinivasan et *al.*, 2007)

Le rendement en cosse et en semence du pois chiche (*Cicer arietinum*) est au maximum à 0.2mg dm⁻³, ce qui est 10 fois supérieur que le besoin habituel en Mo. Le poids de graine du pois chiche a été diminué davantage par un taux déficient (<0.02 mg dm⁻³) que par l'excès (2 mg dm⁻³) Mo. (Nautiyal et *al.*, 2004)

II. Les paramètres physiologiques

II.1. Teneur de la chlorophylle a (chl a)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A13) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir six groupements homogènes (annexe 3 tableau A65). Le premier groupe (A) dominant avec une valeur de 1.339 et 1.336 $\mu\text{g/g MF}$ représenté par les traitements (M1T0) et (M2T0) ce qui constitue une augmentation de 88% par rapport au témoin. Le 2^{ème} groupe est représenté par les traitements (M3T0) avec une valeur de 0.938 $\mu\text{g/g MF}$ ce qui constitue une augmentation 32% par rapport au témoin qui est le 3^{ème} groupe (BC). en absence du sel dans le sol les concentrations de M1, M2, M3 provoque une augmentation dans le taux de chlorophylle a.

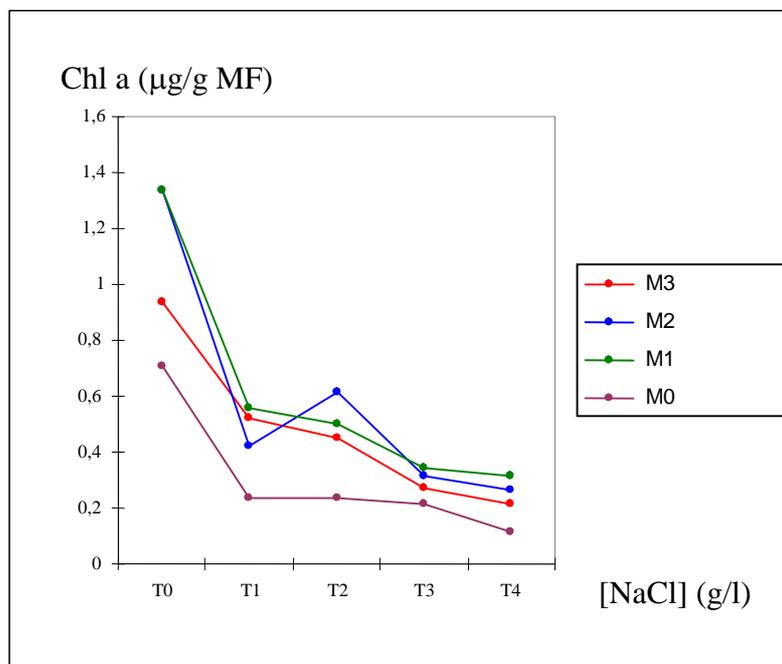


Figure 27: La teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A14) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir onze groupements homogènes (annexe 3 tableau A66). Le premier groupe (A) dominant est représenté par le témoin avec une valeur de 1.012 $\mu\text{g/g}$ MF, tous les autres traitements correspondent à des valeurs plus faibles que le témoin.

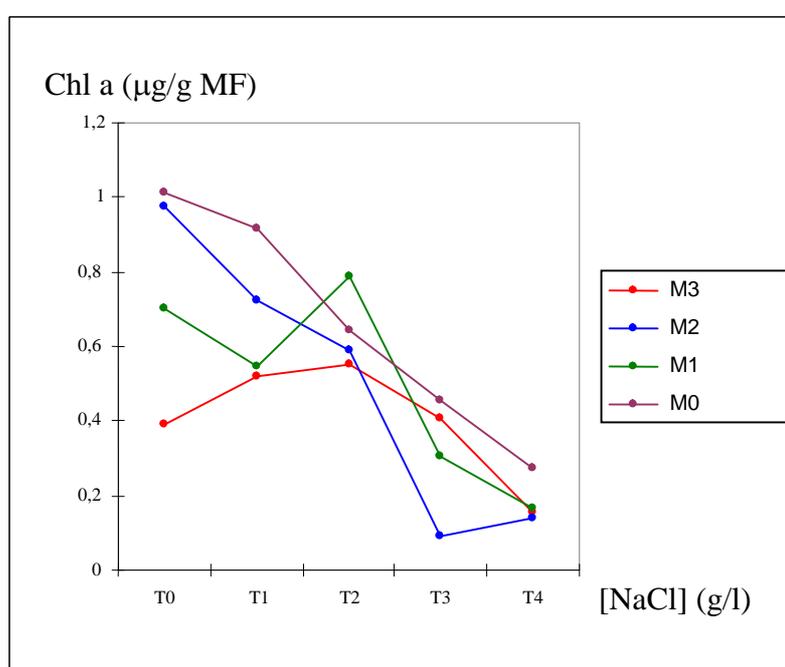


Figure 28: La teneur de la chlorophylle a (chl a) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y pas une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A39) entre les deux variétés mais il existe une différence très hautement significative pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés répondent de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

II.2. La teneur de la chlorophylle b (chl b)

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A15) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir deux groupements homogènes (annexe 3 tableau A67). Le premier groupe (A) dominant est représenté par le témoin avec une valeur de $0.732 \mu\text{g/g MF}$ et avec les traitements (M2T0) et (M1T0). Tous les autres traitements constituent le groupe (B) et présentent des valeurs de chl b inférieures à celle du témoin.

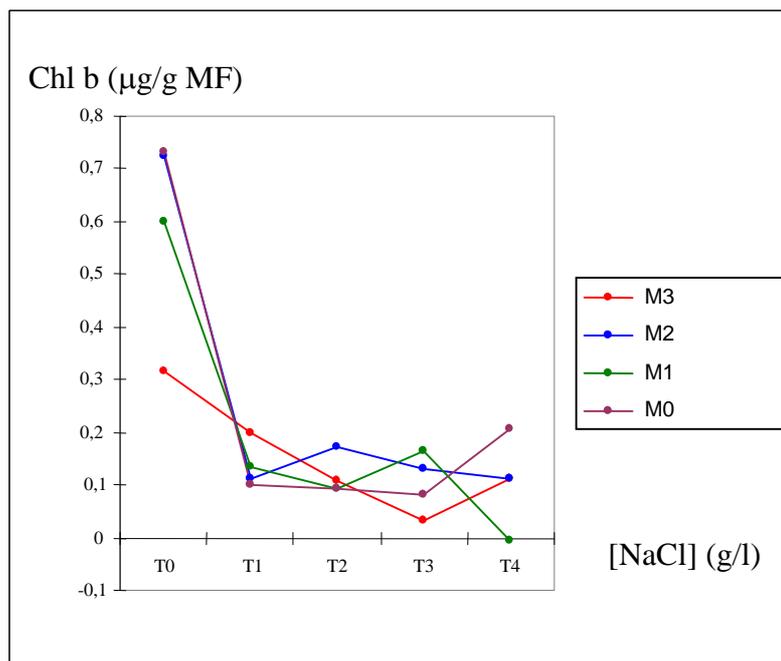


Figure 29: La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A16) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman-Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir cinq groupements homogènes (annexe 3 tableau A68). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements (M3T1) et (M2T2) avec une valeur de 0.459 et 0.455 $\mu\text{g/g}$ MF ce qui correspond à une augmentation de la chlorophylle b de 67%, le 2^{ème} groupe (AB) est représenté par les traitements (M2T0) ce qui correspond à une augmentation de la chlorophylle b de 45%.

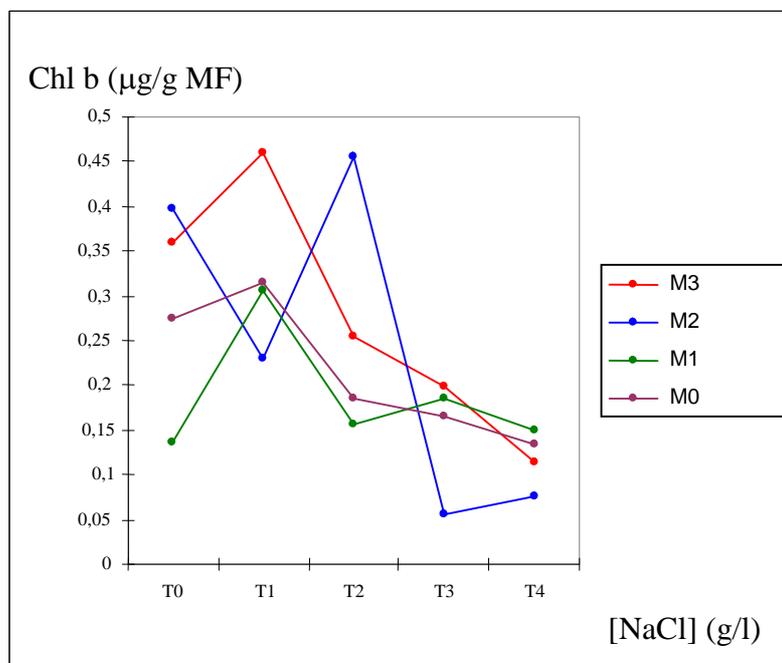


Figure 30 La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y a pas une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A40) entre les deux variétés mais il existe une différence très hautement significative pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés répondent de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

II.3. La teneur de la chlorophylle totale (chl(a+b))

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A17) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir trois groupements homogènes (annexe 3 tableau A69). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements (M2T0) et (M1T2) avec une valeur de 2.060 et 1.940 $\mu\text{g/g}$ MF ce qui correspond à une augmentation de 42% et 34% respectivement par rapport au témoin. Le 2^{ème} groupe (B) est représenté par le témoin avec le traitement (M3T0).

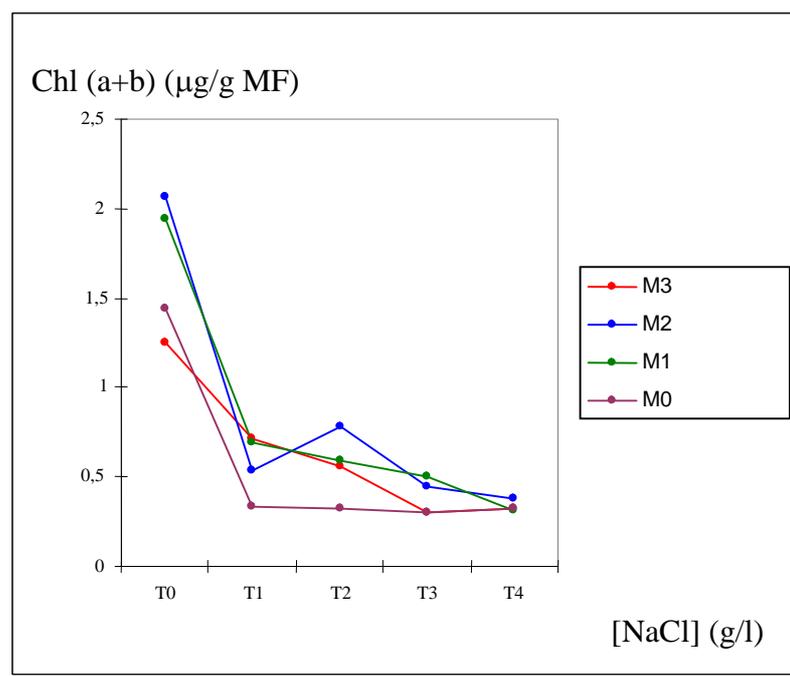


Figure 31: La teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A18) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir dix groupements homogènes (annexe 3 tableau A70). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements (M2T0) et le témoin par les valeurs 1.370 et 1.286 $\mu\text{g/g MF}$. Tous les autres traitements qui constituent les autres groupes présentent des valeurs de chl (a+b) inférieures à celle du témoin.

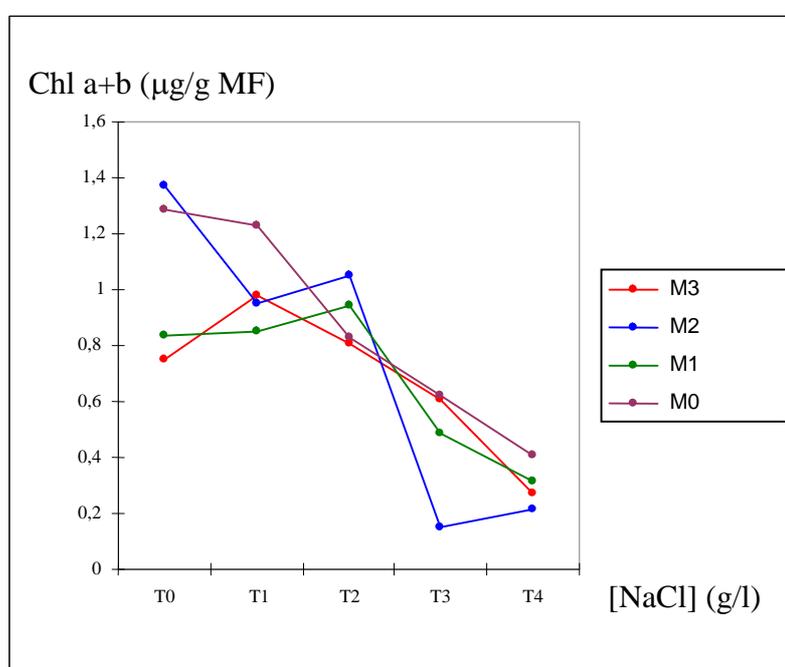


Figure 32: La teneur de la chlorophylle totale (chl a+b) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 2 tableau A41) entre les deux variétés mais il existe une différence très hautement significative pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre.

II.4. Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b))

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 1 tableau A19) entre les différentes moyennes mesurées du rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir deux groupements homogènes (annexe 3 tableau A71). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements (M1T4), tous les autre traitement font partie du groupe (B).

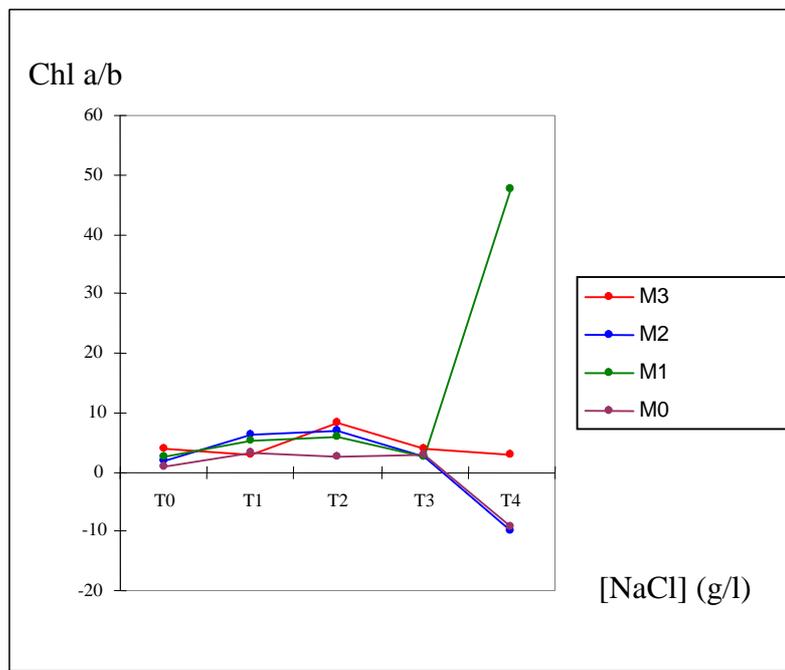


Figure 33: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 1 tableau A20) entre les différentes moyennes mesurées du rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir un groupement homogène (annexe 3 tableau A72). La valeur la plus élevée de ce groupe est donnée par les traitements (M1T0).

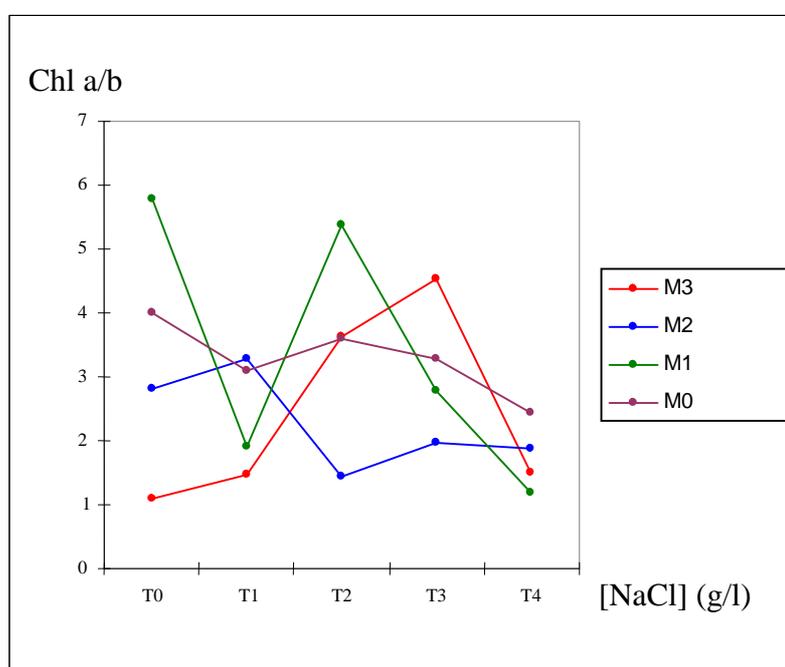


Figure 34: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl (a/b)) de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y pas de différence significative (annexe 2 tableau A42) entre les deux variétés ni pour les différents traitements ni pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés ne répondent pas de la même manière face à la présence du sel et du molybdène concernant ce paramètre

Les résultats que nous avons obtenu nous montrent l'effet dépressif du sel sur les deux variétés avec les concentrations T3 et T4 qui correspondent à 9 et 12 g/l de NaCl, ce qui correspond à une étude menée par Ashraf et *al.*, (2005) qui a rapporté que la diminution dans le taux de chlorophylle sous des condition de salinité, et qu'une diminution est significative chez les génotypes sensibles par rapport au génotypes tolérant. (Khan et *al.*, 2009). Chez trois cultivars de *Lycopersicon esculentum*, Les teneurs en chlorophylle a, b et totale ont été réduites sous l'effet d'un stress salin. (El-Iklil et *al.*, 2002)

On montre sur des feuilles de *Phaseolus vulgaris L.* que la salinité (100 mM NaCl) du milieu réduit la capacité photosynthétique (Seemann et Sharkey, 1986) Mais la présence du molybdène avec les concentrations de M1 et M2 qui correspondent à 0.1 et 0.2 ppm qui provoque une augmentation de la chlorophylle a, b et totale, ce qui est en concordance avec d'autre travaux.

L'application de $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ sur les plantes de *Vicia faba* Var. major a fait augmenté le taux de l'azote total, des sucres solubles, de la chlorophylle et de la vitesse de la photosynthèse. La croissance de nodules racinaires et la fixation de l'azote ont été stimulées, et plus d'assimilats ont été distribués vers les graines. (Xia et Xiong, 1991) L'application du Mo augmente l'activité de la nitrate réductase (NR), l'accumulation de l'azote total, le taux de chlorophylle et de protéines, stimule la croissance. La nitrate réductase et la glutamine synthétase sont deux enzyme clés dans l'assimilation de l'azote. L'application du Mo augmente l'activité de la nitrate réductase car le Mo fait partie de groupement fonctionnel de l'enzyme mais pas autant l'activité de glutamine synthétase. Dans des conditions de déficience de Mo le taux de chlorophylle diminue. (Yu et *al.*, 2001)

L'application du Mo a un effet positif sur le développement du blé, le rendement en azote total de la plante, le taux des saccharides, des protéines, du potassium et du magnésium sous les conditions d'un stress hydrique sévère. (Abd El Samad et *al.*, 2005) La fertilisation en molybdène conduit à un taux plus élevé en azote dans les feuilles chez l'espèce *Arachis hypogaea L.* (Quaggio et *al.*, 2004)

II.5. La teneur des sucres soluble

II.5.1. La teneur des sucres soluble dans les feuilles

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A21) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur des sucres soluble dans les feuilles de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir douze groupements homogènes (annexe 3 tableau A73). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements (M3T4) avec une valeur de $183.375 \mu\text{g/g MS}$ ce qui constitue une différence de 131% avec le témoin, le 2^{ème} groupe (B) est représenté par le traitement (M3T3) avec une valeur de $146.921 \mu\text{g/g MS}$, le 3^{ème} groupe (C) est représenté par le traitement (M3T2) avec une valeur de $113.439 \mu\text{g/g MS}$, le 4^{ème} groupe (CD) est représenté par le traitement (M1T2) avec une valeur de $113.439 \mu\text{g/g MS}$, la valeur la plus faible de la teneur des sucres solubles dans les feuilles est $33.748 \mu\text{g/g MS}$ et donnée par les traitements (M0T3) qui avec les traitements (M2T2) et (M2T4) constituent le dernier groupe (H). En absence du NaCl dans le milieu de culture toutes les concentrations du molybdène donne la même moyenne (fig.35), d'ailleurs ces traitements sont groupés dans le même groupe (CDEFG).

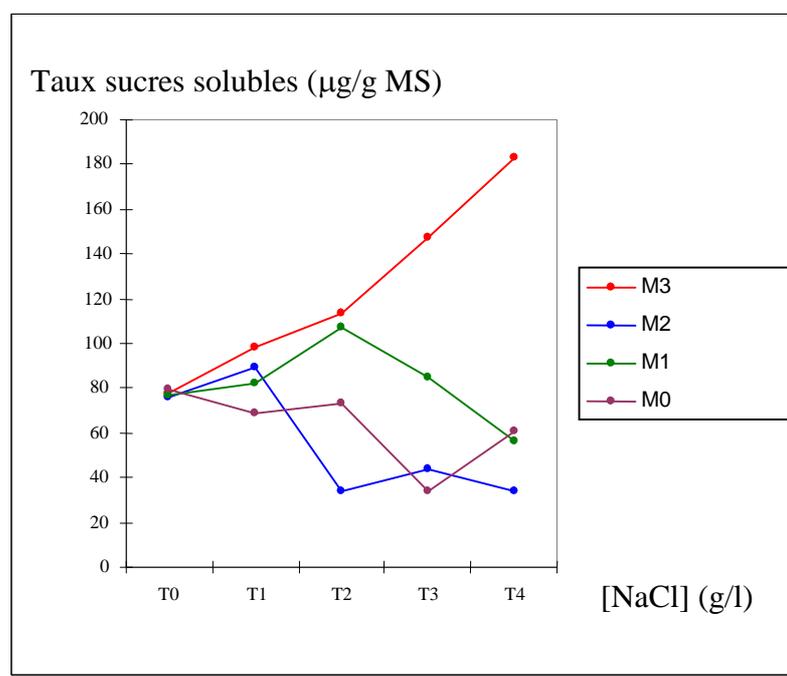


Figure 35: La teneur des sucres soluble dans les feuilles de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A22) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur des sucres solubles dans les feuilles de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir quatorze groupements homogènes (annexe 3 tableau A74). Le premier groupe (A) dominant est représenté par le témoin avec la valeur la plus importante (fig.36) de $137.991 \mu\text{g/g MS}$ et avec les traitements (M3T4) avec une valeur de $130.091 \mu\text{g/g MS}$. La valeur la plus faible est donnée par les traitements (M1T3) qui est égale à $27.239 \mu\text{g/g MS}$.

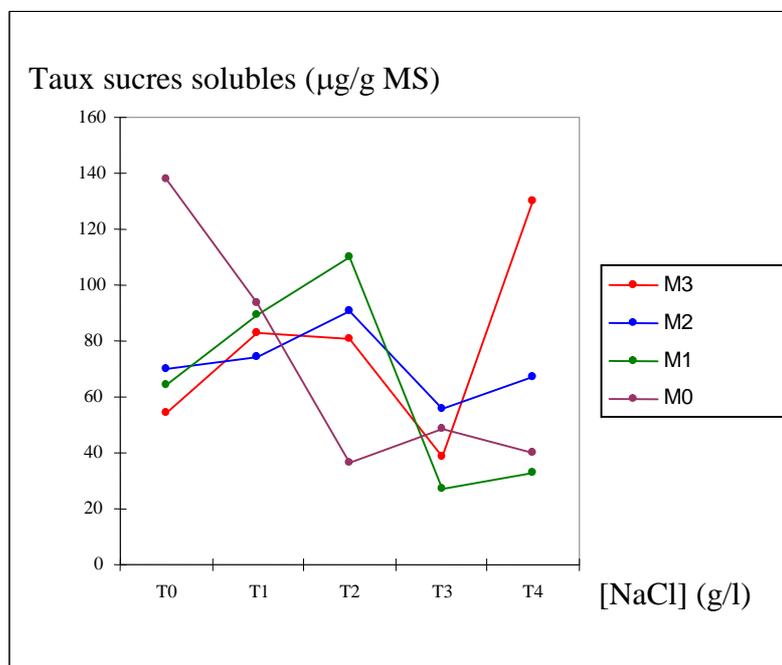


Figure 36: La teneur des sucres solubles dans les feuilles de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence hautement significative (annexe 2 tableau A43) entre les deux variétés et qu'il y a une différence très hautement significative pour les différents traitements ainsi que pour l'interaction variété et traitements ce qui indique que ces deux variétés n'accumulent pas de la même manière les sucres solubles dans leurs feuilles face à la présence du sel et du molybdène.

II.5.2. La teneur des sucres soluble dans les racines

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A23) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur des sucres soluble dans les racines de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir huit groupements homogènes (annexe 3 tableau A75). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M1T0) avec $76.106 \mu\text{g/g MS}$, le 2^{ème} groupe (AB) est représenté par le traitement (M3T0) avec une valeur de $62.891 \mu\text{g/g MS}$ et le 3^{ème} groupe (ABC) est représenté par le traitement (M3T1) avec une valeur de $56.166 \mu\text{g/g MS}$ ce qui constitue des augmentations de 117%, 76% et 57% respectivement. La valeur la plus faible est donnée par les traitements (M3T4) qui est égale à $16.306 \mu\text{g/g MS}$.

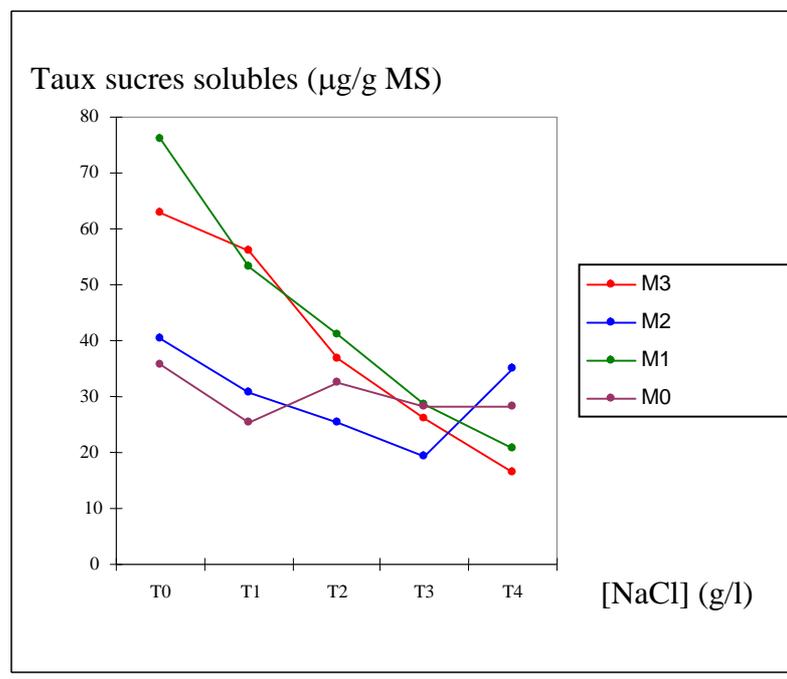


Figure 37: La teneur des sucres soluble dans les racines de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A24) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur des sucres solubles dans les racines de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir huit groupements homogènes (annexe 3 tableau A76). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M3T1) avec $62.677 \mu\text{g/g MS}$, le 2^{ème} groupe (AB) est représenté par les traitements (M1T1) et (M1T0) avec une valeur de $55.449 \mu\text{g/g MS}$ et $53.473 \mu\text{g/g MS}$, le 3^{ème} groupe (ABC) représenté par le témoin et les traitements (M3T2) avec des valeurs de $51.033 \mu\text{g/g MS}$ et $49.807 \mu\text{g/g MS}$.

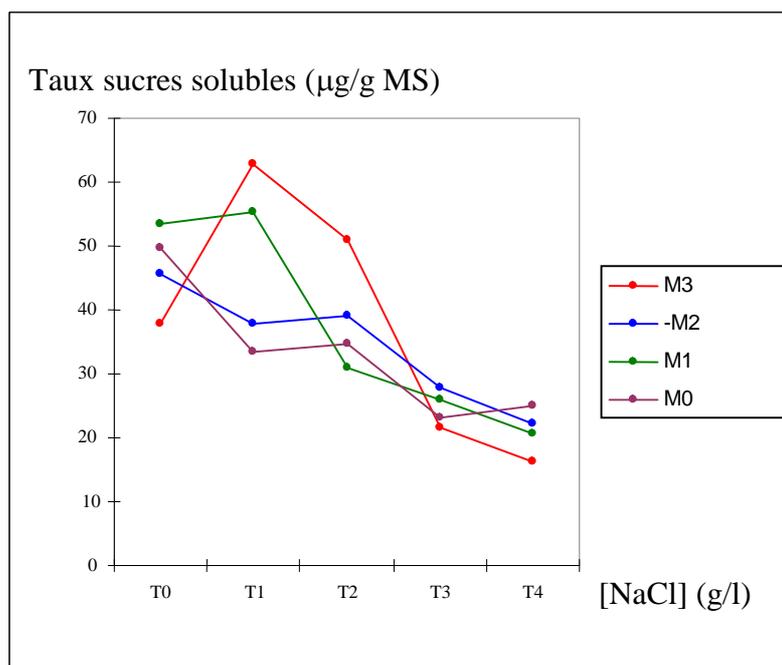


Figure 38: La teneur des sucres solubles dans les racines de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 2 tableau A44) entre les deux variétés et qu'il y a une différence très hautement significative pour les différents traitements mais pas de différence significative pour l'interaction variété et traitements ce qui indique qu'il n'y a pas de différence entre ces deux variétés dans l'accumulation des sucres solubles dans leurs racine face à la présence du sel et du molybdène.

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A 45) entre les deux organes ainsi que pour les différents traitements et pour l'interaction organes* traitements ce qui indique que chez la variété djedida la partie aérienne et la partie souterraine de la plantes n'accumulent pas les sucres solubles de la même manière

Et pour la variété tema, l'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A 46) entre les deux organes ainsi que pour les différents traitements et pour l'interaction organes* traitements ce qui indique que chez cette variété, la partie aérienne et la partie souterraine de la plantes n'accumulent pas les sucres solubles de la même manière

II.6. La teneur de la proline

II.6.1. La teneur de la proline dans les feuilles

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A25) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la proline dans les feuilles de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir neuf groupements homogènes (annexe 3 tableau A77). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M0T2) avec $66.960 \mu\text{g/g MS}$, le 2^{ème} groupe (B) est représenté par les traitements (M2T1) avec une valeur de $50.131 \mu\text{g/g MS}$ et le 3^{ème} groupe (BC) représenté par les traitements (M0T3) avec des valeurs de $46.531 \mu\text{g/g MS}$. Ce qui correspond à des augmentations de 270%, 170% et 150% du taux de la proline par rapport au témoin.

La valeur la plus faible du taux de la proline est enregistrée pour les individus qui ont reçu un traitement de (M3T0).

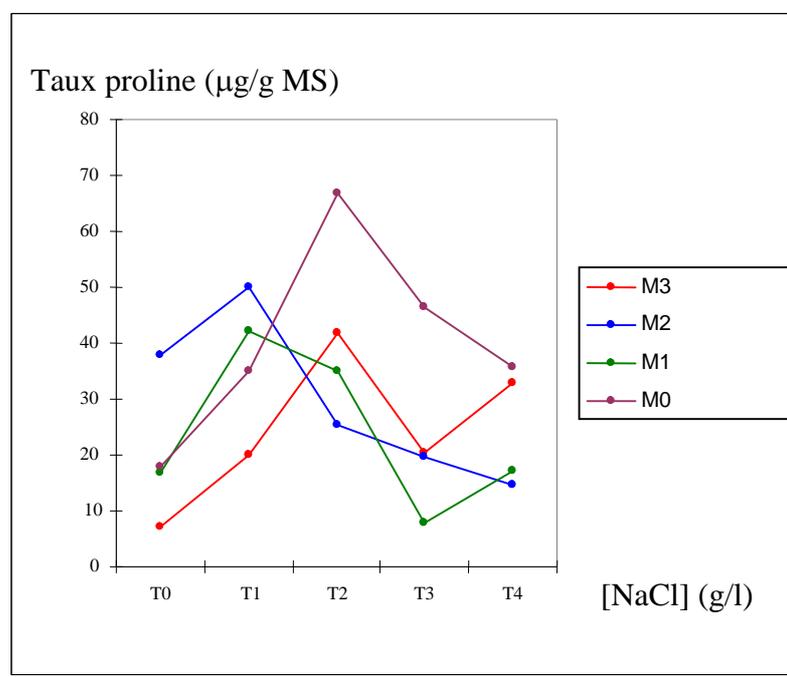


Figure 39: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A26) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la proline dans les feuilles de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir trois groupements homogènes (annexe 3 tableau A78). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M3T2) avec $90.555 \mu\text{g/g MS}$ ce qui correspond à une augmentation de 370% par rapport au témoin. Le 2^{ème} groupe (B) est représenté par les traitements (M3T3), (M3T1), (M0T2) et (M1T4). Le 3^{ème} groupe (C) représenté par le reste des traitements. La valeur la plus faible du taux de la proline est enregistrée pour les individus qui ont reçu un traitement de (M0T3) avec la valeur de $3.784 \mu\text{g/g MS}$.

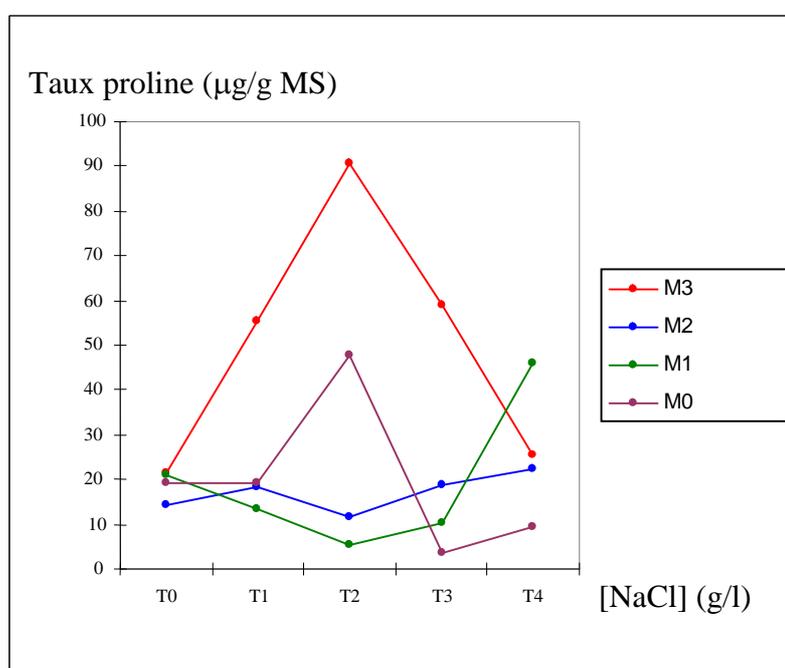


Figure 40: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il n'y a pas de différence significative (annexe 2 tableau A 47) entre les deux variétés et qu'il y a une différence très hautement significative pour les différents traitements et qu'il y a une différence très hautement significative pour l'interaction variété et traitements ce qui indique les deux variétés répondent de la même manière dans l'accumulation de la proline face au stress salin et a la présence du molybdène.

II.6.2. La teneur de la proline dans les racines

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A27) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la proline dans les racines de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir sept groupements homogènes (annexe 3 tableau A79). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M2T2) avec 47.285 $\mu\text{g/g MS}$ ce qui correspond à une augmentation de 252% par rapport au témoin. Le 2^{ème} groupe (B) est représenté par les traitements (M2T0). La valeur la plus faible du taux de la proline est enregistrée pour les individus qui ont reçu un traitement de (M3T2) avec la valeur de 2.115 $\mu\text{g/g MS}$.

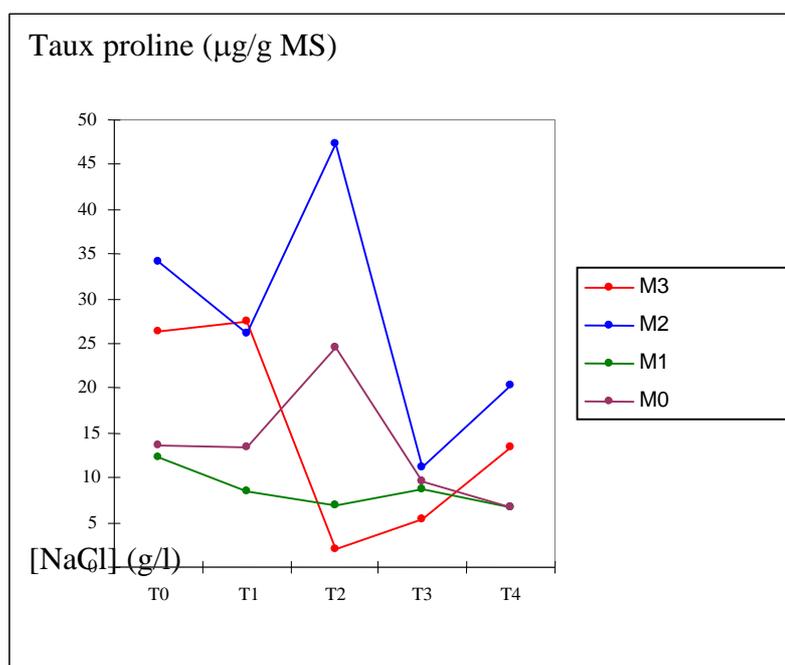


Figure 41: La teneur de la proline dans les racines de la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A28) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur de la proline dans les racines de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir treize groupements homogènes (annexe 3 tableau A80). Le premier groupe (A) dominant est représenté par (M3T4) avec 30.508 $\mu\text{g/g MS}$ ce qui correspond à une augmentation de 122% par rapport au témoin. Le 2^{ème} groupe (B) est représenté par les traitements (M1T1) ce qui correspond à une augmentation de 57% par rapport au témoin. Le 3^{ème} groupe (BC) est représenté par les traitements (M0T2) ce qui correspond à une augmentation de 38% par rapport au témoin. La valeur la plus faible du taux de la proline est enregistrée pour les individus qui ont reçu un traitement de (M3T2) avec la valeur de 2.021 $\mu\text{g/g MS}$.

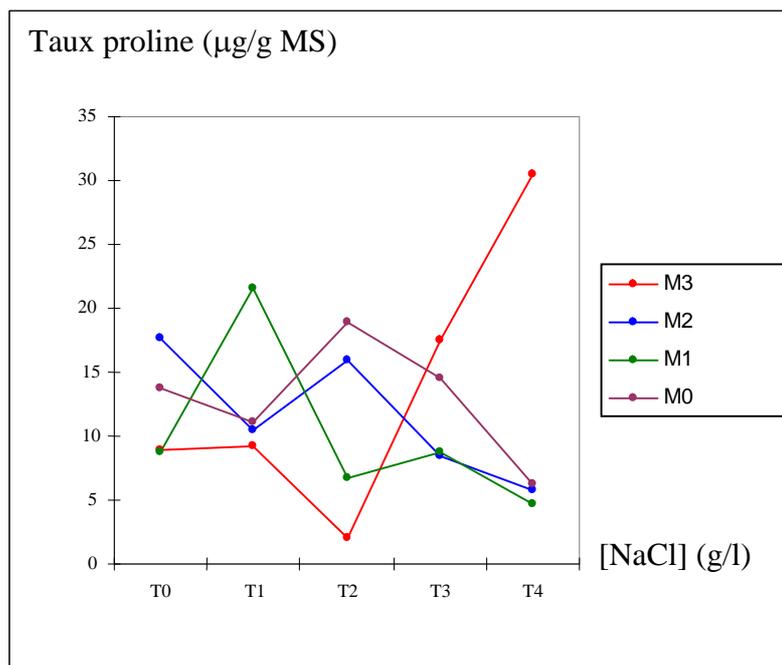


Figure 42: La teneur de la proline dans les racines de la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A48) entre les deux variétés ainsi que pour les différents traitements et pour l'interaction variétés* traitements ce qui indique que les deux variétés n'accumulent pas la proline de la même manière avec le stress salin et à la présence du molybdène.

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A 49) entre les deux organes ainsi que pour les différents traitements et pour l'interaction organes* traitements ce qui indique que chez la variété djedida la partie aérienne et la partie souterraine de la plante n'accumulent pas la proline de la même manière sous l'effet du stress salin et le molybdène.

Pour la variété djedida, il existe une corrélation négative ($r = -0.223$, $p = 0.078$) entre le taux de proline accumulée dans les feuilles et la chlorophylle totale et entre le taux de proline accumulée dans les racines et le taux de sucres solubles accumulés dans les feuilles ($r = -0.272$, $p = 0.036$). Il existe une corrélation positive entre la proline accumulée dans les feuilles et la longueur et la biomasse sèche et fraîche de la partie souterraine ($r = 0.401$, $p = 0.001$, $r = 0.539$, $p = 0.000$, $r = 0.517$, $p = 0.000$).

Pour la variété tema, il existe une corrélation positive entre la chlorophylle et tous les paramètres morphologiques. Il existe une corrélation positive entre la chlorophylle a et le taux de sucres solubles accumulés dans les feuilles et les racines ($r = 0.413$, $p = 0.001$, $r = 0.478$). Il existe une corrélation positive entre le taux de sucres solubles accumulés dans les feuilles et la LPA ($r = 0.449$, $p = 0.000$) et avec BSR ($r = 0.426$, $p = 0.001$). On remarque que la variété djedida développe un système racinaire important en réponse au stress salin, alors que la variété tema développe un système aérien plus important.

Et pour la variété tema, l'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A 50) entre les deux organes ainsi que pour les différents traitements et pour l'interaction organes* traitements ce qui indique que chez cette variété, la partie aérienne et la partie souterraine de la plante n'accumulent pas la proline de la même manière.

Les feuilles des deux variétés semblent accumuler une quantité importante dans les feuilles de sucres solubles sous les conditions de stress salin (T4, T3, T2), et on peut remarquer une dépression d'accumulation de cet élément dans les racines à ces concentrations ceci serait du à l'arrêt du développement de la plante a case de la toxicité au sel. La teneur de la proline accumulée dans les feuilles des deux variétés atteint les valeurs les plus importantes pour les individus soumis a des concentrations de M0, M3 et en situation de stress T2. Ce qui fait du traitement M3 une concentration toxique.

L'un des principaux caractères physiologiques de tolérance aux contraintes du milieu est l'ajustement osmotique. Celui-ci est réalisé grâce à une accumulation de composés osmorégulateurs conduisant à une réduction du potentiel osmotique permettant ainsi le maintien du potentiel de turgescence. (El Midaoui et *al.*, 2007)

L'osmorégulation permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques surtout dans les organes jeunes et la proline semble jouer un rôle dans le maintien des pressions cytosol-vacuole et de régulation du pH (Ottow et *al.*, 2005).

L'accumulation de ces composés organiques a été mise en évidence chez plusieurs espèces végétales soumises à la contrainte saline. Cette accumulation varie dans de larges proportions suivant l'espèce, le stade de développement et le niveau de la salinité. Les différences d'accumulation des solutés (Acides aminés libres, la proline et les sucres solubles totaux) entre les plantes témoins et les plantes soumises au stress salin sont très importantes. (El Midaoui et *al.*, 2007)

Il a été rapporté qu'en ce qui concerne les sucres solubles, des corrélations significatives et négatives ont été établies, en conditions salines, entre la production de la biomasse sèche aérienne et les teneurs des feuilles en sucres solubles totaux de certaines espèces comme le tournesol (El Midaoui et *al.*, 1999a in El Midaoui et *al.*, 2007), le haricot et le riz (Rather, 1984 in El Midaoui et *al.*, 2007). Alors que chez d'autres espèces comme le blé, l'orge et le triticale, ainsi que le cotonnier et le soja (Rather, 1984 in El Midaoui et *al.*, 2007), c'est plutôt le phénomène inverse qui a été observé : les variétés présumées plus tolérantes de ces espèces sembleraient accumuler des quantités plus élevées de sucres solubles.

Par ailleurs, certaines espèces possèdent la faculté de produire, sous contrainte saline, des rendements élevés, sans pour autant accumuler de fortes quantités de cet osmoticum dans leurs feuilles. Ce type de comportement implique donc la mise en place d'autres mécanismes d'adaptation à la salinité. (El Midaoui et *al.*, 2007)

Les teneurs en saccharose et en amidon des racines et des feuilles semblent indicatrices du degré de résistance des espèces à la salinité. Une étude comparative a été menée sur le haricot (très sensible), le riz (sensible), le soja (moyennement résistant) et le cotonnier (tolérant). Les analyses des sucres ont été fait sur des plantes de 21 à ;:35 jours, cultivées pendant sept jours sur des solution contenant 40 à 60 mM NaCl]. Les résultats révèlent que la teneur en saccharose des feuilles augmente considérablement chez le haricot et plus faiblement chez le riz. Par contre elle diminue légèrement chez le soja et plus fortement chez le cotonnier.

Dans un travail effectué sur le trèfle; La croissance pondérale de la partie aérienne a été réduite de 20 % à 4 g.l₁ et de 44 % à 6 g.l₁. Le développement du système racinaire a été moins sensible. La proline et les sucres solubles se sont significativement accumulés dans les feuilles sous l'effet du sel. (BEN KHALED et *al.*, 2003)

Des travaux ont montré que l'accumulation de sucres solubles dans la feuille d'agrumes pourrait être un indice de tolérance à la salinité.

III. Les paramètres biochimiques

III.1. La teneur en ADN

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A29) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur en ADN de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir neuf groupements homogènes (annexe 3 tableau A81). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements M2T0 avec une valeur de 1627,570 $\mu\text{mol/g MS}$, le deuxième groupe (B) est représenté par les traitements (M2T1 et M2T4) avec 1389,447 et 1372,170 $\mu\text{mol/g MS}$ et le troisième groupe (C) est représenté par le témoin avec une valeur de 1313,577 $\mu\text{mol/g MS}$. L'addition en molybdène en concentration de 0.2ppm (M2) de molybdène fait augmenter le taux d'ADN de 23% par rapport au témoin et pendant le stress salin on remarque qu'il y a une augmentation aussi de l'ordre de 5%.

La valeur la plus faible de la teneur en ADN (506,067 $\mu\text{mol/g MS}$) est enregistrée en l'absence du molybdène avec une concentration en sel de 3 g/l (T1).

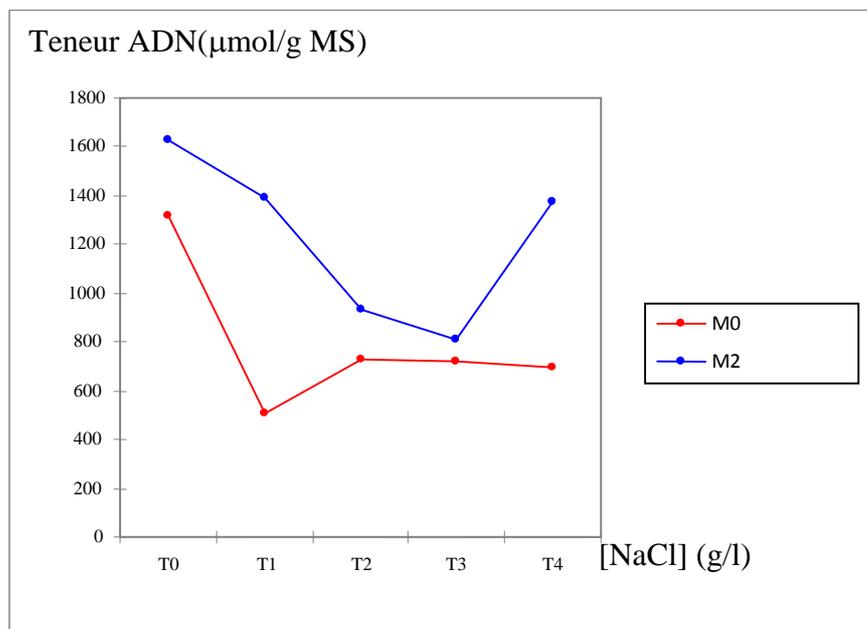


Figure 43: La teneur en ADN chez la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A30) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur en ADN de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir huit groupements homogènes (annexe 3 tableau A82). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements M2T0 avec une valeur de 2085,783 $\mu\text{mol/g MS}$, le deuxième groupe (B) est représenté par le traitement M2T3 avec 1359,400 $\mu\text{mol/g MS}$ et le troisième groupe est représenté par les traitements (M2T1 et M0T2) avec les valeurs de 1116,020 et 1102,990 $\mu\text{mol/g MS}$. L'addition de molybdène en concentration de 0,2 ppm (M2) de molybdène fait augmenter le taux d'ADN de 150% par rapport au témoin et pendant le stress salin (T3) on remarque qu'il y a une augmentation aussi de l'ordre de 64%.

La valeur la plus faible de la teneur en ADN (543,627 $\mu\text{mol/g MS}$) est enregistrée en l'absence de molybdène avec une concentration en sel de 9 g/l (T1).

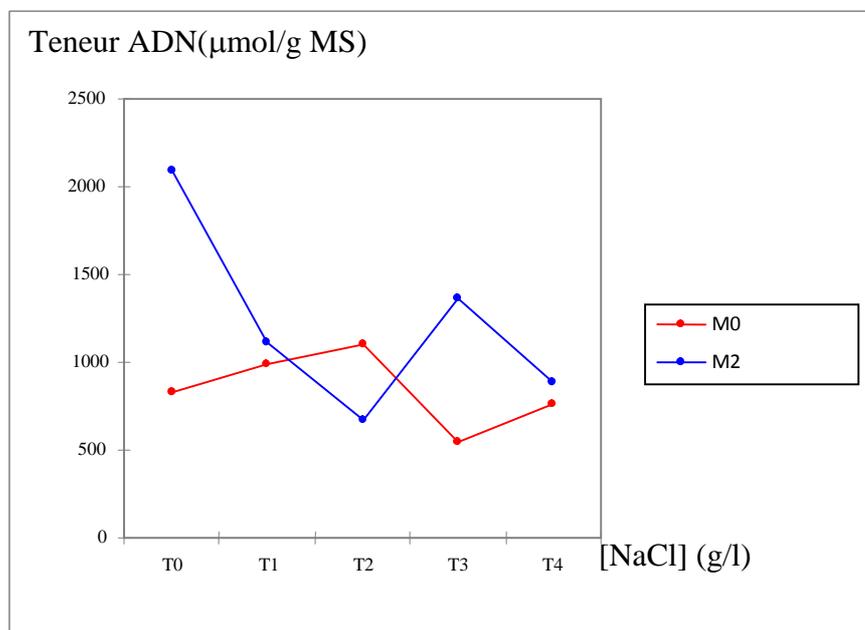


Figure 44: La teneur en ADN chez la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence hautement significative (annexe 2 tableau A 51) entre les deux variétés ainsi qu'une différence très hautement significative pour les différents traitements et pour l'interaction variétés* traitements ce qui indique que les changements de la quantité d'ADN sous l'influence du stress salin et la présence du molybdène chez les deux variétés s'opèrent d'une manière différente.

III.2. La teneur en ARN

La variété djedida

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A31) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur en ARN de la variété djedida en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman-Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir sept groupements homogènes (annexe 3 tableau A83). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements M0T3 avec une valeur de 731,039 $\mu\text{mol/g MS}$, le deuxième groupe (B) est représenté par le traitement M0T2 avec 682,927 $\mu\text{mol/g MS}$ et le troisième groupe (C) est représenté par les traitements (M2T3 et M2T2) avec les valeurs de 592,048 et 580,465 $\mu\text{mol/g MS}$. L'addition de molybdène en concentration de 0,2 ppm (M2) de molybdène fait augmenter le taux d'ARN de 64% par rapport au témoin et pendant le stress salin (T3) on remarque qu'il y a une augmentation aussi de l'ordre de 64%. La valeur la plus faible de la teneur en ARN (200,245 $\mu\text{mol/g MS}$) est enregistrée par le groupe (G) des traitements M2T1.

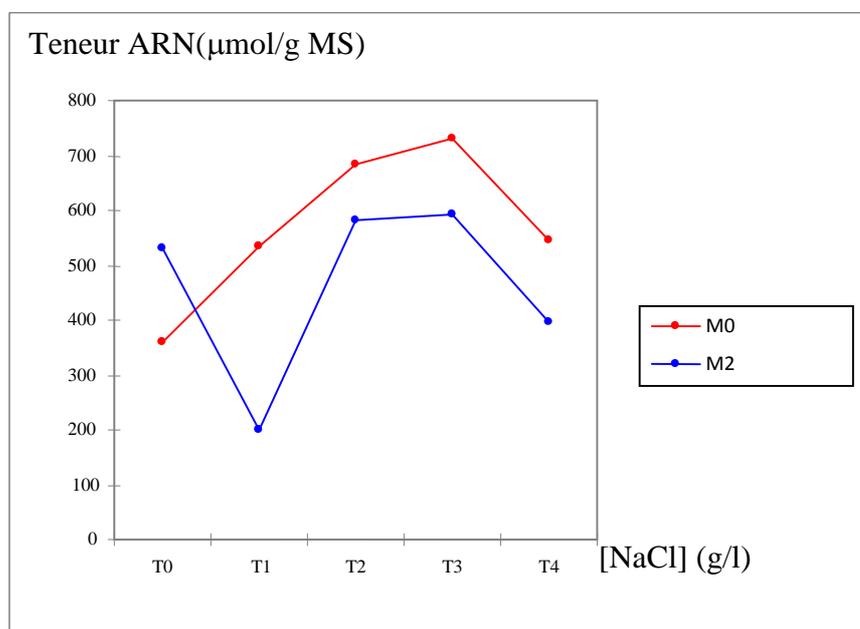


Figure 45: La teneur en ARN chez la variété djedida

La variété tema

L'analyse de la variance à un critère de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 1 tableau A32) entre les différentes moyennes mesurées de la teneur en ARN de la variété tema en présence du stress salin et du molybdène, et le test de Newman et Keuls au seuil $\alpha = 5\%$ fait ressortir huit groupements homogènes (annexe 3 tableau A84). Le premier groupe (A) dominant est représenté par les traitements M2T3 avec une valeur de 1246,463 $\mu\text{mol/g MS}$, le deuxième groupe (B) est représenté par le traitement M2T2 avec 984,073 $\mu\text{mol/g MS}$ et le troisième groupe (C) est représenté par le traitement M2T0 avec une valeur de 591,380 $\mu\text{mol/g MS}$. L'addition en molybdène en concentration de 0.2ppm (M2) de molybdène, et pendant le stress salin (T3), fait augmenter le taux d'ARN de 145% par rapport au témoin et en présence de 6g/l de NaCl (T2) on remarque qu'il y a une augmentation aussi de l'ordre de 93%. La valeur la plus faible de la teneur en ARN (232,767 $\mu\text{mol/g MS}$) est enregistrée par le groupe (G) des traitements M0T2.

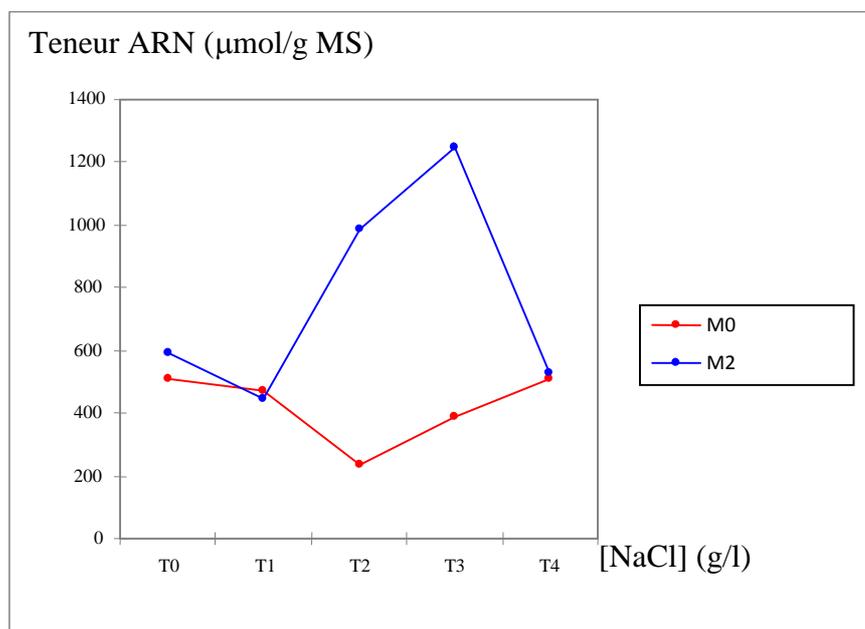


Figure 46: La teneur en ARN chez la variété tema

L'analyse de la variance à deux critères de classification montre qu'il y a une différence très hautement significative (annexe 2 tableau A 52) entre les deux variétés ainsi qu'une différence très hautement significative pour les différents traitements et pour l'interaction variétés* traitements ce qui indique que le taux d'ARN est influencé par le stress salin et la présence du molybdène chez les deux variété différemment.

Il y a une expression supplémentaire de l'ARN en condition de stress pour les deux variétés et la valeur la plus importante est enregistrée pour la concentration T3 de NaCl. La concentration de M2=0.2 ppm provoque une augmentation de la teneur en ADN en absence du stress salin et en sa présence aussi.

Chez les feuilles des plantes de la moutarde cultivé sur un milieu déficient en Mo, il y a eu dépression dans les concentrations de l'ADN, de l'ARN, des protéines azotées et des activités des nitrate réductase et cytochrome c oxydase (Chatterjee *et al.*, 1985) ce qui est en concordance avec nos résultats obtenus concernant la diminution du taux d'ADN et d'ARN des deux variétés sous l'effet du stress salin. La salinisation réduit la vitesse du développement cellulaire et la synthèse des protéines et ARN dans les feuilles de l'haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) (Nieman, 1965 in Katterman, 1990)

Les différences phénotypiques chez *Phaseolus vulgaris* L. tropicale n'existent pas dans l'efficacité en absorption du Mo mais dans sa distribution vers les parties dans les plantes. (Yu *et al.*, 2002), comme nous avons remarqué sur nos deux variétés que l'action du molybdène sur les différents paramètres est réalisée d'une manière différente, il agit de façon différentes chez les deux variétés étudiées, ainsi on remarque que sous l'effet du stress salin et la présence du molybdène, la variété tema développe une importante biomasse aérienne alors que la variété djedida développe un système racinaire important.

Le Mo peu contribué considérablement à la tolérance au stress hydrique chez le blé inoculé avec *Azospirillum*. (Abd El Samad *et al.*, 2005), comme nous pouvons constater que la présence du molybdène joue un rôle important dans la croissance de l'haricot et surtout en condition de stress salin où on a pu remarquer la nette augmentation de la biomasse et la longueur des parties aérienne et racinaire et ainsi de la chlorophylle et de l'ADN, ce qui peut contribuer à sa tolérance face à la salinité

Chapitre 2: Radioisotopie et Scintigraphie

Les images obtenues par la gamma-caméra des plantes de la variété djedida sont représentées par les figures 47, 48, 49, 50, 51. Les résultats obtenus concernant la distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc à l'intérieur des plantules soumises à différentes concentrations de NaCl sont résumés dans le tableau 09.

Temps [NaCl]	1h	2h	3h	4h	5h
0 g/l	0	0	4 cm	6 cm	10 cm
3 g/l	0	0	3 cm	3.5 cm	4 cm
6 g/l	0	0	1 cm	2 cm	2.5 cm
9 g/l	0	0	0	0	1 cm
12 g/l	0	0	0	0	0

Tableau 09: La distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc à l'intérieur des plantes de la variété djedida

Les images obtenues par la gamma-caméra des plantes de la variété tema sont représentées par les figures 52, 53, 54, 55, 56. Les résultats obtenus de la distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc à l'intérieur des plantules traitées avec les différentes concentrations de NaCl présentes dans le sol sont résumés dans le tableau 10.

Temps [NaCl]	1h	2h	3h	4h	5h
0 g/l	4 cm	6 cm	11cm	11cm	11cm
3 g/l	0	0	1 cm	2 cm	4 cm
6 g/l	0	0	0	2 cm	4 cm
9 g/l	0	0	0	2 cm	3 cm
12 g/l	0	0	0	0	0

Tableau 10: La distance moyenne parcourue par le ^{99m}Tc a l'intérieur des plantes de la variété tema

Chez la variété tema; pour les concentrations 6 et 9 g/l on remarque que ces deux concentrations de NaCl provoquent un ralentissement de l'absorption du ^{99m}Tc plus que son transport et son translocation car la distance parcourue pendant les 3 premières heures est égale à zéro (donc il y a pas eu d'absorption) alors qu'en absence du NaCl pendant ce même temps la distance est de 11cm. La concentration de 12g/l de NaCl a empêché l'absorption du ^{99m}Tc car on ne remarque pas de zone radioactive sur les images qui représente la plante ; la distance est égale à zéro.

Chez la variété djedida, les concentrations 9 et 12 g/l empêchent l'absorption du ^{99m}Tc , la concentration de 6 g/l ralentit son transport ainsi que la concentration de 3 g/l qui l'empêche d'atteindre toute la plante ou il atteint la distance de 4 cm par rapport à la longueur de la plante qui est de 10 cm. Mais on remarque chez cette variété que l'absorption et la translocation ne sont pas aussi rapides que chez la variété tema ; chez laquelle on enregistre une absorption dès la première heure qui suit l'injection.

Ceci est peut être expliqué par les différentes interactions ioniques aux niveaux des racines suggérant une désorganisation de la barrière de perméabilité des cellules racinaires sous l'effet du NaCl. (Zid et Grignon, 1991)

Pour les plantules à l'état normal (0g/l de NaCl) de la variété tema on remarque qu'au bout de 5h le ^{99m}Tc atteint toute la hauteur de la plante et ses feuilles mais d'abord les feuilles adultes puis les jeunes feuilles et ceci est remarqué dans les images par l'intensité de la couleur dans les feuilles adultes par rapport aux jeunes feuilles.

On remarque chez les plantules de la variété djedida à l'état normal (0g/l de NaCl) qu'au bout de 5h le ^{99m}Tc atteint presque la hauteur de la plante mais pas encore les feuilles.

L'application foliaire du molybdène montre une distribution rapide à l'intérieur de la plante et une translocation vers la tige et les racines en 24 heures (Kaiser et *al.*, 2005), alors que dans notre travail l'absorption racinaire du ^{99m}Tc et sa translocation vers toute la plante se fait en 5 heures.

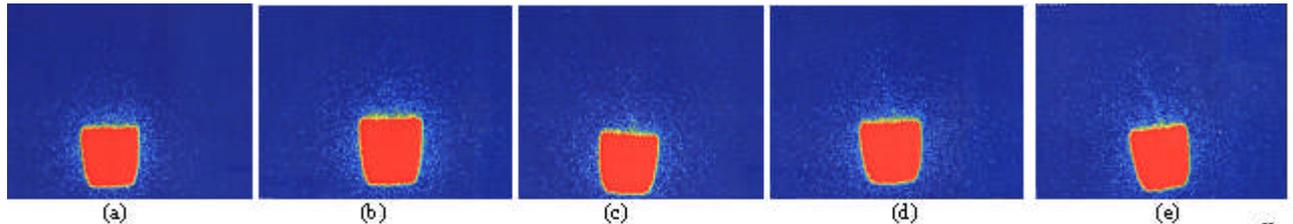


Figure 47: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état normal ([NaCl]=0g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

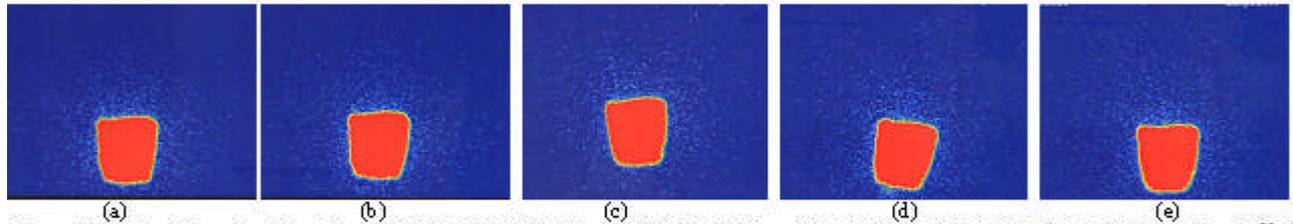


Figure 48: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=3 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

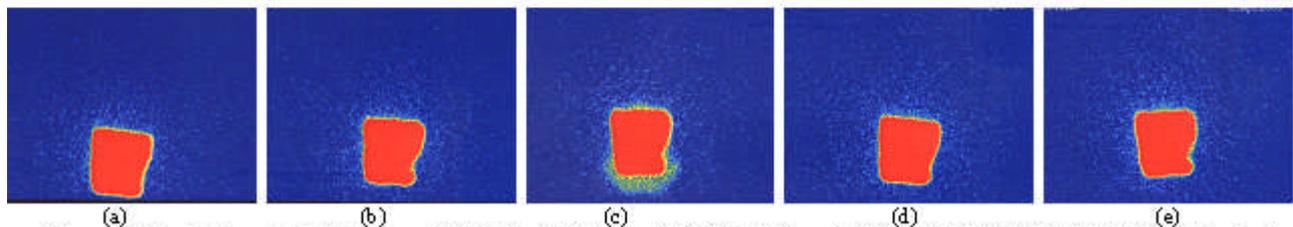


Figure 49: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=6 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

119

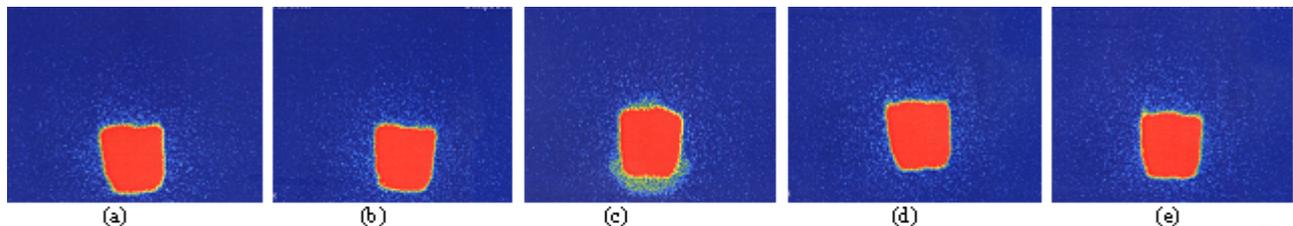


Figure 50: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=9 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

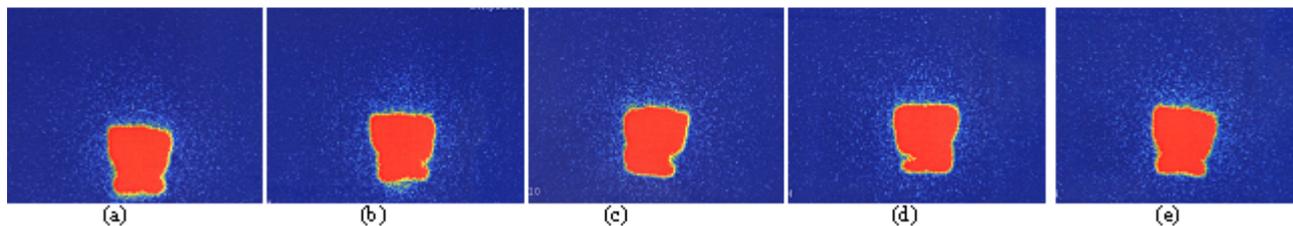


Figure 51: Photos d'une plantule de la variété djedida à l'état stressé ([NaCl]=12 g/l) après 1h (a), 2h (b), 3h (c), 4h (d), 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

120

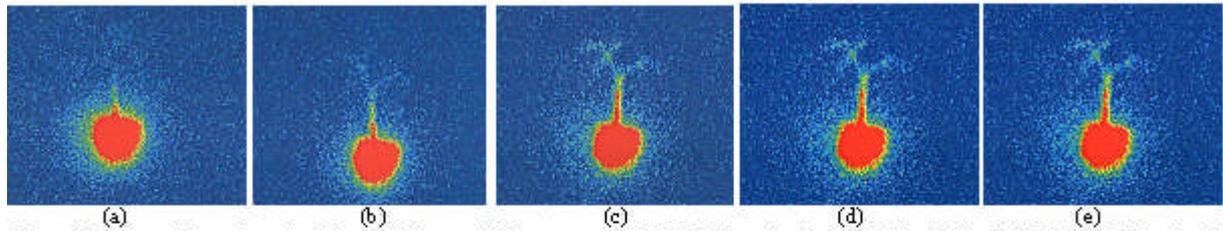


Figure 52: Photos d'une plantule de la variété *tema* à l'état normal ($[NaCl]=0g/l$) après 1h (a) 2h (b) 3h (c) 4h (d) 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

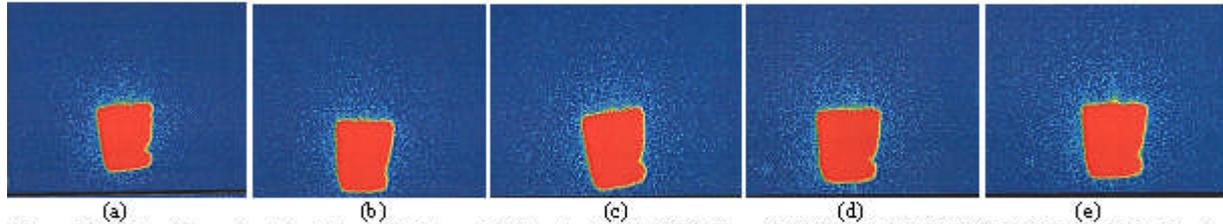


Figure 53: Photos d'une plantule de la variété *tema* à l'état stressé ($[NaCl]=3g/l$) après 1h (a) 2h (b) 3h (c) 4h (d) 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

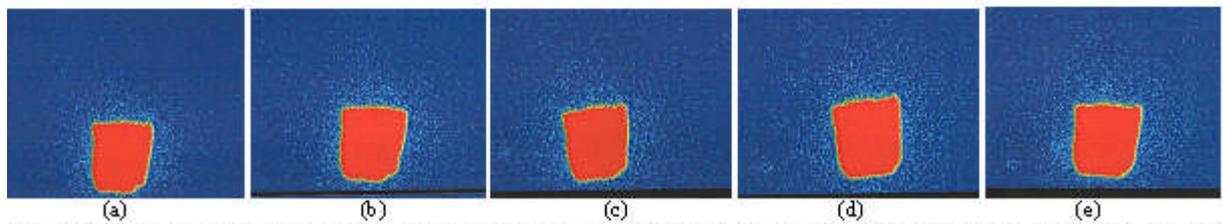


Figure 54: Photos d'une plantule de la variété *tema* à l'état stressé ($[NaCl]=6g/l$) après 1h (a) 2h (b) 3h (c) 4h (d) 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

121

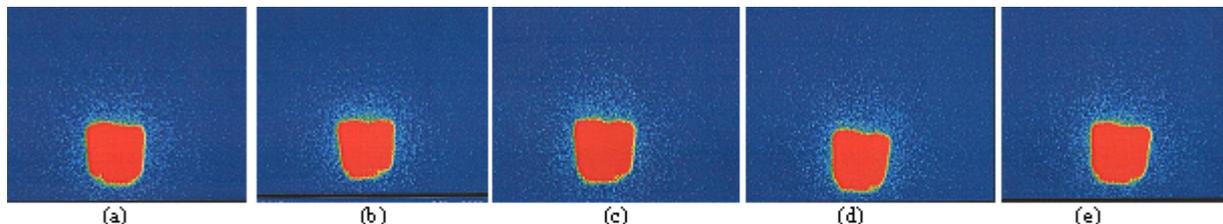


Figure 55: Photos d'une plantule de la variété *tema* à l'état stressé ($[NaCl]=9g/l$) après 1h (a) 2h (b) 3h (c) 4h (d) 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

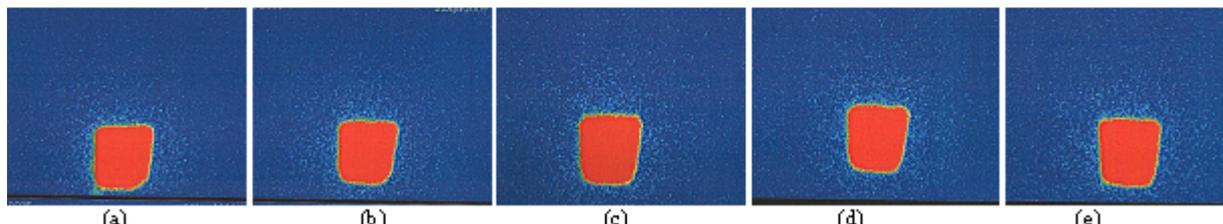


Figure 56: Photos d'une plantule de la variété *tema* à l'état stressé ($[NaCl]=12g/l$) après 1h (a) 2h (b) 3h (c) 4h (d) 5h (e) d'injection du ^{99m}Tc

122

CONCLUSION

Le molybdène est un oligoélément important pour la croissance de l'haricot qui est sensible à la salinité.

Les deux variétés arrivent à maintenir un taux optimal de plusieurs de leurs paramètres vitaux sous la condition de stress salin léger (3g/l) mais en présence de molybdène donc il pourrait atténuer l'action négative du sel NaCl.

La biomasse de la partie aérienne de la variété tema est plus développée et plus importante par rapport à la variété djedida surtout en présence du molybdène.

Il y a une accumulation plus importante des sucres solubles et de la proline dans les feuilles de la variété djedida ce qui fait d'elle une variété plus sensible que la variété tema. Il y a une synthèse d'ADN et d'ARN plus importante chez la variété tema surtout en présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm, ce qui lui confère un caractère de tolérance par rapport à la variété djedida.

La concentration de 0.2ppm constituerait une concentration optimale pour la croissance de l'haricot en condition de stress salin mais la concentration de 0.4ppm pourrait constituer une toxicité pour sa croissance.

L'activité spécifique (0.4 mCi/ml) nous a permis d'avoir la bonne acquisition des images. En absence du NaCl, le ^{99m}Tc atteint toute la hauteur des plantes en 5heures mais atteint les feuilles adultes en premier lieu, là où il serait accumulé par rapport aux jeunes feuilles. Si le molybdène apporté par voie foliaire atteint la tige et la racine en 24h, quand il est apporté par voie racinaire il atteindrait la plante entière de l'haricot en 5heures.

Pour la variété djedida la présence du NaCl a ralenti le transport du molybdène et son translocation vers la partie aérienne par rapport à la variété tema chez qui le ^{99m}Tc atteint la plante entière en 5h ce qui lui confère encore une fois le caractère de tolérance par rapport à la variété djedida.

La présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm en milieu de culture de l'haricot fait augmenter la chlorophylle, la rendement en biomasse, la quantité d'ADN et d'ARN chez les deux variété soumise au stress salin.

La présence du NaCl ralentirait l'absorption du molybdène ainsi que son transport ce qui confirme qu'il existerait un antagonisme entre le NaCl et le Mo qui est un élément essentiel à la croissance et le développement de l'haricot et pourrait corriger l'effet négatif du NaCl.

PERSPECTIVES

Au cours de notre travail nous avons essayé de définir l'effet de la salinité sur les plantes de deux variétés de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. et de définir l'action de la présence du molybdène dans le sol sur ces même plantes stressées qui s'avère être positive, alors il serait plus intéressant de mettre au point le mécanisme d'action du molybdène à l'échelle cellulaire.

Ainsi, une étude moléculaire pour identifier les gènes responsables de la synthèse des molybdoenzymes serait nécessaire pour déterminer le site d'action du Moco.

La variété tema montre des caractères de tolérance qui fait d'elle une variété intéressante pour intégrer un programme d'amélioration variétale, d'autres études approfondies sur cette variété seront nécessaires pour l'identification des gènes responsables de la tolérance à la salinité.

D'autres recherches plus approfondies relatives au transport du molybdène, apporteraient d'autres réponses, à savoir:

- apporter le ^{99m}Tc par voie foliaire, et déterminer le temps de translocation de celui-ci vers toutes les autres parties de la plante.
- Essayer des durées prolongées supérieures à de 5 heures comme temps d'acquisition d'images surtout pour les plantes stressées.
- Etablir une étude comparative avec notre espèce pour définir le transport de ces éléments.
- Utiliser d'autres techniques de dosage des éléments minéraux dans les plantes pour bien définir les interactions ioniques qui existent entre le NaCl et le Mo.
- Identification du rôle du Moco des molybdoenzymes activées lors des stress abiotiques.

- **Abd El Samad H.M., El Komy H.M., Shaddad M. A. K., Hetta A.M. (2005):** Effect of molybdenum on nitrogenase and nitrate reductase activities of wheat Inoculated with *Azospirillum brasilense* grown under drought stress. Gen.Appl. Plant Physiology. 31 (1-2), 43-54.
- **Agastian P., Kingsley S.J., Vivekanandan M. (2000):** Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. Photosynthetica 38, 287–290.
- **Amane M. I. V., Vieira C., Novais R. F., Araujo G. A. A. (1999):** Nitrogen and molybdenum fertilization of the common bean crop in the zona da mata region, Minas Gerais state, Brazil. Revista brasileira de ciência do solo. Vol. 23, n°3, pp. 643-650
- **Amersham Health: (2001):** Little Chalfont Buckinghamshire, code N°165. Kit for the preparation of technetium medranate injection PH (2001), Monrol Nuclear Products Inc Tubitak.
- **Anonyme 1:** <http://isaisons.free.fr/haricot.htm>
- **Anonyme 2:** <http://fr.wikipedia.org/wiki/Haricot>
- **Arbaoui M., Benkhelifa M., Belkhodja M. (2000):** Réponses physiologiques de quelques variétés de blé dur à la salinité au stade juvénile. Option méditerranéenne. Pp.267-270.
- **Ardisson V., Mathieu J-P., Ghezzi C., Fagret D. (2005):** les possibilité de marquage à l'iode 123 ou au technétium. Médecine nucléaire. Imagerie fonctionnelle et métallique.vol.29, n°, pp.168-178.
- **Ashraf M., Foolad M. R. (2007):** Role of glycine betaine and protein in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany. 59. pp 206-216.
- **Ashraf, M., Foolad M.R.(2005):** Pre-sowing seed treatment-a shotgun approach to improve germination, plant growth, and crop yield under saline and non-saline conditions. Advances in Agronomy, 88: 223-271.
- **Aydin A.,Tusan M., sezen Y. (1997):** Effect of sodium salt on growth and nutrient uptake of spinach (*Spinacea oleracea*) and bean (*Phaseolus vulgaris*)

- **Balík J., Pavlíková D., Tlustoš P., Sýkora K., Černý J. (2006):** The fluctuation of molybdenum content in oilseed rape plants after the application of nitrogen and sulphur fertilizers. PLANT SOIL ENVIRON. Vol. 52, N°7, pp. 301–307
- **Basak A., Mandal L. N., Haldar M. (1982):** Interaction of phosphorus and molybdenum in relation to uptake and utilization of molybdenum, phosphorus, zinc, copper and manganese by rice. Plant and Soil. Vol.68, N°2, pp. 261-269
- **Bayelo-Jiménez S.J., Debouk D.G., Lynch J.P. (2003):** Growth, gas exchange, water relations and ion composition of *Phaseolus* species grown under saline conditions. Field crop research. Vol.80, Issue.3, pp.207-222.
- **Bayuelo-Jiménez J., Debouk D.G., Lynch J.P.(2002):** Salinity tolerance in *Phaseolus* species during early vegetative growth. Crop Science. Pp.2184.
- **Belhadj-Tahar H., Darbieu M H. (2003):** Application de la chimie de coordination du technétium 99 dans le domaine de la biologie et de la médecine. Actualité chimique. Imagerie, Analyse et Diagnostic .Nov-Dec 2003. pp, 57-63
- **Ben Khaled A., Morte Gomez A., Honrubia M., Oihabi A. (2003):** Effet du stress salin en milieu hydroponique sur le trèfle inoculé par le Rhizobium. Agronomie. Vol.23, N°7, pp. 553-560.
- **Ben Naceur M., Ben Salem M., Rahmoune C., Chrfi A., El Jaafari S., Paul R. (1998):** Etude comparée du comportement de quelques variétés anciennes et quelques variétés nouvelles de blé dur (*Triticum durum* Defsf.) sous contrainte hydrique. Annales de l'INRA 71 : 251-273.
- **Ben Naceur M., Rahmoune C., Sdiri H., Maddah M., Selmi M. (2001):** Effet du stress salin sur la germination, la croissance et la production en grains de quelques variétés maghrébines de blé. Sécheresse 12 (3) : 167-174.
- **Ben Nacer M., Cheikh-M'hamed H., Maalem S., Rahmoune C. (2005):** Les indicateurs précoces de la tolérance à la salinité 1^{er} Colloque Euroméditerranéen de Biologie Végétale et Environnement, Annaba 28-30 Novembre 2005.
- **Bennett R., Willey N. (2003):** Soil availability, plant uptake and soil to plant transfer of ⁹⁹Tc. Journal of Environmental Radioactivity. (65), 215-231.
- **Berthomieu P., Conéjéro G., Nublat A., Brackenbury W.J., Lambert C., Savio C., Uozumi N., Oiki S., Yamada K., Cellier F., Gosti F., Simonneau T., Essah P.A., Tester M., Very A-A, Sentenac H., Casse F. (2003):** Functional analysis of AtHKT1 in *Arabidopsis* shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. Embo Journal 22, 2004-2014 Biotechnology 16, 123–132.

- **Brugnoli EM, Lauteri (1991):** Effect of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. *Plant Physiol.* 95: 628-635.
- **Burton K (1956):** A study of the conditions and mechanism of the diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of deoxyribonucleic acid. *Biochem. J* 62, 315-322.
- **Cachorro P., Ortiza A., Cerda A. (1993):** Effects of saline stress and calcium on lipid composition in bean roots. *Phytochemistry* vol. 32, n°5, pp. 1131-1136.
- **Calmon P., Métivier J.M., (2003):** fiche radionucléide Molybdène ⁹⁹Mo et environnement. Direction de l'environnement et de l'intervention - Service d'étude du comportement des radionucléides dans les écosystèmes.
- **Calu G. (2006):** *Arabidopsis thaliana* et *Thellungiella halophila*, plantes modèles dans l'étude du stress salin. Spectro Sciences.
- **Chartzoulakis K., Klapaki G. (2000):** Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci. Hortic.* 86, 247–260.
- **Chatterjee C., Nautiyal N., Agarwala S.C (1985):** Metabolic Changes in Mustard Plant Associated with Molybdenum Deficiency. *New Physiologist.* Vol.100, N°4, pp. 511-518.
- **Chen S., Li J., Wang S., Huttermann A., Altman A. (2001):** Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*; a hybrid in response to increasing soil NaCl. *Trees-Struct. Funct.* 15,186–194.
- **Colle C., Beaugeline –Seiller K., Masson M., Roussel-Hebet S. (2004):** fiche radionucléide. Technetium ⁹⁹Tc et environnement. IRS.25p.
- **Cramer GR. (2002):** Sodium-calcium interactions under salinity stress. In: “Salinity. Environment-Plants-Molecules”. Eds. A. Läuchli and U. Lüttge. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 205-227 (2002).
- **Dagnelie P. (1999):** Statistique théorique et appliquée. Tome 2. Inférence statistique à une et à deux dimensions. Bruxelles. Université de Boeck et Larcier. 659PP.
- **De Jesus W.C., Vale F. X. R., Coelho R. R., Hau R., Zambolim L., Berger R.D.(2004) :** Management of Angular Leaf Spot in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with Molybdenum and Fungicide. Vol.96, N°3, pp.665-670.

- **Denden M., Bettaieb T., Sahli A., Mathlouthi M. (2005):** Effet de la salinité sur la fluorescence chlorophyllienne, la teneur en proline et la production florale de trois espèces ornementales. *Tropicultura*. Vol. 23 N°4, pp220-226.
- **Dubois M., Gillet K.A. (1965):** Dosage des sucres totaux à l'ortho-toluidine, *J. Agr. Food Chem.* 13 : 137
- **Echevarria G., Vong P.C., Leclerc-Cessac E., Morel J.(1997):** Bioavailability of ⁹⁹Tc as affected by plant species and growth, Application form, and soil incubation. *Journal of environmental quality*, Vol. 26, n°4, 947-956
- **El Midaoui M., Benbella M., Aït Houssa A., Ibriz M., Talouizte A. (2007):** Contribution à l'étude de quelques mécanismes d'adaptation à la salinité chez le tournesol cultivé (*Helianthus annuus* L.). *Revue HTE* N° 136, pp.29-34.
- **El-Iklil Y., Karrou M., Mrabet R., Benichou M. (2002):** Effet du stress salin sur la variation de certains métabolites chez *Lycopersicon esculentum* et *Lycopersicon sheesmanii* *Canadian journal of plant science*. Vol. 82, n°1, pp. 177-183.
- **Esteves B. (2006):** L'importance éléments mineurs et des carences à la toxicité. *Agriculture, pêche et Alimentation Québec*.
- **Flores P., Botella M.A., Martinez V., Cedra A. (2000):** Ionic and osmotic effects on nitrate reductase activity in tomato seedlings. *J. Plant Physiol.* 156, 552–557.
- **Gama P. B. S., Inanaga S., Tanaka K., Nakazawa R. (2007):** Physiological response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings to salinity stress. *African Journal of Biotechnology* Vol. 6 (2), pp. 079-088
- **Gomez-Cadenas A., Arbona V., Jacas J., PrimoMillo E., Talon M. (2002):** Abscisic acid reduces leaf abscission and increases salt tolerance in citrus plants. *J. Plant Growth Regu.* 21, 234–240.
- **Haouala F., Ferjani H., Ben El Hadj S. (2007):** Effet de la salinité sur la répartition des cations (Na⁺, K⁺ et Ca²⁺) et du chlore(Cl⁻) dans les parties aériennes et les racines du ray-grass anglais du chiendent. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 11(3).235-244.
- **Hochmuth G., Maynard D., Vavrina C., Hanlon E., Simonne E (1991):** Plant Tissue Analysis and Interpretation for Vegetable Crop in Florida. University of Florida. IFAS Extension
- **Hristoskova MV., Geneva M., Stancheva I. (2006):** Response of pea plant (*Pisum sativum* L.) to reduce supply with molybdenum and copper . *international Journal of Agricultur & Biology.* 08- 2- 218-220.

- **Hunter W.N. (2004):** The making of Moco. Nature. Vol.430, pp.736-737.
- **IPTRID. (2006):** conférence électronique sur la salinisation. Extension de la salinisation et stratégie de prévention et réhabilitation.p2, 11.
- **Janeczek E., Kotecki A., Kozak M. (2004):** Effect of foliar fertilization with microelements on common bean (*Phaseolus vulgaris*) development and seed yielding.Vol.7, Issue 1.19pp.
- **Kaiser B.N., Gridley K.L., Brady J.N., Phillips T., Tyerman S.D. (2005):** The Role of Molybdenum in Agricultural Plant Production.Annuals of Botany 96: 745-754.
- **Kannan S., Ramani S. (1978):** Studies on Molybdenum Absorption and Transport in Bean and Rice. Plant Physiology. 62:179-181.
- **Katterman F. (1990):** Environmental injury to plants. Ed. Academic Press Inc. P.264.
- **Kaur N., Gupta A. K. (2005):** Signal transduction pathways under abiotic stress in plants. Current Science, Vol.88, N°11, pp.1771-1779
- **Khadri M., Pliego L. Soussi M., Lluch C., Ocana A. (2001) :** Ammonium assimilation and ureide metabolism in common bean (*Phaseolus vulgaris*) nodules under salt stress. Agronomy. 21, 635-643.
- **Khadri M., Tejera N. A., and Lluch C. (2006):** Alleviation of Salt Stress in Common Bean (*Phaseolus vulgaris*) by Exogenous Abscisic Acid Supply. Journal of Plant Growth Regulation. 25:110–119.
- **Khan M.A., Shirazi M.U., Ali Khan M., Mujtaba S.M., Islam E., Mumtaz S., Shereen A., Yasin Ashraf M. (2009):** Role of proline, K/Na ratio and chlorophyll content in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). Pak. J. Bot., 41(2): 633-638.
- **Krijger G.C., Van Vliet P.M., Wolterbeek H.T. (1999):** Metal speciation in xylem exudate of *Lycopersicon esculentum* Mill – technetium. Plant and Soil. Vol.212, N°2, pp.163-173.
- **Kuper J., Llamas A., Hecht H.J., Mendel R.R., Schwarz G. (2004):** Structure of the molybdopterin-bound Cnx1G domain links molybdenum and copper metabolism. Nature (430), 803-806.
-

- **Levitt, J. (1980):** Responses of Plant to Environmental Stress Chilling, Freezing and High Temperature Stresses, 2nd edn. Levitt, J. (ed.). Academic Press, New York, NY.
- **Lopez R.S., Alvear M., Gianfreda L., De La Luz Mora M. (2007):** Molybdenum availability in Andisols and its effects on biological parameters of soil and red clover (*Trifolium pretense* L.). Soil science. 172 (11): 913-924.
- **Lot f. (1955):** les radioisotopes au service de l'homme .UNESCO. MC.58.II.22.F.
- **Loué A. (1993):** Oligoéléments en agriculture. p. 209, 227. Ed. Nathan.
- **Mâalem S., Rahmoune C. (2009):** Toxicity of the Salt and Pericarp Inhibition on the Germination of Some *Atriplex* Species. American-Eurasian Journal of Toxicologic Sciences 1 (2): 43-49.
- **Madhava Rao K.V., Raghavendra A.S., Janardhan Reddy K. (2006):** Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. P41-99.
- **Maillard J. (2001):** Le point sur l'Irrigation et la salinité des sols en zone aride : Risques et Recommandations. Handicap International. Novembre 2001. 35p
- **Mazars C., Bourque C., Mithöfer A., Pugin A., Ranjeva R. (2008):** Calcium homeostasis in plant cell nuclei. New Phytologist (2008) doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02680.x.
- **Meloni D.A., Oliva M.A., Ruiz H.A., Martinez C.A. (2001):** Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. J. Plant Nutr. 24, 599–612.
- **Mendel R.R. (1997):** Molybdenum cofactor of higher plants: biosynthesis et molecular biology. Planta. 203: 399 - 405.
- **Mendel R.R. (2007):** Biology of the molybdenum cofactor. Journal of Experimental Botany. Vol.58, N°9, pp. 2289-2296.
- **Mendel R.R., Hansch R. (2002):** Molybdoenzymes and molybdenum cofactor in plants. Journal of Experimental Botany. Vol.53, N°375, pp.1689-1698.
- **Messedi D., Slama I., Laabidi N., Ghnaya T., Savoure A., Soltani., Abdelly C. (2006):** Effect of nitrogen deficiency, salinity and drought on proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. Biosaline Agriculture and Salinity Tolerance in Plants. Pp. 65-72.
-

- **Mohammad M., Shibli R., Ajouni M., Nimri L. (1998):** Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *J. Plant Nutr.* 21, 1667–1680.
- **Morsli B. (2007):** Étude de l'intrusion marine et de ses répercussions sur la dégradation des sols : cas des zones côtières d'Alger Est. Actes des JSIRAUF
- **Munns R., Husain S., Rivelli A.R., James R.A., Condon A.G.T, Lindsay M. P., Lagudah E.S., Schachtman D.P., Hare R. A. (2002):** Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. *Plant and Soil* 247: 93–105.
- **Mustafa Ait Haddou M., Bousrhal A., Benyahia H., Benazzouz A. (2002):** Effet du stress salin sur l'accumulation de la proline et des sucres solubles dans les feuilles de trois porte-greffes d'agrumes. *Fruits.* Vol. 57, n°5-6, pp. 335-340.
- **Nautiyal N., Singh S., Chatterjee C. (2004):** Seed reserves of chickpea in relation to molybdenum supply. *Journal of the science of food and agriculture.* Vol 85. Issue5. pages 860-864.
- **Olsen S.R, Watanbe F. S. (1979) :** Interaction of added gypsum in alkaline soils with uptake of iron, molybdenum, manganese and zinc by sorghum. *Soil Sci Soc Am J* 43:125-130.
- **Ottow E., Brinker M., Fritz E., Teichmann T., Kaiser W., Brosche M, Kangasjarvi J, Jiang X, Polle A. (2005):** *Populus euphratica* Displays Apoplastic Sodium Accumulation, Osmotic Adjustment by Decreases in Calcium and Soluble Carbohydrates, and Develops Leaf Succulence under Salt Stress. *Plant Physiology,* Vol. 139, pp. 1762–1772.
- **Parida A., Das A.B., Das P. (2002):** NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera arviiflora*, in hydroponic cultures. *J. Plant Biol.* 45, 28–36.
- **Parida A.K., Das A.B. (2005):** Salt tolerance and salinity effect on plants: review. *Ecotoxicology and Environmental Safety.* Vol.60, pp. 324-349.

- **Pasricha N.S., Randhawa N.S. (1972):** Interaction effect of sulphur and molybdenum on the uptake and utilization of these elements by raya (*Brassica juncea* L.). Plant and Soil. Vol.37, N°1, pp.215-220.
- **Pelmont J. (2005):** biodegradation et métabolisme. Les bactéries pour les technologies de l'environnement. Ed. EPD
- **Porch T.G., Tseung C., Schmelz E.A., Settles M. (2006):** The maize Viviparous 10/Viviparous 13 locus encodes the Cnx1 gene required for molybdenum cofactor biosynthesis. The Plant Journal. 45(2):250-263.
- **Quaggio J.A., Gallo P. B, Owino-Gerroh C., Abreu M.F., Cantarella H. (2004):** Peanut response to lime and molybdenum application in low pH soils. Revista Brasileira de Ciência do Solo. vol.28 no.4
- **Rahmoune C., Ben Naceur M., Cheikh-M'Hamed H., Maalam S. (2008):** Les indicateurs précoces de tolérance à la salinité chez les blés durs. p.151. Biotech2008. XIes Journées Scientifiques du réseau "Biotechnologies végétales / Amélioration des plantes et sécurité alimentaire" de l'Agence universitaire de la Francophonie. 30 juin-3 juillet 2008, Agrocampus Rennes. Rennes, France. 215 p.
- **Rahmoune C., Hubrecht F., Paul R., Bodart E. (1988) :** Acides aminés totaux et inhibition de la phytotoxicité du Cadmium par le Zinc. Arch. Inter. Physiol. Biochem., 96 (5):41.
- **Rahmoune C., Maâlem S., Redjel F., Hioun S. Bennaceur M. (2001):** Physiological and biochemical responses of two precocious varieties of wheat to phosphate rocks and TSP fertilisation in semi-arid land. Proc XIVth. International Plant Nutrition Colloquium, July 27- August 03-2001, Hannover, Germany.
- **Rahmoune C., Seridi R., Paul R., Dreze P. (2000):** Influence of Zinc Concentration in Solution Applied to Leaves and Roots on the Absorption and Translocation of Cd by Leaves. Agricultural sciences. Vol.7, N° 1. pp,72-77.
- **Renard S., Goffork J.P., Frankinet. (2007):** Optimisation de l'efficience de l'azote dans les rotations intégrant les cultures de légumes industriels en Hesbaye. Les dossiers de la recherche agricoles.
- **Rout G.R, Das P. (2002):** Rapid hydroponic screening for molybdenum tolerance in rice through morphological and biochemical analysis. ROSTILINNA V

- **Seemann J. R., Sharkey T. D. (1986):** Salinity and nitrogen effects on photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and metabolite pool sizes in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant physiology* Vol. 82, N°2, pp. 555-560.
- **Semmadi, A. et Rahmoune, C. (1995):** Influence de la pollution atmosphérique sur les rendements agricoles. *Rev. Sci. Technol.* 6 : 31-41.
- **Simonoff M., Khijniak T.V., Sergeant C., Vesvres M.H., Pravikoff M.S., Leclerc-Cessac E., Echevarria G., Denys S. (2003):** Technetium species induced in maize as measured by phosphorimager. *Journal of Environmental Radioactivity.* 70 .139–154.
- **Singh S.C., Sinha R.P., Hader D.P. (2002):** Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria. *Acta Protozool.* 41, 297–308.
- **Skiredj A. (2000):** Besoins des plantes en eau et en éléments nutritifs. Publication des fiches techniques des cultures maraîchères, aromatiques et condimentaires.
- **Snoussi S., Halitim A., Valles V. (2004):** Absorption hydrique en milieu salin chez la tomate et le haricot. *Cahiers Agricultures.* Vol.13, N° 3, 283-287
- **Srinivason S., Selvi R.V., Ramesh S Pandyan M., Sunder M., Kannan R., Marinuthu R. (2007):** Reponse of Mungbean to different methods and levels of Molybdenum application under acid soil conditions. *ISHS Acta Horticulturae 752: International Conference on Indigenous vegetables and Legumes.* p
- **Steinberg R.A (1953):** Symptoms of Molybdenum Deficiency in Tobacco. *Plant Physiology.* Vol. 28, N°2, pp. 319-322.
- **Tagami K., Uchida S. (2004):** Comparison of transfer and distribution of technetium and rhenium in radish plants from nutrient solution. *Applied radiation and isotopes : including data, instrumentation and methods for use in agriculture, industry and medicine.* Vol.61, N°6, pp.1203-1210.
- **Tagami K., Uchida S. (2005):** A comparison of concentration ratios for technetium and nutrient uptake by three plant species. *Chemosphere.* Vol.60, N°5, pp.714-717.
tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in transfer of ⁹⁹Tc.* *Journal of Environmental Radioactivity.* (65), 215-231.
- **Vincent, R. (2006):** Recherche et étude de marqueurs moléculaires de la réponse au stress chez l'algue brune *Laminaria digitata*. Thèse de doctorat. Biologie. Université de Rennes 1. 237pp.

- **Vinocur B., Altman A., (2005):** Recent advance in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology* **16**, 123–132.
- **Walker-Simmons M., Kurdna D.A., Warner R.L. (1989):** Reduced Accumation of ABA during water stress in Molybdenum Co-factor Mutant of Barley. *Plant physiology*. 90(2):728-733.
- **Wang G. Z., Li P.H., Fredricksen M., Gong Z-Z., Kim C. S., Zhang C., Bohnert H. J., Zhu J.-K., Bressan R. A., Hasegawa P. M. Zhao Y-X., Zhang H. (2004):** Expressed sequence tags from *Thellungiella halophila*, a new model to study plant salt-tolerance. *Plant Science*. Vol. 166, N°3, pp. 61-71.
- **Wang Y., Nil N. (2000):**. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 623–627.
- **Wang, W.X., Vinocur, B., Shoseyov, O. and Altman, A. (2001):** Biotechnology of plant osmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. *Acta Hort* 560: 285-292
- **Wu J.L., Seliskar D.M., Gallagher J.L. (1998):** Stress tolerance in the marsh plane *Spartina patens*: impact of NaCl on growth and root plasma membrane lipid composition. *Physiol. Plant.* 102, 307–317.
- **Xia M. Z., Xiong F.Q. (1991):** Interaction of molybdenum, phosphorus and potassium on yield in *Vicia faba* . *Journal of Agricultural Science*. Vol. 117 (1), pp. 85-89. *YROBA*. 48; 2002 (11) : 505-512.
- **Yu M., Hu C. X., Wang Y.H. (2006):** Effect of Molybdenum on the intermediate of chlorophyll biosynthesis of winter wheat cultivars under low temperature. *Agricultural sciences in China*. 5(9): 670-677.
- **Yu M., Hu C. X., Wang Y. H. (2001):**Influence of molybdenum on the Metabolism of Nitrogen in Winter Wheat Cutivars with Different molubdenum Efficiency.Proceeding of the 14th international plant nutrition collquium, July 28-August 3, 2001.
- **Yu M., Hu1 C.X., Wang Y.H. (2002):** Molybdenum efficiency in winter wheat cultivars as related to molybdenum uptake and distribution. *Plant and Soil*. Vol.245, N°2, pp.287-293

- **Zapata F., Roy R. N. (2004):** Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. Bulletin FAO Engrais et Nutrition Végétale. N°13, p103.
- **Zhu, J-K (2002):** Salt and drought stress signal transduction in plants. An. Rev. of Plant Biol. 53: 247- 73.
- **Zhu J.K. (2003):** Regulation of ion homeostasis under salt stress. Curr. Opin. Plant Biol. 6, 41–45.
- **Zid E., Grignon C. (1991):** Les test de sélection précoce pour la résistance des plantes au stress. Cas de stress salin et hydrique. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. pp.91-108.

Annexe I

ANOVA à un facteur contrôlé

Les paramètres morphométriques

La biomasse sèche aérienne (BSA):

Tableau N°A1: BSA de la variété djedida

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	1,332441	0,070128	488,36	0,000
Erreur	40	0,005744	0,000144		
Total	59	1,338185			

Tableau N°A2: BSA de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	5,823716	0,306511	1082,38	0,000
Erreur	40	0,011327	0,000283		
Total	59	5,835044			

La biomasse sèche racinaire (BSR):

Tableau N°A3: BSR de la variété djedida

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	0,0198259	0,0010435	544,42	0,000
Erreur	40	0,0000767	0,0000019		
Total	59	0,0199026			

Tableau N°A4: BSR de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	0,0136352	0,0007176	512,60	0,000
Erreur	40	0,0000560	0,0000014		
Total	59	0,0136913			

La biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA):

Tableau N°A5: BPA de la variété djedida

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	128,515	6,764	24,27	0,000
Erreur	40	11,149	0,279		
Total	59	139,665			

Tableau N°A6: BPA de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	112,4389	5,9178	1,2E+04	0,000
Erreur	40	0,0198	0,0005		
Total	59	112,4587			

La biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR):**Tableau N°A7: BPR de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	7,758138	0,408323	650,71	0,000
Erreur	40	0,025100	0,000627		
Total	59	7,783238			

Tableau N°A8: BPR de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	0,359095	0,018900	82,05	0,000
Erreur	40	0,009214	0,000230		
Total	59	0,368309			

La longueur de la partie aérienne (LPA):**Tableau N°A9: LPA de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	354,675	18,667	60,57	0,000
Erreur	40	12,327	0,308		
Total	59	367,002			

Tableau N°A10: LPA de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	467,412	24,601	48,39	0,000
Erreur	40	20,333	0,508		
Total	59	487,746			

La longueur de la partie souterraine (LPS):**Tableau N°A11: LPS de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	637,267	33,540	43,75	0,000
Erreur	40	30,667	0,767		
Total	59	667,933			

Tableau N°A12: LPS de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	133,400	7,021	25,92	0,000
Erreur	40	10,833	0,271		
Total	59	144,233			

Paramètres physiologiques**La teneur de la chlorophylle a (chl a):****Tableau N°A13: chl a de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	6,9544	0,3660	10,93	0,000
Erreur	40	1,3391	0,0335		
Total	59	8,2936			

Tableau N°A14: chl a de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	4,4834	0,2360	19,88	0,000
Erreur	40	0,4748	0,0119		
Total	59	4,9582			

La teneur de la chlorophylle b (chl b):**Tableau N°A15: chl b de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	2,6726	0,1407	11,19	0,000
Erreur	40	0,5030	0,0126		
Total	59	3,1757			

Tableau N°A16: chl b de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	0,8108	0,0427	3,50	0,000
Erreur	40	0,4883	0,0122		
Total	59	1,2991			

La teneur de la chlorophylle totale (chl(a+b)):**Tableau N°A17: chl(a+b) de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	16,6469	0,8762	28,80	0,000
Erreur	40	1,2168	0,0304		
Total	59	17,8637			

Tableau N°A18: chl(a+b) de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	7,3098	0,3847	28,61	0,000
Erreur	40	0,5379	0,0134		
Total	59	7,8477			

Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)):**Tableau N°A19: chl(a/b) de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	6912	364	1,03	0,453
Erreur	40	14147	354		
Total	59	21059			

Tableau N°A20: chl(a/b) de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	105,32	5,54	1,80	0,059
Erreur	40	123,33	3,08		
Total	59	228,65			

La teneur des sucres solubles:**La teneur des sucres soluble dans les feuilles:****Tableau N°A21: La teneur des sucres solubles dans les feuilles de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	78686	4141	20,92	0,000
Erreur	40	7917	198		
Total	59	86604			

Tableau N°A22: La teneur des sucres solubles dans les feuilles de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	55824	2938	11,70	0,000
Erreur	40	10042	251		
Total	59	65867			

La teneur des sucres soluble dans les racines:**Tableau N°A23: La teneur des sucres solubles dans les racines de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	13540	713	6,61	0,000
Erreur	40	4312	108		
Total	59	17852			

Tableau N°A24: La teneur des sucres solubles dans les racines de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	10307,7	542,5	8,27	0,000
Erreur	40	2624,4	65,6		
Total	59	12932,1			

La teneur de la proline:**La teneur de la proline dans les feuilles:****Tableau N°A25: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	13593,0	715,4	10,79	0,000
Erreur	40	2651,2	66,3		
Total	59	16244,2			

Tableau N°A26: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	27640,7	1454,8	23,43	0,000
Erreur	40	2483,4	62,1		
Total	59	30124,0			

La teneur de la proline dans les racines:**Tableau N°A27: La teneur de la proline dans les racines de la variété djedida**

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	7518,8	395,7	31,83	0,000
Erreur	40	497,4	12,4		
Total	59	8016,1			

Tableau N°A28: La teneur de la proline dans les racines de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	19	2624,3	138,1	11,87	0,000
Erreur	40	465,5	11,6		
Total	59	3089,8			

Tableau N°A29: La teneur en ADN de la variété djedida

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	9	3944960	438329	2148,62	0,000
Erreur	20	4080	204		
Total	29	3949040			

Tableau N°A30: La teneur en ADN de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	9	5214147	579350	376,06	0,000
Erreur	20	30811	1541		
Total	29	5244958			

Tableau N°A31: La teneur en ARN de la variété djedida

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	9	671267	74585	427,20	0,000
Erreur	20	3492	175		
Total	29	674759			

Tableau N°A32: La teneur en ARN de la variété tema

Source	DL	SC	CM	F	P
NaClxMo	9	2418013	268668	332,02	0,000
Erreur	20	16184	809		
Total	29	2434197			

Annexe II

ANOVA à deux facteurs contrôlés

La biomasse sèche aérienne (BSA):

Tableau A33: ANOVA de la BSA en fonction de variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,009240	0,009240	43,30	0,000
NaClxMo	19	3,099616	0,163138	764,50	0,000
Interaction	19	4,056542	0,213502	1000,52	0,000
Erreur	80	0,017071	0,000213		
Total	119	7,182469			

La biomasse sèche racinaire (BSR):

Tableau A34: ANOVA de la BSR en fonction de variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,0014008	0,0014008	844,72	0,000
NaClxMo	19	0,0210930	0,0011102	669,44	0,000
Interaction	19	0,0123682	0,0006510	392,54	0,000
Erreur	80	0,0001327	0,0000017		
Total	119	0,0349947			

La biomasse fraîche de la partie aérienne (BPA):

Tableau A35: ANOVA de la BPA en fonction de variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,321	0,321	2,30	0,133
NaClxMo	19	187,292	9,857	70,61	0,000
Interaction	19	53,662	2,824	20,23	0,000
Erreur	80	11,169	0,140		
Total	119	252,445			

La biomasse fraîche de la partie souterraine (BPR):

Tableau A36: ANOVA de la BPR en fonction de variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,101501	0,101501	236,64	0,000
NaClxMo	19	4,203272	0,221225	515,77	0,000
Interaction	19	3,913962	0,205998	480,27	0,000
Erreur	80	0,034314	0,000429		
Total	119	8,253048			

Longueur de la partie aérienne (LPA):**Tableau A37: ANOVA de la LPA en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	78,732	78,732	192,85	0,000
NaClxMo	19	493,963	25,998	63,68	0,000
Interaction	19	328,125	17,270	42,30	0,000
Erreur	80	32,660	0,408		
Total	119	933,480			

Longueur de la partie souterraine (LPS):**Tableau A38: ANOVA de la LPS en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	28,033	28,033	54,04	0,000
NaClxMo	19	498,867	26,256	50,61	0,000
Interaction	19	271,800	14,305	27,58	0,000
Erreur	80	41,500	0,519		
Total	119	840,200			

Paramètres physiologiques**La teneur de la chlorophylle a (chl a):****Tableau A39: ANOVA de la chl a en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,0151	0,0151	0,66	0,418
NaClxMo	19	8,5420	0,4496	19,83	0,000
Interaction	19	2,8958	0,1524	6,72	0,000
Erreur	80	1,8139	0,0227		
Total	119	13,2668			

La teneur de la chlorophylle b (chl b):**Tableau A40: ANOVA de la chb en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,0119	0,0119	0,96	0,330
NaClxMo	19	2,1794	0,1147	9,26	0,000
Interaction	19	1,3040	0,0686	5,54	0,000
Erreur	80	0,9914	0,0124		
Total	119	4,4866			

La teneur de la chlorophylle totale (chl(a+b)):**Tableau A41: ANOVA de la chl (a+b) en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	0,0532	0,0532	2,43	0,123
NaClxMo	19	18,2060	0,9582	43,69	0,000
Interaction	19	5,7507	0,3027	13,80	0,000
Erreur	80	1,7547	0,0219		
Total	119	25,7647			

Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)):**Tableau A42: ANOVA de la chl(a/b) en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	99	99	0,55	0,459
NaClxMo	19	3344	176	0,99	0,485
Interaction	19	3673	193	1,08	0,383
Erreur	80	14270	178		
Total	119	21387			

La teneur des sucres solubles:**La teneur des sucres solubles dans les feuilles:****Tableau A43: ANOVA de la teneur des sucres solubles des feuilles en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	2863	2863	12,75	0,001
NaClxMo	19	90394	4758	21,19	0,000
Interaction	19	44117	2322	10,34	0,000
Erreur	80	17960	224		
Total	119	155334			

La teneur des sucres solubles dans les racines:**Tableau A44: ANOVA de la teneur des sucres solubles dans les racines en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	1,2	1,2	0,01	0,908
NaClxMo	19	20360,3	1071,6	12,36	0,000
Interaction	19	3487,7	183,6	2,12	0,011
Erreur	80	6936,4	86,7		
Total	119	30785,6			

Tableau A45: ANOVA de la teneur des sucres solubles de la variété djedida en fonction de l'organe; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
organe	1	60936	60936	398,62	0,000
NaClxMo	19	45210	2379	15,57	0,000
Interaction	19	47016	2475	16,19	0,000
Erreur	80	12229	153		
Total	119	165392			

Tableau A46: ANOVA de la teneur des sucres solubles de la variété tema en fonction de l'organe; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
organe	1	37797	37797	238,72	0,000
NaClxMo	19	40797	2147	13,56	0,000
Interaction	19	25335	1333	8,42	0,000
Erreur	80	12667	158		
Total	119	116596			

La teneur de la proline:**La teneur de la proline dans les feuilles:****Tableau A47: ANOVA de la teneur de la proline dans les feuilles en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	258,9	258,9	4,03	0,048
NaClxMo	19	22119,4	1164,2	18,14	0,000
Interaction	19	19114,3	1006,0	15,67	0,000
Erreur	80	5134,5	64,2		
Total	119	46627,1			

La teneur de la proline dans les racines:**Tableau A48: ANOVA de la teneur de la proline dans les racines en fonction de variété; NaClxMo**

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	524,8	524,8	43,60	0,000
NaClxMo	19	6098,3	321,0	26,67	0,000
Interaction	19	4044,8	212,9	17,69	0,000
Erreur	80	962,8	12,0		
Total	119	11630,7			

Tableau A49: ANOVA de la teneur de la proline de la variété djedida en fonction de l'organe; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
organe	1	5328,3	5328,3	135,39	0,000
NaClxMo	19	10977,8	577,8	14,68	0,000
Interaction	19	10134,0	533,4	13,55	0,000
Erreur	80	3148,5	39,4		
Total	119	29588,6			

Tableau A50: ANOVA de la teneur de la proline de la variété tema en fonction de l'organe; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
organe	1	6370,2	6370,2	172,82	0,000
NaClxMo	19	13610,1	716,3	19,43	0,000
Interaction	19	16654,9	876,6	23,78	0,000
Erreur	80	2948,8	36,9		
Total	119	39584,1			

Tableau A51: ANOVA de la teneur en ADN en fonction de la variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	9374	9374	10,75	0,002
NaClxMo	9	6856050	761783	873,31	0,000
Interaction	9	2303050	255894	293,36	0,000
Erreur	40	34892	872		
Total	59	9203366			

Tableau A52: ANOVA de la teneur en ARN en fonction de la variété; NaClxMo

Source	DL	SC	CM	F	P
variété	1	85273	85273	173,35	0,000
NaClxMo	9	1642416	182491	370,98	0,000
Interaction	9	1446877	160764	326,81	0,000
Erreur	40	19677	492		
Total	59	3194242			

Tableau A67: La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété djedida

Modalité	Moyenne	Groupes	
M0* T0	0,732	A	
M2* T0	0,724	A	
M1* T0	0,601	A	
M3* T0	0,316		B
M0* T4	0,207		B
M3* T1	0,199		B
M2* T2	0,171		B
M1* T3	0,165		B
M1* T1	0,134		B
M2* T3	0,130		B
M2* T4	0,112		B
M3* T4	0,111		B
M2* T1	0,110		B
M3* T2	0,109		B
M0* T1	0,102		B
M1* T2	0,093		B
M0* T2	0,092		B
M0* T3	0,080		B
M3* T3	0,033		B
M1* T4	-0,007		B

Tableau A68: La teneur de la chlorophylle b (chl b) de la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes		
M3* T1	0,459	A		
M2* T2	0,455	A		
M2* T0	0,398	A	B	
M3* T0	0,360	A	B	C
M0* T1	0,315	A	B	C
M1* T1	0,305	A	B	C
M0* T0	0,274	A	B	C
M3* T2	0,256	A	B	C
M2* T1	0,230	A	B	C
M3* T3	0,198	A	B	C
M0* T2	0,186	A	B	C
M1* T3	0,185	A	B	C
M0* T3	0,165	A	B	C
M1* T2	0,156	A	B	C
M1* T4	0,150	A	B	C
M1* T0	0,137	A	B	C
M0* T4	0,134	A	B	C
M3* T4	0,115		B	C
M2* T4	0,076		B	C
M2* T3	0,055			C

Tableau A69: La teneur de la chlorophylle totale (chl(a+b)) de la variété djedida

Modalité	Moyenne	Groupes		
M2* T0	2,060	A		
M1* T0	1,940	A		
M0* T0	1,441		B	
M3* T0	1,253		B	
M2* T2	0,781			C
M3* T1	0,718			C
M1* T1	0,689			C
M1* T2	0,592			C
M3* T2	0,561			C
M2* T1	0,534			C
M1* T3	0,506			C
M2* T3	0,442			C
M2* T4	0,378			C
M0* T1	0,335			C
M3* T4	0,327			C
M0* T2	0,325			C
M0* T4	0,319			C
M1* T4	0,308			C
M3* T3	0,303			C
M0* T3	0,297			C

Tableau A70: La teneur de la chlorophylle totale (chl(a+b)) de la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes						
M2* T0	1,370	A						
M0* T0	1,286	A						
M0* T1	1,231	A	B					
M2* T2	1,047		B	C				
M3* T1	0,980			C				
M2* T1	0,951			C				
M1* T2	0,945			C				
M1* T1	0,851			C	D			
M1* T0	0,836			C	D			
M0* T2	0,827			C	D			
M3* T2	0,809			C	D			
M3* T0	0,750			C	D			
M0* T3	0,618				D	E		
M3* T3	0,605				D	E		
M1* T3	0,489					E	F	
M0* T4	0,410					E	F	G
M1* T4	0,316						F	G
M3* T4	0,270						F	G
M2* T4	0,217							G
M2* T3	0,148							G

Tableau A71: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété djedida

Modalité	Moyenne	Groupes
M1* T4	47,418	A
M3* T2	8,164	B
M2* T2	6,746	B
M2* T1	6,322	B
M1* T2	5,801	B
M1* T1	5,284	B
M3* T0	4,021	B
M3* T3	3,908	B
M0* T1	3,070	B
M3* T4	3,007	B
M3* T1	2,846	B
M0* T3	2,780	B
M2* T3	2,629	B
M0* T2	2,571	B
M1* T3	2,523	B
M1* T0	2,399	B
M2* T0	1,904	B
M0* T0	0,962	B
M0* T4	-9,246	B
M2* T4	-9,793	B

Tableau A72: Le rapport de chlorophylle a sur la chlorophylle b (chl(a/b)) de la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes
M1* T0	5,791	A
M1* T2	5,371	A
M3* T3	4,543	A
M0* T0	3,984	A
M3* T2	3,611	A
M0* T2	3,599	A
M2* T1	3,296	A
M0* T3	3,267	A
M0* T1	3,082	A
M2* T0	2,806	A
M1* T3	2,780	A
M0* T4	2,425	A
M2* T3	1,959	A
M1* T1	1,901	A
M2* T4	1,882	A
M3* T4	1,503	A
M3* T1	1,463	A
M2* T2	1,433	A
M1* T4	1,201	A
M3* T0	1,091	A

Tableau A75: La teneur des sucres solubles dans les racines de la variété djedida

Modalité	Moyenne	Groupes				
M1* T0	76,106	A				
M3* T0	62,891	A	B			
M3* T1	56,166	A	B	C		
M1* T1	53,075		B	C	D	
M1* T2	40,978		B	C	D	E
M2* T0	40,229		B	C	D	E
M3* T2	36,781			C	D	E
M0* T0	35,722			C	D	E
M2* T4	34,891			C	D	E
M0* T2	32,338			C	D	E
M2* T1	30,544			C	D	E
M1* T3	28,431			C	D	E
M0* T3	28,381			C	D	E
M0* T4	28,251			C	D	E
M3* T3	26,227				D	E
M0* T1	25,506				D	E
M2* T2	25,450				D	E
M1* T4	20,675					E
M2* T3	19,238					E
M3* T4	16,306					E

Tableau A76: La teneur des sucres solubles dans les racines de la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes				
M3* T1	62,677	A				
M1* T1	55,449	A	B			
M1* T0	53,473	A	B			
M3* T2	51,033	A	B	C		
M0* T0	49,807	A	B	C		
M2* T0	45,624	A	B	C	D	
M2* T2	39,194		B	C	D	E
M3* T0	37,851		B	C	D	E
M2* T1	37,686		B	C	D	E
M0* T2	34,622		B	C	D	E
M0* T1	33,517		B	C	D	E
M1* T2	30,942			C	D	E
M2* T3	27,767				D	E
M1* T3	25,805				D	E
M0* T4	24,886				D	E
M0* T3	23,156				D	E
M2* T4	22,288					E
M3* T3	21,650					E
M1* T4	20,742					E
M3* T4	16,099					E

La teneur de la proline:**La teneur de la proline dans les feuilles:****Tableau A77: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété djedida**

Modalité	Moyenne	Groupes					
M0* T2	66,960	A					
M2* T1	50,131		B				
M0* T3	46,531		B	C			
M1* T1	42,194		B	C	D		
M3* T2	41,829		B	C	D		
M2* T0	38,006		B	C	D	E	
M0* T4	35,805		B	C	D	E	
M0* T1	35,159		B	C	D	E	
M1* T2	34,871		B	C	D	E	
M3* T4	32,945		B	C	D	E	
M2* T2	25,368			C	D	E	F
M3* T3	20,288				D	E	F
M3* T1	20,091				D	E	F
M2* T3	19,531				D	E	F
M0* T0	17,980					E	F
M1* T4	17,071					E	F
M1* T0	16,745					E	F
M2* T4	14,705					E	F
M1* T3	8,011						F
M3* T0	7,279						F

Tableau A78: La teneur de la proline dans les feuilles de la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes			
M3* T2	90,555	A			
M3* T3	58,993		B		
M3* T1	55,573		B		
M0* T2	47,942		B		
M1* T4	45,914		B		
M3* T4	25,587				C
M2* T4	22,454				C
M3* T0	21,239				C
M1* T0	20,985				C
M0* T0	19,241				C
M0* T1	19,178				C
M2* T3	18,609				C
M2* T1	18,382				C
M2* T0	14,493				C
M1* T1	13,212				C
M2* T2	11,642				C
M1* T3	10,479				C
M0* T4	9,197				C
M1* T2	5,293				C
M0* T3	3,784				C

Tableau A84: La teneur en ARN chez la variété tema

Modalité	Moyenne	Groupes						
M2* T3	1246,463	A						
M2* T2	984,073		B					
M2* T0	591,380			C				
M2* T4	527,010				D			
M0* T4	509,190				D			
M0* T0	508,743				D			
M0* T1	473,550				D	E		
M2* T1	447,713					E		
M0* T3	386,903						F	
M0* T2	232,767							G

Annexe IV
Les corrélations

Matrice des corrélations de la variété tema

	chl a	chl b	chla+b)	chl(a/b)	BSA	BSR	LPA	LPS
BPA	BPR	sucre F	sucre R	proline F				
chl b	0,314							
	0,015							
chl(a+b)	0,922	0,656						
	0,000	0,000						
Chl(a/b)	0,471	-0,486	0,177					
	0,000	0,000	0,177					
BSA	0,414	0,001	0,330	0,393				
	0,001	0,995	0,010	0,002				
BSR	0,561	0,325	0,578	0,105	0,494			
	0,000	0,011	0,000	0,423	0,000			
LPA	0,592	0,221	0,560	0,387	0,739	0,669		
	0,000	0,090	0,000	0,002	0,000	0,000		
LPS	0,388	0,350	0,451	0,088	0,178	0,222	0,524	
	0,002	0,006	0,000	0,502	0,174	0,089	0,000	
BPA	0,552	0,284	0,555	0,357	0,791	0,566	0,851	0,413
	0,000	0,028	0,000	0,005	0,000	0,000	0,000	0,001
BPR	0,603	0,453	0,664	0,163	0,422	0,631	0,603	0,464
0,614								
	0,000	0,000	0,000	0,214	0,001	0,000	0,000	0,000
0,000								
sucre F	0,413	0,144	0,387	0,111	0,184	0,426	0,449	0,303
0,355	0,234							
	0,001	0,272	0,002	0,399	0,159	0,001	0,000	0,019
0,005	0,072							
sucre R	0,478	0,513	0,588	0,013	0,450	0,554	0,576	0,304
0,699	0,429	0,246						
	0,000	0,000	0,000	0,923	0,000	0,000	0,000	0,018
0,000	0,001	0,058						
Proline F	-0,091	0,066	-0,045	0,047	-0,094	-0,013	0,062	0,021
0,112	-0,137	-0,065	0,160					
	0,489	0,617	0,731	0,723	0,475	0,920	0,637	0,873
0,395	0,298	0,619	0,222					
Proline R	0,107	0,140	0,142	-0,053	0,015	0,016	0,176	0,382
0,040	0,302	0,311	-0,054	-0,150				
	0,417	0,286	0,280	0,688	0,908	0,904	0,178	0,003
0,762	0,019	0,016	0,682	0,253				

Matrice des corrélations de la variété djedida

	chl a	chl b	chl(a+b)	chl(a/b)	BSA	BSR	LPA	LPS
BPA	BPR	proline F	proline R	sucre F				
chl b	0,623 0,000							
chl(a+b)	0,944 0,000	0,846 0,000						
chl(a/b)	0,004 0,977	-0,113 0,390	-0,045 0,733					
BSA	-0,068 0,607	-0,196 0,133	-0,129 0,327	-0,013 0,919				
BSR	0,181 0,166	0,212 0,104	0,213 0,102	-0,050 0,707	0,199 0,128			
LPA	0,129 0,327	-0,026 0,844	0,077 0,560	0,006 0,964	0,271 0,036	0,488 0,000		
LPS	0,168 0,201	0,109 0,406	0,160 0,222	0,039 0,767	0,074 0,575	0,726 0,000	0,288 0,026	
BPA	0,319 0,013	0,007 0,957	0,221 0,090	0,015 0,909	0,404 0,001	0,192 0,141	0,554 0,000	0,276 0,033
BPR 0,092 0,486	-0,025 0,848	-0,088 0,503	-0,054 0,679	-0,026 0,846	-0,001 0,995	0,457 0,000	0,346 0,007	0,299 0,020
Proline F 0,022 0,867	-0,218 0,517 0,000	-0,176 0,179	-0,223 0,087	-0,045 0,733	0,132 0,315	0,539 0,000	0,280 0,030	0,401 0,001
Proline R 0,074 0,572	0,322 0,266 0,012 0,040	0,264 0,045 0,042 0,733	0,331 0,010	-0,074 0,572	0,013 0,922	0,393 0,002	0,481 0,000	0,278 0,031
Sucre F 0,160 0,221	-0,006 0,000 0,964 1,000	-0,073 0,073 0,579 0,579	-0,035 -0,272 0,792 0,036	0,022 0,868	-0,042 0,750	-0,072 0,585	-0,019 0,888	-0,114 0,384
Sucre R 0,506 0,000	0,571 0,107 0,000 0,415	0,410 -0,180 0,001 0,169	0,562 0,113 0,000 0,388	-0,077 -0,032 0,560 0,809	0,179 0,171	-0,036 0,787	0,086 0,512	0,087 0,509

Nom : BOUZID
Prénom : Salha

Date de soutenance : 10 mars 2010

Thème

Étude de l'effet de la salinité et la présence du molybdène sur le comportement écophysio-physiologique des plantes de deux variétés de plantes de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L.

Résumé

Notre étude est portée sur deux variétés de l'espèce *Phaseolus vulgaris* L. qui est une plante sensible à la salinité. Ainsi nous avons utilisé des plantes des deux variétés **tema** et **djedida** âgées entre six et neuf semaines soumises au stress salin par cinq traitements aux concentrations de 0, 3, 6, 9, 12 g/l de NaCl et à la présence du molybdène en concentration de 0, 0.1, 0.2, 0.4 ppm sous forme de molybdate d'ammonium dans la solution d'irrigation.

Pour étudier la réponse de ces deux variétés, nous avons effectué un dosage des paramètres écophysio-physiologiques. Nous avons suivi le transport du molybdène à l'intérieur des plantes par un élément radioactif; le technétium ^{99m}Tc grâce à la technique de scintigraphie.

La biomasse de la partie aérienne de la variété **tema** est plus développée et plus importante que chez la variété **djedida** surtout en présence du molybdène. Il y a une accumulation plus importante des sucres solubles et de la proline dans les feuilles de la variété **djedida** et une synthèse d'ADN et d'ARN plus importante chez la variété **tema** surtout en présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm.

La présence du molybdène en concentration de 0.2 ppm en milieu de culture de l'haricot fait augmenter la chlorophylle, le rendement en biomasse, la quantité d'ADN et d'ARN chez les deux variétés soumises au stress salin.

La présence du NaCl ralentirait l'absorption du molybdène ainsi que son transport ce qui confirme qu'il existerait un antagonisme entre le NaCl et le Mo qui est un élément essentiel à la croissance et le développement de l'haricot et pourrait même corriger l'effet négatif du sel NaCl.

Mots clés : écophysio-physiologie – *Phaseolus vulgaris* – biomarqueurs – ADN – ARN - molybdène – technétium – radioisotopes.

Devant la commission d'examen :

Président : Mr ALLATOU D.

Pr. Université Mentouri Constantine

Rapporteur : Mr RAHMOUNE C.

Pr. Université Mentouri Constantine

Examineurs :

- Mr DJEBAR M. R.

Pr. Université Badji Mokhtar Annaba

- Mr MANSOUR K.

Pr. Université Mentouri Constantine